Quels sont les facteurs naturels et humains conduisant au statut public d'espèce invasive ? Le cas de l'ajonc d'Europe (Ulex europaeus) sur l'île de La Réunion

Nathalie Udo

▶ **To cite this version:**

Nathalie Udo. Quels sont les facteurs naturels et humains conduisant au statut public d'espèce invasive ? Le cas de l'ajonc d'Europe (Ulex europaeus) sur l'île de La Réunion. Environnement et Société. Université de Rennes 1; Université Européenne de Bretagne, 2016. Français. NNT : . tel-01318672

HAL Id: tel-01318672
https://hal.science/tel-01318672

Submitted on 19 May 2016

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

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

ANNÉE 2016

THÈSE / UNIVERSITÉ DE RENNES 1
sous le sceau de l'Université Européenne de Bretagne

pour le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

Mention : Biologie

Ecole doctorale « Vie Agro Santé »

présentée par

Nathalie Udo

Préparée à l'Unité Mixte de Recherche 6553 ECOBIO, Ecosystème-Biodiversité-Evolution et à l'Unité Mixte de Recherche 6590 ESO Espaces et Sociétés
UFR Sciences-Vie-Environnement

Quels sont les facteurs naturels et humains conduisant au statut public d'espèce invasive ? Le cas de l'ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*) sur l'île de La Réunion

Thèse soutenue à Rennes le 20 janvier 2016

devant le jury composé de :

Florian Charvolin
Chargé de recherche CNRS, Centre Max Weber / *rapporteur*

Christoph Kueffer
Professeur, ETH Zurich, Suisse / *rapporteur*

Anne-Caroline Prévot-Julliard
Directrice de recherche CNRS, UMR CESCO, Paris / *examinatrice*

Jean-Paul Billaud
Directeur de recherche CNRS émérite, UMR LADYSS, Paris / *examinateur*

Pascal Marty
Professeur, UMR EVS, ENS, Lyon / *examinateur*

Anne Atlan
Chargée de recherche, UMR ECOBIO, Rennes / *directrice de thèse*

Catherine Darrot
Maître de conférence, UMR ESO, Rennes / *co-directrice de thèse*

Thèse préparée

A l'école doctorale

Au sein des établissements

Au sein des Unités Mixtes de Recherche

Et avec les soutiens logistiques et financiers de

Un vrai voyage de découverte
n'est pas de chercher de nouvelles terres,
mais d'avoir un œil nouveau.

Marcel Proust

REMERCIEMENTS

Ma plus sincère reconnaissance va à mes deux directrices, Anne et Catherine pour la confiance qu'elles m'ont accordée tout au long de ces trois années de recherches afin de réaliser ce travail interdisciplinaire si enrichissant. Je suis ravie d'avoir travaillé et tant appris à vos côtés. Merci pour votre pédagogie, votre patience, votre disponibilité, votre franchise. Merci pour ces échanges fréquents et toujours fructueux, malgré la distance qui nous a séparées, entre Bretagne et Réunion. Merci pour avoir tout fait pour que ma thèse se passe dans les meilleures conditions possibles.

Ce travail est aussi le fruit de multiples échanges et discussion, au cours des comités de thèse mais aussi au-delà, à tous les moments charnières de ma réflexion et de ma rédaction. Merci à Michèle Tarayre pour tes conseils, relectures toujours rapides et approfondies, et pour tous les commentaires avisés tout au long de ma thèse. Merci à Véronique Van Tilbeurgh pour nos discussions sur la sociologie et ses conseils sur la mise en forme de mes résultats. Merci à Gabrielle Thiébaut, Anne-Caroline Prévot-Julliard, Jacques Tassin, Philippe Boudes pour les discussions, remarques et conseils au long de ces trois ans de recherche. Merci à Yannick Outreman, qui a été un tuteur en tout point parfait, à l'écoute, disponible et d'une grande sérénité.

Je remercie vivement tous les membres du jury : Christoph Kueffer et Florian Charvolin pour m'avoir fait l'honneur d'être rapporteurs de mon travail et Anne-Caroline Prévost-Julliard, Jean-Paul Billaud, Pascal Marty pour avoir accepté de l'examiner.

A La Réunion, je remercie Daniel Lucas pour m'avoir permis de travailler au Conservatoire Botanique National de Mascarin, et Luc Gigord pour m'avoir chaleureusement présentée et intégrée dans l'équipe scientifique, et pour avoir pris le temps de discuter de mes différentes expérimentations malgré un emploi du temps très chargé. A Frédéric Picot, Christophe Lavergne, Christian Fontaine, Jean Hivert, Johnny Férard, Marie Lacoste, Thibault Rochier, Cédric Pétouillat, Valérie Pascual, Yann Cuidet également un très grand merci. Tous les jours, j'ai été enchantée et ravie de venir travailler à vos côtés, d'écouter vos expériences, d'échanger des points de vue, de partager des discussions (et des pauses café !), tout ça m'a enrichi, tant personnellement que professionnellement. En fait, je me rends compte que chacun de vous à apporter des pierres à ma réflexion, sur chacun des sujets, le terrain, la cartographie, la

germination, les habitats, l'histoire, la socio, c'est drôle, il y a un peu de chacun de vous dans ma thèse, j'aime beaucoup ce constat. J'espère que le résultat vous plaira ! A La Réunion, un immense merci aussi à toutes ces personnes qui ont accepté de me rencontrer en entretien, qui m'ont consacré du temps pour répondre à toutes mes questions.

Je remercie tous les chercheurs d'Ecobio, d'Eso et d'Agrocampus avec qui j'ai eu l'occasion d'échanger et les stagiaires avec qui j'ai eu l'occasion de travailler, Thomas Connen de Kerillis, Jérémy Desplanques, Fawziah Limbada, pour leur bonne humeur et leur enthousiasme. Pour avoir chacun participer à ce que ma thèse se déroule pour le mieux à Ecobio, merci à Louis Parize pour ces heures à compter des graines germées en discutant de la vie, de la politique et du rock, à Valérie Briand pour trouver la biblio introuvable, à Valérie Haubertin, Sandra Rigaud et Fabienne Defrance pour les missions toujours super bien organisées, à Isabelle Picouays pour sa bonne humeur et son efficacité !

Qu'auraient été mes retours en métropole aux labos sans vous tous, amis doctorants et post-doctorants ?! Merci Claire, Marion, Paula pour ces longues discussions sur ces tables des restaurants du monde à faire, défaire et refaire nos thèses et pour tous vos encouragements ! Merci à Morgane pour cette bonne humeur toujours rayonnante dans le bureau, pour les coups de main jusqu'au dernier moment ! Merci Diane, François, Flore, Lisa, Maud, Tiphaine, Grégoire, Emeline pour ces pauses thé, café et chocolat qui nous remplissent d'énergie ! Merci à Maxime, Diana, Manon, Kévin, Hélène, Julien, Sarah et tous les autres pour tous ces moments de décontraction, de joie, d'échanges, de bonne humeur.

Merci à Marion, ma Marion, pour ces longues discussions téléphoniques passées à nous remonter le moral quand rien ne va plus et à partager notre joie quand tous les problèmes sont résolus ! Bientôt du temps ensemble « en vrai » !

Trouver les mots justes à présent pour remercier ma famille, qui a toujours été là pour m'accompagner à chaque étape ! Merci maman, Hélène, Aurore, pour cette fraternité qui nous lie et qui me donne mon énergie (et merci pour les dernières relectures !!). Merci papa pour être toujours prêt de moi, cette thèse t'est dédiée.

Last but not least, mes derniers remerciements vont bien sûr à Arnaud, qui m'a accompagné, soutenu, encouragé sans relâche au cours de ces trois années. Merci d'avoir supporté, tous les jours, mes grands débats intérieurs sur la société et l'ajonc, d'avoir toujours porté un intérêt à mes travaux et pris le temps de me conseiller. Merci aussi d'avoir pris en charge tant de choses ces derniers mois ... Promis, l'ajonc ne sera plus si envahissant, et moi je suis de retour ! ...

SOMMAIRE

NOTES A L'ATTENTION DES LECTEURS 1

INTRODUCTION GENERALE 3

PARTIE 1 : CONTRIBUTION A L'ETUDE DES DIFFERENCES BIOLOGIQUES DE L'AJONC D'EUROPE ENTRE ZONES D'ORIGINE ET ZONES ENVAHIES 51

Chapitre 1 : Présentation de l'ajonc d'Europe et des variabilités des traits d'histoire de vie entre zone d'origine et zones envahies 53

Chapitre 2 : Evolution de la stratégie de germination de l'espèce invasive *Ulex europaeus* dans une région envahie 61

Chapitre 3 : Etudes complémentaires des graines d'ajonc d'Europe : masse et téguments 81

Chapitre 4 : Augmentation de la taille de la banque de graines d'ajonc dans les zones envahies par rapport à la zone d'origine 99

Synthèse des différences observées entre la France et La Réunion 107

PARTIE 2 : SYNERGIE DE FACTEURS NATURELS ET HUMAINS DANS L'EXPANSION GEOGRAPHIQUE DE L'AJONC D'EUROPE A LA REUNION 113

Chapitre 5 : Evolution des usages de l'ajonc en zones native et envahie : quels sont les impacts sur sa dynamique et sa gestion ? 115

Chapitre 6 : Histoire naturelle et humaine d'une invasion biologique : l'ajonc d'Europe sur l'île de La Réunion 135

PARTIE 3 : CONSTRUCTION DU STATUT SOCIAL PUBLIC DE PLANTE INVASIVE ET CONDITIONS DE SON ATTRIBUTION A L'AJONC D'EUROPE A LA REUNION 177

Définition du concept de « statut social public » 179

Chapitre 7 : Comment l'ajonc a-t-il obtenu le statut social public d'invasive majeure à La Réunion ? 181

Chapitre 8 : L'ajonc 'plante invasive', un statut public inscrit dans la succession des lectures du monde 213

SYNTHESE ET DISCUSSION GENERALE 243

PERSPECTIVES 279

SIGLES ET ACRONYMES 283

GLOSSAIRE INTERDISCIPLINAIRE 285

BIBLIOGRAPHIE 289

ANNEXES 319

NOTES A L'ATTENTION DES LECTEURS

Des chapitres-articles

La thèse est organisée sous la forme d'une thèse sur articles, ce qui est courant en biologie, mais inhabituel en sciences humaines. Elle est ainsi composée d'une introduction générale, d'une discussion générale et de trois parties centrales composés de chapitres rédigés pour la plupart sous forme d'articles (publiés, soumis, ou en cours de finalisation). Les textes rédigés sous forme d'article sont conçus pour pouvoir presque être lus de manière autonome. Par conséquent, plusieurs éléments sont répétés dans la thèse, par exemple la présentation de l'espèce ou du site d'étude. Pour faciliter et fluidifier la lecture, les éléments développés plusieurs fois ont une typographie différente à partir de la seconde occurrence, la police est en ton gris.

Numérotation des figures, tableaux et encadrés

Les figures sont identifiées par un code à 2 éléments, le nom ou le numéro du chapitre (In pour Introduction, 1 pour Chapitre 1, etc. et D pour Discussion) et le numéro de la figure au sein de du chapitre. La figure 4-5 est ainsi la cinquième figure du chapitre 4. Cette double cotation permet de faire référence aux figures d'un chapitre à l'autre. Il en va de même pour les encadrés et les tableaux.

Glossaire interdisciplinaire

Parce que l'interdisciplinarité est avant tout une démarche collective et parce que je souhaite que cette thèse soit accessible au plus grand nombre, un glossaire interdisciplinaire est disponible en fin de thèse. Il présente et définit, dans leur contexte disciplinaire, tous les mots du manuscrit suivis d'un astérisque. Une attention particulière est portée dans ce glossaire aux termes ou concepts polysémiques qui ont des définitions différentes en fonction des disciplines.

Terminologie

Tout au long de la thèse, les termes « espèce native », « espèce exotique » et « espèce invasive » ont été retenus parce qu'ils permettent une homogénéité entre les chapitres en français et ceux en anglais. Concernant les espaces géographiques, nous utiliserons les termes « zone d'origine » et « zone envahie » (native range et invasive range en anglais).

INTRODUCTION GENERALE

Depuis une vingtaine d'années, les espèces invasives ont été hissées au rang des problèmes publics majeurs en raison de leurs effets sur l'environnement*, l'économie ou la santé et tout particulièrement dans les milieux insulaires. Tout au long de cette période, trois grandes questions guident les travaux de recherche sur les espèces invasives : premièrement, comprendre pourquoi une espèce devient invasive, sous l'effet de quels facteurs ; deuxièmement, comprendre quelles sont les conséquences dans les zones où elle s'étend, quels sont les changements induits ; et troisièmement, que faire face à ces changements, agir ou ne pas agir, et si l'on agit, comment.

La compréhension des facteurs qui conduisent une espèce à être catégorisée parmi les invasives constitue le guide, le fil rouge de cette thèse. L'originalité de ce travail est de proposer un double point de vue, en sciences de la vie et en sciences humaine. D'abord, quels sont les facteurs biologiques et écologiques en interaction avec les pratiques humaines qui jouent un rôle dans l'expansion géographique de l'espèce et ensuite, quels sont les facteurs sociaux qui font que cette expansion dans un milieu donné devient un problème public majeur. En d'autres termes, qu'est ce qui fait que le statut invasif émerge dans l'espace public*. Pour aborder cette question, le cas choisi est l'ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*), déclaré espèce invasive dans de nombreuses régions du monde, et le site d'étude, l'île de La Réunion (Océan Indien), où il est considéré comme une invasive majeure.

L'introduction générale est structurée en quatre parties. La première revient sur les définitions d'espèces invasives. La seconde a pour but de démontrer la nécessité du recours à l'interdisciplinarité pour étudier les espèces invasives. La troisième présente l'état de l'art des principales hypothèses testées en sciences de la vie pour expliquer les capacités d'expansion de ces espèces et en sciences humaines pour expliquer la percée de ce champ de recherche et de l'investissement public sur cette thématique. Elle est enrichie d'une présentation de la sociologie de l'environnement* visant à revenir sur la façon dont cette discipline se saisit des objets naturels. La quatrième partie présente les caractéristiques de l'ajonc d'Europe à La Réunion et explique ce qui en fait un bon exemple pour l'étude des imbrications du naturel et du social.

1. QU'EST-CE QU'UNE ESPECE INVASIVE ?

Les concepts d'*espèce invasive* ou d'*espèce exotique envahissante* n'ont pas de définitions faisant l'objet d'un consensus au sein de la communauté scientifique. Depuis les années 1970 et jusqu'à aujourd'hui, les réflexions et débats sur ces définitions et la terminologie employée sont récurrents. De nombreux chercheurs se donnent régulièrement pour but de trouver une terminologie partagée, la plus neutre et la plus objective possible (Richardson et al. 2000 ; Slobodkin 2001 ; Pyšek et al. 2004 ; Colautti and MacIsaac 2004 ; Brown and Sax 2005 ; Valéry et al. 2008 ; Valéry et al. 2009 ; Tassin et al. 2011), tandis que d'autres défendent des études de ces phénomènes sans avoir impérativement recours aux néologismes et nouveaux concepts mais en utilisant ceux déjà disponibles en écologie (successions, perturbations,…) et en biologie évolutive (adaptations, potentiel évolutif, …) (Davis et al. 2001 ; Davis 2009 ; Gurevitch et al. 2011 ; Lévêque et al. 2012).

Globalement, trois définitions des espèces invasives se dégagent de la littérature. Une espèce invasive peut être définie dans un registre plutôt géographique comme une espèce introduite naturalisée* qui produit une descendance fertile, souvent en très grand nombre, à des distances considérables de la plante mère, et qui a donc le potentiel de se propager sur une surface considérable (Richardson et al. 2000). Dans un registre plus mécanistique une espèce invasive peut correspondre à une espèce[1] qui par sa prolifération dans des milieux naturels ou semi-naturels, y produit des changements significatifs de composition, de structure et/ou de fonctionnement des écosystèmes (Valéry 2006 ; Valéry et al. 2008 ; Simberloff et al. 2013). Enfin, dans un registre à la fois scientifique et politique, ce terme peut s'appliquer à une espèce dont l'introduction, l'implantation et la propagation menacent les écosystèmes, les habitats ou les espèces indigènes avec des impacts écologiques, économiques, sanitaires (Vitousek et al. 1997 ; McNeely et al. 2001 ; Cronk & Fuller 2014)[2]. Cette dernière définition est celle sélectionnée par le Service du Patrimoine Naturel du Muséum National d'Histoire Naturelle pour TAXREF, le référentiel taxonomique pour la France (Gargominy et al. 2014), et il s'agit aussi de la définition donnée par la Convention de la Diversité Biologique (CDB), par l'UICN

[1] Dans cette définition, selon certains auteurs seules les espèces exotiques (allochtones) naturalisées peuvent être invasives (ex: Wilson et al. 2009) tandis que pour d'autres, les espèces exotiques comme les espèces natives (autochtones, indigènes) peuvent l'être (ex: Valéry et al. 2008; Valéry et al. 2009; Davis et al. 2011)

[2] Cette définition recoupe celle que Richardson et al. (2000) attribuent aux '*weeds*' (aussi nommées '*plant pest', 'harmful species', 'problem plants'*) ayant des impacts socio-économiques, notamment en agriculture et aux '*environmental weeds*' envahissant la végétation naturelle et affectant la biodiversité ou le fonctionnement de l'écosystème.

(Union Internationale pour la Conservation de la Nature), l'ISSG (Invasive Species Specialist Group), le groupe américain NISC (National Invasive Species Council), le groupe européen DAISIE (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe). Il s'agit également de la définition donnée à « espèce invasive » dans le Petit Robert (définition qui fait son apparition dans le dictionnaire en 2010)[3].

L'ajonc d'Europe à La Réunion est une espèce exotique introduite qui se reproduit sans l'assistance des humains et qui a le potentiel de se propager sur de grandes surfaces. L'ajonc est aussi reconnu par des scientifiques et gestionnaires pour avoir des impacts sur la biodiversité* indigène* et des impacts économiques (ex : Lowe et al. 2000 ; Gouldthorpe et al. 2006 ; Tassin et al. 2006b ; Luque et al. 2014). Ainsi, selon les trois définitions précédemment exposées, l'ajonc est déclaré comme une espèce invasive.

Les différentes définitions données aux espèces invasives ne se retrouvent pas avec la même fréquence dans la littérature académique : Rémy & Beck (2008) ont fait ressortir de leur étude portant sur les processus de catégorisation des espèces allochtones, autochtones et invasives qu'un dogme semble régir le monde de la biologie de la conservation : une espèce exogène (ou encore exotique, allochtone) est une espèce à détruire en raison des menaces qu'elle fait peser sur les espèces indigènes (voir aussi Lévêque, 2013). Deux éléments orientent ainsi à ce jour les définitions des espèces invasives et font l'objet de controverses: la prise en compte de l'origine géographique de l'espèce et la prise en compte des impacts au sein de l'environnement d'accueil (Menozzi & Pellegrini 2012 ; Levain 2014).

1.1. Dichotomie entre espèce native et exotique introduite

Selon certains écologues, la dichotomie entre espèces natives et espèces exotiques permet de prendre en compte le réseau d'interactions biologiques existant entre les espèces indigènes. Ce réseau, qui résulte d'un long processus de coévolution peut être altéré, voire détruit par l'arrivée de nouvelles espèces (Colautti & MacIsaac 2004 ; Sih et al. 2010 ; Soubeyran et al. 2014). De plus, les espèces exotiques se retrouvent dans des zones aux conditions bioclimatiques différentes de leur région d'origine et sans leurs ennemis naturels (prédateurs, parasites, pathogènes, compétiteurs) qui régulent leur croissance et développement. Toutefois, les espèces exotiques peuvent aussi être introduites sans leurs agents mutualistes, ce qui peut

[3] La définition exacte est « espèce invasive : espèce exogène dont la prolifération provoque des nuisances dans l'écosystème dans lequel elle a été introduite. Plante invasive » (Petit Robert, 2010, version électronique).

tout aussi bien limiter ou réduire leur potentiel d'expansion géographique (Mitchell et al. 2006; Alpert 2006). Selon Brown et Sax (2004, 2005) et Vermeij (2005) les invasions biologiques ne correspondent à aucun phénomène nouveau : de tout temps, les espèces se sont déplacées, adaptées et ont modifié les milieux nouvellement occupés ; cela correspond même à une importante force de sélection.

Alpert et al. (2000) considèrent que les effets des espèces invasives sur les espèces précédemment présentes dans le dit espace sont conceptuellement indépendant de l'ordre d'arrivée des espèces dans la zone, devenir invasif est indépendant du fait d'être « non-natif » (définit par les auteurs comme transporté dans une région par les humains à travers une barrière qui ne permettait pas la dispersion naturelle si loin). Aussi, il est théoriquement possible d'avoir des espèces non natives invasives et non-invasives et des espèces natives invasives et non-invasives. Dans la définition qu'ils proposent, Valéry et al. (2008) ne font pas non de différence entre espèce native et exotique puisque selon ces auteurs c'est l'avantage compétitif acquis par une espèce suite à la disparition d'obstacles naturels à sa prolifération qui rentre en compte, permettant de conquérir de nouveaux espaces (voir aussi Valéry, 2006 ; Davis et Thompson, 2000 ; Davis, 2009). Pour ces auteurs en effet, une invasion biologique est un phénomène écologique et non un phénomène biogéographique ; l'étape de dispersion et l'étape de prolifération sont distinctes (Valéry et al. 2009).

Enfin, certains chercheurs pointent du doigt le caractère spatio-temporel arbitraire et la difficulté à classer certaines espèces dans l'une ou l'autre des catégories (Warren 2007). En effet, même si l'année 1500 est considérée comme la date clé après laquelle les espèces introduites sont considérées comme exotiques (correspondant à la rupture de barrière de dispersion avec l'augmentation du commerce mondial, du trafic et des routes), le temps de présence d'une espèce pour la considérer parmi les indigènes ou parmi les exotiques est variable au sein des scientifiques (Humair et al. 2014).

1.2. Débats sur l'intégration ou non des impacts dans la définition

Les impacts causés par les espèces invasives dans les milieux où elles sont introduites, sur la santé, l'économie, la biodiversité (voir encadré In-1) sont au centre de la définition des espèces invasives la plus utilisée. Avant de présenter les argumentaires en faveur et en défaveur de la prise en compte des impacts dans la définition des espèces invasives, il convient de revenir sur ce qui est entendu par le mot « impact ».

Le terme « impact » est-il le synonyme de « changement », de « modification » ou a-t-il une indéniable connotation négative ? Les rares chercheurs qui définissent cette notion ne sont pas tous d'accord. Selon Beiseil et Lévêque, 2010, une espèce présente avec un fort effectif, qu'elle soit exotique ou pas, a nécessairement des « effets » sur le milieu et sur les espèces avec lesquelles elle cohabite. Ceci correspond plus ou moins à la définition que donne Pysek et al (2012), repris par Simberloff et al. (2013) du mot « impacts ». En effet, pour eux, un « impact » correspond à tout changement significatif (augmentation ou réduction) d'une propriété, d'un pattern écologique ou d'un processus, peu importe les valeurs perçues par les humains. Ils considèrent à partir de cette définition des impacts négatifs et d'autres positifs. Cette synonymie entre « effet » et « impact » n'est pas partagée par d'autres scientifiques qui considèrent le dernier terme comme foncièrement subjectif et anthropocentrique (Burdick 2005 ; Brown & Sax 2005 ; Tassin & Kull 2015). Un passage par les dictionnaires généraux est une première étape pour voir ce qui se cache, dans le sens commun, derrière cette notion. Le dictionnaire Cambridge (2015, US) définit la notion d'impact comme "*the force with which one thing hits another or with which two things hit each other; the strong effect or influence that something has on a situation or person*". Même si cela n'est pas explicite dans la définition, les exemples donnés sont souvent connotés de façon négative : "*The environnemental impact of this project will be enormous*". Dans l'Encyclopædia Britannica Company, la définition est plus explicite "*to have a strong and often bad effect on (something or someone)*". Les définitions trouvées dans les dictionnaires et encyclopédies françaises apportent des résultats similaires. Il apparait ainsi qu'il est loin d'être anodin d'employer la notion « impact » dans la définition des espèces invasives, encore moins quand elle n'est pas clairement définie[4].

Plusieurs chercheurs travaillent explicitement sur les impacts des espèces invasives dans les écosystèmes receveurs (ex: Vilà et al. 2011 ; Simberloff et al. 2013 ; Sun et al. 2013 ; Soubeyran et al. 2014 ; Blackburn et al. 2014 ; Shackleton et al. 2015 ; Schindler et al. 2015). Nous considérons donc que ces chercheurs sont attachés à l'intégration de cette notion dans la définition des espèces invasives, tout en sachant qu'ils la définissent très rarement. Une partie non négligeable des publications commence ainsi souvent par quelque chose comme "*Biological invasions cause ecological and economic impacts across the globe*". D'après

[4] La même démonstration pourrait être faite sur la notion '*invasif*' ou '*invasion*': même si Marsal (2002) rappelle que dans le sens le plus large, une invasion correspond seulement à l'expansion de la distribution géographique d'une espèce, cette notion n'a pas moins une connotation fortement négative dans le sens courant (Rémy and Beck 2008).

Menozzi (2010), la prise en compte des impacts permet aux chercheurs comme aux gestionnaires et aux politiques de connecter plus facilement les résultats scientifiques à la prise de décision, d'autant plus quand il s'agit d'impacts économiques ou sanitaires. Concernant la biodiversité, des préconisations de gestion en faveur de la végétation indigène sont souvent proposées dans les articles abordant les impacts des espèces invasives. Récemment, des classifications des espèces invasives basées sur la magnitude de leurs impacts environnementaux ont été proposées par Kumschick et al. (2012) puis par Blackburn et al. (2014). L'intégration des impacts dans la définition fait toutefois l'objet de critiques sur au moins trois aspects.

Encadré In-1 - Trois des principaux types d'impacts négatifs des espèces végétales invasives sur la biodiversité des zones d'introduction

Compétition : Les espèces invasives peuvent entrer en compétition avec des espèces natives et réduire l'abondance et la diversité de ces dernières (Vilà et al. 2011). Les relations de compétitions peuvent se mettre en place pour l'accès aux ressources (lumière, nutriments, eau, voire par exemple ; (Jauni & Ramula 2015 ; Bottollier-Curtet et al., 2012), ou par allélopathie, c'est-à-dire par la libération de composés chimiques qui affectent les autres espèces, par exemple en inhibant leur croissance ou leur germination (Bais 2003 ; Callaway & Ridenour 2004 ; Inderjit et al. 2008 ; Tassin et al. 2009a ; El-Keblawy & Abdelfatah 2014).

Modification du fonctionnement des écosystèmes : L'expansion géographique d'espèces nouvellement introduites dans un milieu modifie son fonctionnement (Vilà & Ibáñez 2011). Les flux de matières, d'énergies, les réseaux trophiques, les taux en azote, la capacité de rétention de l'eau, la fertilité des sols, ou encore les régimes de perturbations peuvent ainsi être modifiés (Jäger et al. 2009; Ehrenfeld 2010; Stinca et al. 2013). Ces modifications du milieu conduisent à de nouvelles trajectoires de successions végétales et affectent la dynamique de la végétation indigène (Muturi et al. 2013 ; El-Keblawy & Abdelfatah 2014 ; Shackleton et al. 2015).

Homogénéisation des paysages : De par leur expansion géographique rapide, les espèces invasives peuvent conduire à un changement paysager important souvent caractérisé par une plus grande homogénéité, une uniformisation des paysages. Cette homogénéisation peut entrainer une diminution des capacités adaptatives de l'écosystème aux changements et perturbations à venir.

La première critique opposée à la prise en compte des impacts est son caractère anthropocentrique et subjectif (Sagoff 2005). En effet, les impacts reconnus comme négatifs dans une perspective écologique peuvent être perçus comme positifs dans une perspective

socioéconomique (Simberloff et al., 2013, notons que les auteurs définissent l'impact comme un changement) et cela sans même parler du fait que de nombreuses espèces aujourd'hui déclarées comme invasives ont été introduites dans le but de constituer une ressource économique (Laurent 1990 ; van Sittert 2002 ; Starfinger et al. 2003 ; Chérubini 2006). Ainsi, tandis que pour certains écologues, une espèce invasive peut être jugée très préoccupante pour le maintien de la biodiversité, pour d'autres, elle peut être intégrée dans la culture locale, constituer une ressource importante. On peut pour exemple citer l'*Acacia dealbata* et *Rubus mollucanus* à Madagascar, *Psidium cattleianum* (goyavier de Chine) à La Réunion, *Hydrangea macrophylla* (hortensia) aux Canaries, *Spathodea campanulata* (tulipier du Gabon) dans les îles du Pacifique, *Robinia pseudoacacia* (robinier faux-acacia) en France métropolitaine, le *Typhia domingensis* au Mexique (Bingelli 2001 ; Wit et al. 2001 ; Chérubini 2006 ; Tassin et al. 2009b; Hall 2009 ; Dodet & Collet 2012 ; Brown & Daigneault 2014). La prise en compte de la notion d'impacts peut ainsi donner lieu à des conflits d'intérêts, entre volonté d'éradication et volonté d'entretien et valorisation des peuplements. Brown & Sax (2005) insistent sur le fait que la qualification d'impacts bons ou mauvais, positifs ou négatifs des espèces exotiques sur la biodiversité native est un jugement de valeur subjectif et non une constatation objective scientifique : il varie en fonction des convictions morales des individus et des sociétés. Ils ajoutent que les scientifiques ne sont pas plus qualifiés que les hommes de lois pour porter de tels jugements éthiques ; ils le sont en revanche pour recueillir les faits et interpréter leurs conséquences. C'est ainsi tout le débat des valeurs de la nature qui est engagé par exemple pour Burdick (2005) pour qui « *les espèces invasives sont une menace, mais leur crime n'est pas contre la nature, il est contre nous, et notre propre idée de ce que la nature est supposée être* » (traduction de l'auteure), ou pour Tassin & Kull (2015) pour qui « *ce que les gens craignent ou déplorent avec les espèces invasives ne sont pas leur effets sur la nature en soi, mais leur effets sur une nature particulière et désirée* ».

La seconde critique porte sur l'accusation quasi-exclusivement à charge contre les espèces invasives et ainsi non représentative de la réalité. Lévêque et al. (2012) dénoncent un trop important tropisme dans l'étude des interactions pour les relations de compétition et de prédation, alors que de plus en plus d'études ont montré des relations entre espèces invasives et natives nulles et positives. Rodriguez (2006) a synthétisé dans son article les interactions facilitatrices entre espèces natives et invasives dans une large gamme d'habitats, pouvant avoir des effets en cascade sur les relations trophiques, la restructuration de la communauté, et conduire à des changements évolutifs. Les mécanismes impliqués peuvent notamment être la

complexification de l'habitat, la pollinisation, la mise à disposition de nouvelles ressources, la relâche de compétiteurs ou de prédateurs (voir aussi l'article d'Aslan et al. 2015 sur l'étude des nouvelles relations mutualistes entre espèces natives et exotiques). Selon Eviner et al. (2012) et Tassin & Kull (2015), les espèces invasives peuvent aussi aider les écosystèmes et les sociétés à s'adapter aux changements globaux en maintenant des services écosystémiques ou en contribuant à leur résilience. Dans certains cas, la nature s'est aussi montrée plus résiliente que prévue face à l'arrivée de nouvelles espèces, soit que les changements ne s'opèrent que sur le court terme (Beisel & Lévêque 2010), soit que les espèces natives et exotiques arrivent à coexister sur le long terme (Barbé et al. 2015).

La troisième critique porte sur les difficultés à évaluer quantitativement les impacts sur l'environnement et à les mettre sur un plan comparable aux impacts économiques et sanitaires. A titre d'exemple, dans le très récent rapport *Analyse économique des Espèces Exotiques Envahissantes en France* (Wittman & Flores-Ferrer 2015), la raréfaction ou disparition d'espèces indigènes et la transformation des écosystèmes n'ont pas pu être prises en compte faute de pouvoir être quantifiées. De plus, selon Strayer et al. (2006) seuls les impacts identifiés à notre époque peuvent être pris en compte dans ces évaluations alors que les espèces invasives évoluent au cours du temps et que les écologues ne peuvent prédire dans quelles directions (Sagoff 2005).

La quatrième critique enfin porte sur le choix de la focale, du cadre de question. Si la biodiversité décroit dans plusieurs espaces du globe ou si les végétations s'homogénéisent, c'est sous l'effet d'un ensemble de facteurs en interaction complexe, et les espèces invasives ne sont que l'un d'entre eux (Rosenzweig 2001 ; Subramaniam 2001 ; Sagoff 2005 ; Didham et al. 2005 ; Didham et al. 2007 ; Davis 2013). Si dans certaines situations les espèces invasives peuvent être conductrices des modifications ou impacts sur la biodiversité, dans la majorité des cas, elles ne sont que les passagères de changements globaux sur le climat, l'usage des sols, les pollutions, la fragmentation, l'eutrophisation (Didham et al. 2005 ; Didham et al. 2007 ; Davis 2013). Selon ces auteurs, tous ces facteurs doivent être pris en compte simultanément dans une approche intégrée pour comprendre les pertes de biodiversités et tenter de les limiter.

1.3. Quelques explications de la diversité des définitions

L'usage d'une définition plutôt qu'une autre pour les « espèces invasives » - avec la prise en compte ou non de l'origine, et la prise en compte ou non des changements ou des impacts

dans l'environnement envahi - dépend des types d'acteurs et au sein des scientifiques, des disciplines et sous-disciplines de l'écologie mobilisées et de l'expérience de chacun.

1.3.1. Entre catégories d'acteurs

Dans l'encyclopédie des invasions biologiques, Simberloff & Rejmánek (2011) donnent deux définitions aux espèces invasives, l'une dite généralement utilisée par les écologues (une espèce naturalisée qui s'étend géographiquement) et l'autre dite souvent utilisée par les gestionnaires (une espèce exotique qui s'étend rapidement et qui cause des dommages environnementaux ou économiques). Plus précisément, à partir d'une enquête auprès de tous les acteurs de plusieurs marais bordant la Vilaine en Bretagne, Menozzi (2010) montre que c'est le critère de l'origine qui semble avoir le plus de sens pour les gestionnaires des milieux naturels très patrimoniaux et que la notion d'impacts, quant à elle, est particulièrement mobilisée par les usagers du milieu. La définition prenant en compte l'origine et les impacts négatifs apparait la plus opérationnelle pour l'action car elle permet de hiérarchiser, en fonction des contextes, des espèces dont l'expansion dérange et contre lesquelles il faut lutter prioritairement (Menozzi 2010). Dans les faits, il apparait toutefois que des chercheurs en biologie-écologie utilisent aussi souvent la définition prenant en compte origine et impacts à travers la référence très fréquente à la définition de l'UICN dans les articles académiques. Ainsi, les définitions apparaissent tout aussi variables au sein de la communauté scientifique.

1.3.2. Au sein de la communauté scientifique

Un grand nombre de disciplines des sciences de la vie travaillent aujourd'hui dans le champ des espèces invasives, tels que la biogéographie, l'écologie du paysage, l'écologie des communautés, l'écologie des successions végétales, la biologie évolutive, la biosécurité, la biologie de la conservation, la recherche appliquée à la gestion (Young & Larson 2011 ; Humair et al. 2014). Chacune a ses propres concepts, ses questionnements, ses méthodes de travail et pose donc sa propre définition des espèces invasives. Par exemple, les chercheurs en biologie de la conservation s'intéressent aux impacts de ces espèces sur la biodiversité locale tandis que les chercheurs en biologie évolutive s'intéressent aux évolutions de l'espèce lors du processus d'invasion.

Heger et al. (2013) identifient ainsi trois perspectives distinctes que les chercheurs des sciences de la vie peuvent adopter en fonction de leurs expériences et de leurs bagages professionnels et du système dans lequel ils travaillent : la perspective historique-biogéographique, la perspective de la conservation de la nature et la perspective écologique et

évolutive. Dans la même voie, Humair et al. (2014) ont conduit une étude comparative de la définition donnée au concept d'invasion biologique par les chercheurs spécialisés dans les invasions biologiques et des chercheurs spécialisés sur les changements écologiques du paysage pour lesquels les espèces invasives ne sont qu'un facteur parmi d'autres. Ils ont mis en évidence une très grande variété de positions à la fois sur la sévérité du problème en Europe et sur l'importance du problème sur les services écosystémiques. Quelques années plus tôt, Young et Larson (2011) avaient déjà mis en évidence des désaccords au sein même de la communauté des chercheurs en invasions biologiques sur plusieurs postulats publiés dans la littérature académique portant à la fois sur les effets des invasions biologiques, la terminologie, les valeurs de bien et de mal, et les pronostics pour le futur (alors même que certains auteurs de ces postulats arguent que leurs écrits sont largement partagés par la communauté).

Plusieurs facteurs permettent d'expliquer ces différences au sein des chercheurs. Tout d'abord, il y a de grandes incertitudes scientifiques sur les effets des espèces invasives en raison de la complexité des phénomènes (Humair et al. 2014). Ensuite, en fonction des disciplines, il peut y avoir des définitions conceptuelles différentes notamment du fait des échelles d'études temporelles et spatiales très variées (Boonman-Berson et al. 2014). Enfin, au niveau de chaque individu, d'autres facteurs sont à prendre en compte tels que la nationalité, la catégorie sociale, le vécu, le lieu de formation, les terrains d'étude, les valeurs culturelles, les croyances religieuses, les idéologies, les motivations, les éthiques de la nature, les projets politiques et la volonté de s'impliquer ou non en tant que chercheur dans la société et la prise de décision (Fox-Keller 1991 ; Barbour 1995; Kinchy & Kleinman 2003 ; Prévot-Julliard et al. 2010 ; Larson 2010 ; Young & Larson 2011 ; Tassin & A. Kull 2012 ; Heger et al. 2013 ; Humair et al. 2014).

2. LE RECOURS A L'INTERDISCIPLINARITE POUR L'ETUDE DES ESPECES INVASIVES

2.1. Interdisciplinarité entre écologie et sociologie de l'environnement

L'idée selon laquelle, dans les sciences en particulier, il existe un lien direct (et vrai) entre les mots et les choses traverse l'histoire de la pensée occidentale (Mondana & Dubois 1995). Dans ce cas, si l'on considère par exemple la définition de Richardson et al. (2000), le fait qu'une espèce soit physiquement en expansion géographique suffirait à expliquer qu'on lui accorde le statut de plante invasive. C'est le postulat dominant en sciences de la vie. Une autre conception serait de penser que la société construit, à travers des discours et l'accumulation de connaissances socialement et culturellement situées, des versions publiques successives du

statut de ces espèces (Brun et al. 2007). C'est le postulat dominant en sciences humaines et sociales. Selon cette conception, les catégories et les objets du discours par lesquels les sociétés saisissent le monde ne sont ni préexistants, ni donnés, mais s'élaborent au fil du temps et se transforment selon les contextes (Mondana & Dubois 1995). Latour va jusqu'à renoncer à l'idée que « *lorsque les choses sont vraies, elles tiennent* », et la remplacer par « *lorsque les choses tiennent, elles commencent à être vraies* » (Latour & Biezunski, 2005).

Des travaux de recherche sur les espèces invasives, tant par des chercheurs en sciences de la vie qu'en sciences humaines, ont montré qu'elles sont des objets frontières, hybrides* parce que mêlant à la fois nature et culture : leurs études ne peuvent être réduites à une seule dimension (Barbault & Atramentowicz 2010 ; Tassin & Kull 2012, 2015 ; Humair et al. 2014).

Les espèces invasives ont une dimension biologique (les sociologues parlent de dimension « naturelle ») car elles correspondent à un phénomène matériellement observable et quantifiable : expansion géographique dans de nouveaux milieux, modification du fonctionnement des écosystèmes, etc. Les espèces invasives ont aussi une dimension culturelle à plusieurs niveaux. D'abord dans la constitution même d'une catégorie espèce invasive (qui nous l'avons vu, varie en fonction des acteurs), puis dans l'opération de tri des espèces au sein ou à l'extérieur de la catégorie constituée, et enfin dans le choix des espèces contre lesquelles la lutte est définie comme prioritaire (Menozzi 2010). Les espèces invasives sont aussi des objets socio-naturels et hybrides parce des humains peuvent intervenir tout au long du processus invasif : sélection des espèces, transports volontaires ou non, modification des milieux les rendant plus vulnérables aux invasions. Ensuite, ils peuvent directement ou indirectement être impactés par l'expansion de ces espèces, et décider des espèces qu'il faut contrôler et tenter d'éradiquer (Catford et al. 2009 ; Barbault & Atramentowicz 2010).

Ainsi, pour comprendre tous les facteurs qui interviennent dans le processus de catégorisation d'une espèce parmi les invasives, les sciences de la vie ont besoin des sciences humaines. De même, les chercheurs en sciences humaines et sociales peuvent avoir besoin des chercheurs en sciences de la vie pour intégrer une part de matérialité dans leurs analyses, de complexité des relations interspécifiques (Claeys & Thiann-Bo Morel 2015). Le recours à l'interdisciplinarité a ici toute sa place.

Afin d'éviter le sociocentrisme – quand le sociologue considère que les problèmes environnementaux se résument à des constructions sociales (Larrère & Larrère 2012) – et d'éviter de ne considérer que l'aspect biologique des processus, l'interdisciplinarité finalisée,

c'est-à-dire la coordination entre disciplines sur l'étude d'un problème complexe, est donc nécessaire (Godard 2013). Les études interdisciplinaires ne remettent pas en question les fondements théoriques et méthodologiques disciplinaires : elles se positionnent en complément, et cherchent leur place dans le paysage scientifique en tant que passeurs de frontières (Larrère & Larrère 2012). Ces études répondent à une volonté commune de travailler sur la recomposition, le retissage des liens entre des éléments disjoints des sociétés et de la nature, en dépassant la dichotomie classique entre les faits – qui seraient étudiés par les sciences de la vie - et les valeurs – par les sciences humaines - (Billaud 2003 ; Billaud 2009).

Il me semble utile de préciser à ce stade que les approches interdisciplinaires sont historiquement intrinsèques à l'écologie. En effet, comme le rappelle Deléage (2010), l'écologie n'est pas une science fermée sur elle-même, elle s'est constituée comme une science carrefour, de plein vent, ouverte sur les sociétés humaines. Odum (1997) ne la considérait déjà pas comme une simple branche de la biologie, une simple science naturelle, mais comme un pont entre science et société.

En France, les projets interdisciplinaires entre sciences de la vie et sciences humaines sont encouragés depuis les années 1960/70 dans le contexte de déprise agricole notamment à travers le Programme Interdisciplinaire de Recherche en Environnement PIREN (Mathieu & Jollivet 1989 ; Charles & Kalaora 2003 ; Brun et al. 2007 ; Picon 2012). Sur les espèces invasives, cette approche a été initiée d'abord sur l'invasion par la caulerpe en Méditerranée à la fin des années 1990 (programme SCOPE, Scientific Committee On Problems of the Environment), puis dans la cadre des appels à projets du ministère de l'Environnement INVABIO et INVABIO II en 2000 et 2001 (Barbault & Atramentowicz 2010). Les espèces végétales invasives étudiées sous l'angle biologique et social ont notamment été *Baccharis halimifolia* (sénéçon en arbre), *Cortaderia selloana* (herbe de la pampa), *Prunus serotina* (ceriser tardif), *Ludwigia spp* (jussie). Malgré les projets interdisciplinaires et les équipes mixtes, des synthèses combinant toutes les données recueillies, naturelles et sociales, sur un même cas d'étude sont rares.

La construction de projet interdisciplinaire sur les espèces invasives a essentiellement émané d'une demande des écologues qui, voyant l'importance du rôle des humains depuis l'introduction des espèces jusqu'à l'acceptabilité sociale de la lutte, ont souhaité dépasser les frontières disciplinaires pour mieux comprendre leur objet d'étude. Les chercheurs en sciences humaines ont alors été contactés pour aider à comprendre la réaction des acteurs du territoire, le sens de leur conduite en vue de réajuster la stratégie à mettre en œuvre ou en vue de modifier

leurs perceptions par des projets d'éducation et de sensibilisation (Chlous 2014 ; Claeys & Thiann-Bo Morel 2015).

2.2. Une interdisciplinarité prometteuse mais aussi délicate

Les travaux interdisciplinaires ont aussi produit des questionnements novateurs, qu'il s'agisse d'approches théoriques ou pratiques (Barbault & Atramentowicz 2010). Claeys & Thiann-Bo Morel (2015) racontent ainsi la richesse des projets interdisciplinaires dans lesquels elles se sont investies, tant d'un point de vue de l'accumulation de connaissances partagées pour une vision globale de la question que du point de vue méthodologique avec la création de protocole et d'outils communs entre sciences de la vie et sciences humaines. Toutefois, plusieurs points de tensions ont bloqué lors des premiers projets du ministère INVABIO et bloquent encore parfois la co-construction des problématiques, des questionnements et la synthèse commune des résultats, suscitant des difficultés de communications (Bernardina 2010), voire des débats houleux (Claeys & Thiann-Bo Morel 2015). Quatre points de déception et de tensions récurrents dans le cadre des travaux interdisciplinaires sur les espèces invasives sont discutés ci-dessous, ils correspondent pour la plupart à des problèmes rencontrés plus globalement entre sciences de la vie et sciences humaines[5].

Les chercheurs en sciences humaines sont jusqu'ici souvent restés déçus au cours du processus de construction des projets interdisciplinaires par la place qui leur a été donnée, en tant que « donneurs de réponses » plutôt que « poseurs de questions » et se sont sentis ainsi instrumentalisés voire dans des cas extrêmes pilotés par les chercheurs des sciences de la vie (Bernardina 2010 ; Chlous 2014 ; Claeys & Thiann-Bo Morel 2015). En effet, dans plusieurs projets, les questions sociologiques ont été pré-pensées par les écologues, pour compléter leurs propres questionnements. Elles n'ont pas été pensées, créés, comme conduisant à la production de données originales, novatrices et autonomes pour les sociologues. De plus, les résultats des recherches en sciences humaines ne répondent pas toujours, *in fine*, aux réponses attendues par les écologues, ce qui constitue le deuxième point de tension.

Les chercheurs en sciences de la vie et les gestionnaires, demandeurs d'aides et de conseils auprès des chercheurs en sciences humaines peuvent être déçu dans le sens où le travail de ces derniers ne débouche pas ou peu sur des propositions d'actions – ou tout au moins pas

[5] Le dualisme entre science « dure » et science « molle » ne sera pas présenté ici. Pour cela, voir par exemple l'article récent de Claeys and Thiann-Bo Morel (2015).

sur celles attendues – et ne vise en aucun cas à « faire changer les gens » ou « modifier les comportements » (Méchin 2007). Les sociologues ne sont pas opposés à l'idée d'apporter des éléments aux décisionnaires et aux administrateurs, au contraire, il s'agit même pour certains de l'une de leur missions principales (Mougenot & Roussel 2006 ; Claeys & Sérandour 2009 ; Bernardina 2010 ; Deuffic 2012). En revanche, ils s'opposent à l'idée de participer à l'imposition d'une norme, d'une façon de voir ces espèces, émanant en l'occurrence du point de vue de certains écologues engagés dans des actions de conservation de la biodiversité alors même qu'ils considèrent ces derniers comme un groupe d'acteurs parmi d'autre dans la société (Méchin & Wintz 2005). Ceci constitue d'ailleurs un troisième point de tension : les sociologues analysent au cours de leur enquête avec le même détachement tous les systèmes de catégorisation des 'espèces invasives' y compris la catégorisation scientifique (Rémy & Beck 2008 ; Menozzi 2010). L'impression d'être observé et le sentiment d'être jugé et critiqué dans sa réflexion et ses pratiques de recherche ont été mal vécus par certains biologistes et écologues.

Un dernier point de tension récurrent est la pré-construction de la terminologie des programmes de recherche par les biologistes qui ne se trouve pas nécessairement adaptée aux sciences humaines. En d'autres termes, les concepts et définitions des scientifiques ne permettent pas de traduire les réalités sociales, et ne peuvent donc pas servir de base à l'analyse sociologique sans biaiser les résultats. En effet, comment par exemple interroger le grand public sur des concepts de « biodiversité », « invasion biologique », « espèce invasive », « native » vs « exotique » alors que ces termes ne font pas sens pour eux (Menozzi 2010 ; Menozzi & Pellegrini 2012) ? De même, comment interroger des individus sur des espèces qu'ils ne voient pas ou qu'ils ne catégorisent pas de la même façon que les scientifiques (Thiann-Bo Morel & Duret 2011) ? Les catégories « utile » et « nuisible », bien que rejetées des sciences de la vie parce que trop subjectives, sont les catégories qui font davantage sens pour le public non experts des invasions biologiques (Claeys & Sirost 2010 ; Menozzi 2010 ; Thiann-Bo Morel & Duret 2011 ; Claeys & Thiann-Bo Morel 2015).

Par ailleurs, Lévêque et al. (2012) soulignent que la difficulté la plus importante à laquelle sont confrontés les biologistes est leur faible capacité à intégrer les processus anthropiques (mécanismes sociologiques, psychologiques, économiques, politiques) dans leurs analyses. Ceci est en partie dû aux formations académiques qui restent, pour la grande majorité, assez fermées à l'approche globalisante et continuent de découper de manière réductionniste l'enseignement en de multiples spécialisations (Larrère & Larrère 2012 ; Aspe & Genin 2014).

2.3. Posture dans le cadre de cette thèse : l'interdisciplinarité intériorisée

Plusieurs solutions pour améliorer la construction en amont des programmes de recherche interdisciplinaires ont été proposées depuis plusieurs dizaines d'années (ex : Di Castri 1985 ; Jollivet 1992 ; Jollivet & Pavé 1993 ; Godard 2013 ; Petit et al. 2014) et très récemment explicitement sur le cas des espèces invasives (Claeys & Thiann-Bo Morel 2015).

Dans le cadre de cette thèse nous avons fait le pari que l'intériorisation de l'interdisciplinarité, c'est-à-dire la pratique de plusieurs disciplines par un même individu et dans un temps relativement court – 3 ans de recherche - peut permettre de proposer un regard global et systémique sur une même espèce invasive. En effet, comme l'écrivent Aléssio et al. (2008), « *le caractère « discipliné » (au sens d'une allégeance à une discipline) des thèses ne doit pas occulter le fait que l'un des prérequis pour traiter de problématiques socioenvironementales est l'obligation de se situer dans le cadre interdisciplinaire, indispensable à la compréhension des relations et interactions entre société et nature* ».

Le choix de l'intériorisation de l'interdisciplinarité permet de surpasser les points de tensions précédemment présentées peut-être plus facilement ou plus rapidement. Elle favorise en effet plusieurs des procédés privilégiés pour la pratique de l'interdisciplinarité proposés par Godard (2013) : elle permet (i) de poser une problématique commune, (ii) de favoriser les interactions et les allers-retours quotidiens entre les disciplines, (iii) d'utiliser des outils communs tel que, dans notre cas, la carte de répartition de l'espèce mobilisé dans toutes les parties et dans la majorité des chapitres, (iv) de veiller à collecter les données et à les analyser à la même échelle spatio-temporelle. Ainsi dans notre cas, nous travaillons en biologie comme en sociologie sur l'ajonc à l'île de La Réunion de son introduction à nos jours. A côté de ces éléments, nous veillons à l'utilisation d'un langage intermédiaire entre langage commun et langage spécialisé propre à chaque discipline. Dans notre cas, nous utilisons autant que faire se peut un langage commun, les notions et concepts spécialisés sont soient discutés, soient définis dans le glossaire.

3. FACTEURS EXPLICATIFS DU SUCCES DES ESPECES INVASIVES DANS L'ENVIRONNEMENT NATUREL ET SOCIAL

Un double sens est ici donné à la notion de succès. D'une part, elle est liée à la capacité pour une espèce à s'étendre géographique, il s'agit du *succès biologique*. D'autre part, elle est liée à l'émergence des espèces invasives comme un problème public majeur. Inspirée par la

terminologie employée par Akrich et al. (1988) pour les innovations techniques, j'ai choisi de parler de *succès social* des espèces invasives.

3.1. Les hypothèses des sciences de la vie

De très nombreuses hypothèses biologiques ont été formulées pour expliquer les grandes capacités d'expansion géographique des espèces végétales invasives. La revue de Catford et al. (2009) en dénombre déjà 29, sans compter celles qui se sont développées depuis. Avant de se lancer dans la présentation de ces hypothèses, il convient de définir le processus invasif.

Le processus invasif, en biologie, peut se définir en 4 stades : le transport, l'introduction, l'établissement (ou la naturalisation*) et l'expansion géographique (figure In-1). L'espèce doit franchir des barrières pour passer d'un stade à l'autre, telles que la barrière géographique, la capacité de survie, de reproduction, de dispersion (Blackburn et al., 2011). Un grand nombre d'espèces n'est pas en mesure de franchir toutes ces barrières.

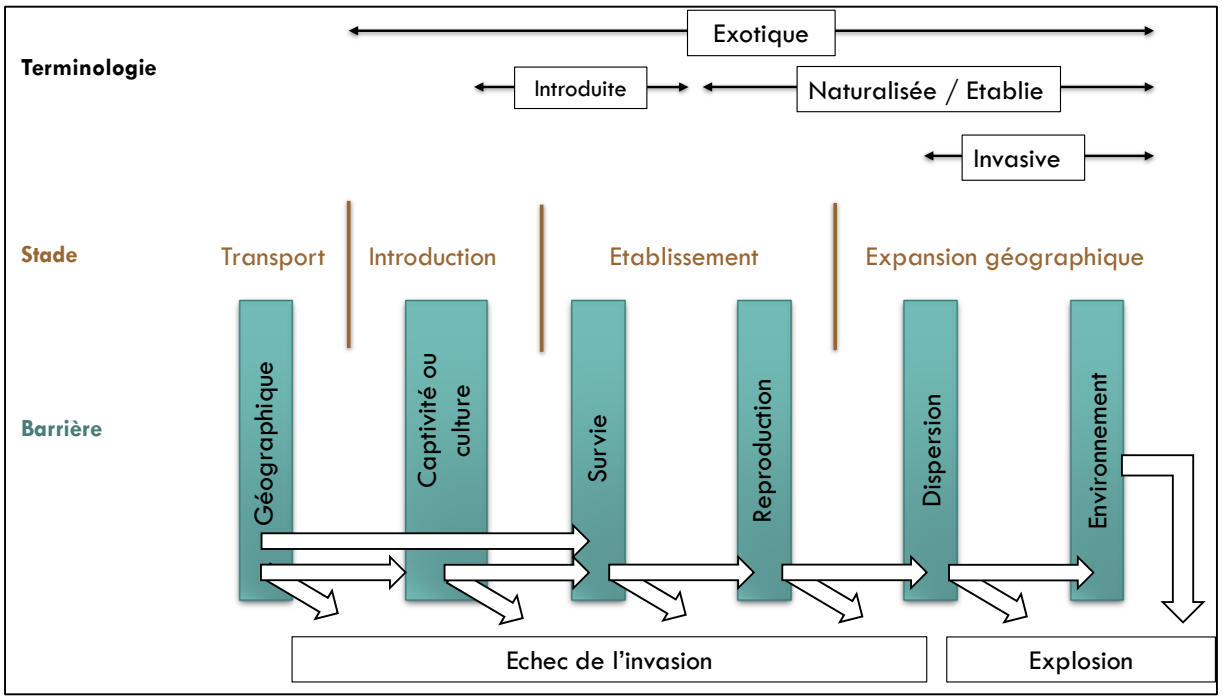

Figure In-1 – Etapes générales du processus d'invasion biologique.

Le processus invasif peut être divisé dans une série de stade (en marron). Des barrières (en vert) doivent être franchies pour passer d'un stade à l'autre (en marron). Selon le stade, les espèces sont nommées par différents termes (en noir). Adapté de Blackburn et al. (2011).

Pour donner une idée des proportions à partir des cas qu'il a étudié, Williamson (1996) a proposé la règle des trois fois dix : parmi les espèces qui sont transportées dans une nouvelle région, seul 10% s'y introduisent (les autres ne survivent pas), parmi ces dernières, 10% sont capables de se reproduire de manière autonome (sans l'intervention des humains) mais elles

n'ont pas la capacité de s'étendre. Parmi les espèces établies, seules 10% s'étendent sur de vastes superficies. Ainsi pour 1000 espèces transportées, il est prédit qu'une seule devienne invasive (cela varie en fonction des espèces, des sites et des modalités de l'introduction). Considérer l'invasion comme un processus dynamique a encouragé les écologues à identifier les facteurs pouvant permettre à une espèce de passer d'un stade à l'autre (Catford et al. 2009).

Les hypothèses biologiques sont posées à différentes échelles spatiales et temporelles, et en fonction de différents stades du processus invasif (figure In-1). En fonction des hypothèses testées, le dispositif étudié est également très différent : on peut s'intéresser à la cohabitation entre espèces exotiques et espèces natives dans la zone d'introduction, ou bien à une même espèce entre ses zones natives et ses zones d'introductions.

Compte tenu de notre modèle d'étude, l'ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*) et compte tenu de la grande richesse des hypothèses existantes, nous nous intéressons dans cette partie uniquement aux espèces invasives végétales. Nous présentons ici deux catégories d'hypothèses : premièrement, celles sur les caractéristiques des espèces introduites (on parle d'*invasiveness**) et deuxièmement, sur les caractéristiques du milieu récepteur, ou milieu d'accueil (on parle d'*invasibility**).

3.1.1. Les caractéristiques des espèces introduites

Il existe deux étapes - non exclusives - pendant lesquelles des espèces peuvent cumuler des traits* biologiques et écologiques qui vont favoriser leurs potentiels d'expansion géographique : elles peuvent être pré-adaptées à s'étendre rapidement et densément et/ou avoir la capacité à s'adapter aux nouveaux environnements dans lesquelles elles sont introduites. Ces deux processus peuvent s'opérer sur les mêmes traits biologiques et peuvent être des processus combinés sur de mêmes populations (ex : Treier et al. 2009 ; Hahn et al. 2012a ; Hahn et al. 2013) mais dans un souci de clarté, nous présentons les deux processus successivement.

3.1.1.1.Hypothèses de la préadaptation

Dès les années 1960, dans un contexte de développement agricole, de nombreux chercheurs ont tenté de relever des traits biologiques particuliers pouvant aider à déterminer quelles espèces végétales avaient de fortes capacités d'expansion et pouvaient constituer « la mauvaise herbe idéale ». Les traits biologiques favorisant l'expansion géographique sont ainsi de bonnes capacités de reproduction sexuée et asexuée, de dispersion dans le temps et dans l'espace, une croissance rapide, un potentiel allélopathique* (Bakker 1955 ; Bakker & Stebbins 1965 ; Bakker

1974 ; Sutherland 2004 ; Callaway & Ridenour 2004 ; Barrett 2015). Une grande plasticité phénotypique*, c'est-à-dire une grande capacité à exprimer des phénotypes* différents en réponse à des conditions environnementales variées pour un seul génotype* donné permet aux individus d'ajuster leurs traits biologiques aux nouvelles pressions du milieu. Elle favorise ainsi l'expansion géographique d'une espèce dans un nouvel environnement (Maron et al. 2004 ; Davidson et al. 2011 ; Hahn et al. 2012b ; Knop & Reusser 2012).

La polyploïdie* (la multiplication du stock de chromosomes) est de plus en plus reconnue comme favorable à l'expansion géographique rapide des espèces invasives car elle augmente généralement les moyennes de traits biologiques liés à la croissance (ex : hauteur des plantules et des pieds adultes) et la reproduction (ex : nombre de graines, temps de germination) (Bretagnolle et al. 1995 ; Pandit et al. 2011 ; Beest et al. 2011 ; Hahn et al. 2012b ; Hahn et al. 2013). La polyploïdidation s'opère soit par doublement du génome au niveau intraspécifique (autopolyploïdisation) soit par hybridation* interspécifique suivie d'une duplication du génome (allopolyploïdisation). L'hybridité n'engendre pas forcément d'allopolyploïdisation mais cette dernière permet de la stabiliser.

Les traits biologiques pouvant expliquer l'expansion géographique importante des espèces invasives sont nombreux. Il s'est avéré impossible d'identifier des traits qui conduisent systématiquement à une invasion notamment car la valeur quantifiée de ces traits peut varier en fonction des populations* et car l'avantage compétitif d'une grande partie de ces traits dépend des habitats et des espèces co-occurrentes (Alpert et al. 2000 ; Hayes & Barry 2007 ; Lévêque et al. 2012).

L'ajonc d'Europe cumule à la fois une croissance rapide, une bonne capacité de reproduction sexuée, une grande production de graines et une grande plasticité phénotypique. Il s'agit de plus d'une espèce hexapolyploïde (6 paires de chromosomes, obtenues par hybridation).

3.1.1.2.Hypothèse de l'évolution post-introduction

Le potentiel évolutif permet aux espèces de s'adapter rapidement à de nouvelles conditions biotiques et abiotiques. Il peut induire des changements dans les valeurs moyennes des traits biologiques favorisant l'établissement et l'expansion géographique (Lee 2002 ; Lavergne & Molofsky 2007 ; Lee & Gelembiuk 2008). Les traits les plus étudiés sont ceux liés à la reproduction, la croissance et la défense contre les ennemis naturels. Dans les zones envahies, par rapport aux zones d'origine, des modifications peuvent s'opérer sur des traits tels que l'auto-

compatibilité* de la plante (Hao et al. 2010), le temps de reproduction (Barrett et al. 2008), la masse des graines (Buckley et al. 2003 ; Daws et al. 2007 ; Hahn et al. 2013), la production de graines (Henery et al. 2010), la survie des plantules (Blair & Wolfe 2004), le temps d'émergence des plantules (Hahn et al. 2013), le poids et la biomasse des plantules (Henery et al. 2010 ; Hornoy et al. 2011), le taux de croissance (Blumenthal & Hufbauer 2007 ; Hahn et al. 2012a ; Lamarque et al. 2014), la plasticité phénotypique (Fenesi & Botta-Dukát 2012), le pouvoir allélopathique (Yuan et al. 2013).

Ces évolutions génétiques ont été reliées à une perte totale ou partielle des ennemis naturels (prédateurs, pathogènes, parasites, compétiteurs) de l'espèce introduite dans son nouveau milieu. Ceci est particulièrement vrai pour les plantes, qui sont généralement introduites sous forme de graines. Puisque ces ennemis limitaient la taille de la population dans la zone native, leurs pertes peuvent provoquer un avantage immédiat en termes de croissance ou de reproduction, c'est l'hypothèse de la relâche d'ennemis (Keane & Crawley 2002 ; Colautti et al. 2004). En raison de la perte de leurs ennemis naturels, des plantes introduites peuvent aussi évoluer vers une modification génétique de l'allocation* des ressources allouées à la défense vers la croissance, la reproduction, et globalement une meilleure compétitivité dans sa nouvelle, c'est l'hypothèse de l'évolution d'un potentiel compétiteur accru (EICA - *Evolution of Increased Competitive Ability hypothesis*) (Blossey & Notzold 1995 ; Callaway & Ridenour 2004 ; Joshi & Vrieling 2005 ; Bossdorf et al. 2005). L'hypothèse de la relâche des contraintes génétiques (RGC – *Relaxation of Genetic Correlations hypothesis*) argue que la relâche d'ennemis naturels conduit à une perte des corrélations génétiques entre les traits d'histoire de vie. Construite à partir des travaux conduits sur l'ajonc, cette hypothèse part du constat que de fortes corrélations phénotypiques d'origine génétiques sont présentes dans la zone native entre le taux d'infestation par les prédateurs des graines et plusieurs traits d'histoire de vie (phénologie de floraison, hauteur des plants, densité des gousses) (Tarayre et al. 2007 ; Atlan et al. 2010). Dans les zones envahies, ces corrélations apparaissent moins fortes, ce qui permet une évolution indépendante des traits et améliore le potentiel adaptatif des espèces introduites (Hornoy et al. 2011). Ensuite, même si les ennemis naturels de l'espèce introduite sont aussi introduits (par exemple dans le cas de la lutte biologique), ils peuvent être moins efficaces voire avoir un effet opposé (Catford et al. 2009).

Des adaptations évolutives* génétiques peuvent avoir lieu pour tout trait propice sous le nouveau régime de sélection des facteurs abiotiques. En particulier, une adaptation aux nouvelles conditions climatiques locales (température, précipitation, saisonnalité) peut être

essentielle pour permettre la naturalisation et concoure dans certains cas à augmenter l'*invasiveness**. A titre d'exemple, le *Scenecio squalidus* (le séneçon luisant) a développé dans le sud de l'Angleterre une plus grande tolérance aux conditions de sécheresse et aux températures élevées que ceux introduits en Ecosse (Allan & Pannell 2009).

3.1.2. Les caractéristiques du milieu récepteur

Les facteurs affectant la vulnérabilité du milieu récepteur aux invasions peuvent être appréhendés du niveau régional au niveau micro-local (Milbau et al. 2008). Au niveau régional, de 100 à 1000 km, le climat est principal facteur explicatif de la distribution des espèces, y compris des espèces exotiques (Ibáñez et al. 2009). A l'échelle locale, de 10 à 1000 m, c'est le type d'écosystème et en particulier la disponibilité des ressources qui détermine les espèces pouvant s'établir. Toutefois, selon Theoharides & Dukes (2007), c'est majoritairement à un niveau intermédiaire, entre 10 et 100 km, que le processus invasif s'opère. C'est en effet à cette échelle que les conditions de nouvelles colonisations sont générées par le changement d'usage des terres, les défrichements, les plantations, l'urbanisation, l'abandon des terres. Dans cette partie, nous présentons des hypothèses explicatives de l'expansion géographique rapide des espèces invasives testées aux échelles locales et intermédiaires.

L'hypothèse de la niche vacante (Hierro et al. 2005) est liée à la disponibilité en ressources dans le milieu. Cette hypothèse a des points communs avec ce que nomment Johnstone (1986) « les fenêtres d'invasion », Shea & Chesson (2002) l'« hypothèse de l'opportunité de niche », Davis et al. (2000) l'«hypothèse de la variabilité de la disponibilité des ressources » et Richardson & Pyšek (2006) « l'hypothèse de l'augmentation de la disponibilité des ressources », bien que ces dernières portent leur attention sur les fluctuations des ressources dans le temps et dans l'espace.

Le mécanisme invoqué sous l'hypothèse de la niche vacante est lié à l'hypothèse inverse de la résistance biotique (Elton 1958 ; Alpert 2006) stipulant que dans un écosystème à richesse spécifique élevée tous les types de ressources sont déjà utilisés par les espèces natives et les relations interspécifiques sont décuplées, ce qui augmente la probabilité d'un compétiteur ou d'un prédateur pour l'espèce introduite. Les communautés présentant une grande richesse spécifique seraient donc plus résistantes aux invasions que celles disposant d'une richesse spécifique faible. Inversement, une niche écologique vide ou vacante est définie par la présence de ressources non utilisées par les espèces présentes mais potentiellement utilisables par d'autres espèces (sous-entendu celles qui sont introduites) et par moins de relations de

compétition (Alpert et al. 2000). Une espèce introduite qui a les capacités d'utiliser ces ressources disponibles pourra s'étendre sans être trop limitée par des relations de compétition pour la ressource en question. Toutefois, des milieux très diversifiés peuvent être envahis (Beisel & Lévêque 2010), et, dans les milieux insulaires, la richesse en espèces natives n'est pas apparue comme un bon prédicteur du nombre d'espèces invasives (Kueffer et al. 2010). En fait, il ne s'agit pas que d'une question de richesse spécifique, mais surtout de richesse fonctionnelle : une espèce introduite a plus de chance de devenir invasive si elle est différente sur le plan fonctionnel des espèces déjà présentes dans la communauté d'accueil (Vitousek et al. 1997 ; Callaway & Ridenour 2004 ; Hierro et al. 2005 ; Emery 2007).

Certains milieux sont reconnus pour comporter plus particulièrement des niches vacantes, des ressources non utilisées. C'est par exemple le cas des milieux insulaires où des familles entières de plantes peuvent être absentes, et donc aussi des groupes fonctionnels par exemple, des espèces fixatrices d'azote, des espèces avec des teneurs particulièrement riches en sucre ou en lipides (Kueffer et al. 2010). Les milieux fréquemment perturbés par des évènements naturels (ex : incendie, tempête, cyclone) ou par les activités humaines (ex : aménagement, agriculture, déforestation, incendie) peuvent conduire à la création de nouvelles niches vacantes et donc des ressources disponibles, soit parce que les espèces natives mettent du temps à recoloniser les habitats (ce qui laisse de la place libre et limite la compétition), soit parce qu'elles ne sont pas adaptées aux nouveaux régimes de perturbations et déclinent (Hierro et al. 2005 ; Chytrý et al. 2008). On parle alors aussi de l'hypothèse de la chaise vide, c'est-à-dire que la niche n'était pas vacante mais le devient (Beisel & Lévêque 2010).

Dans un contexte de forte perturbations, les espèces natives peuvent être ainsi supplantées par des espèces introduites ayant de plus grandes capacités de croissance, de reproduction de dispersion, ou étant tout simplement mieux adaptées aux régimes de perturbations et aux nouvelles configurations de l'habitat (Catford et al. 2009). En d'autres termes l'expansion des espèces introduites et la raréfaction des espèces natives ne s'impliquent pas forcément l'un l'autre par relation de cause à effet, il peut seulement s'agir de deux phénomènes corrélés.

La composition et la structure spatiale du paysage, en interaction avec les traits biologiques des espèces introduites, peuvent également influencer les capacités d'expansion géographique d'une espèce invasive. Par exemple, Melbourne et al. (2007), le fait qu'un habitat soit fortement hétérogène peut favoriser l'expansion d'une espèce invasive en raison de la grande variabilité des niches disponibles (hypothèse de l'hétérogénéité environnementale). Vilà et Ibanez (2011) ont montré dans leur synthèse que les espèces exotiques sont davantage

présentes et plus abondantes au bord de fragments d'habitats qu'à l'intérieur, et que les fragments plus petits et isolés sont plus concernés par les invasions que les grands patchs interconnectés. Ceci confirmerait le fait qu'un paysage plus hétérogène est plus perméable aux invasions. L'effet des corridors sur l'expansion des espèces invasives est controversé. Selon Muthukrishnan et al. (2015) par exemple, cela joue un rôle fondamental tandis que pour Damschen et al. (2006) et Bartuszevige et al. (2006) cela joue un rôle négligeable. Leur effet dépend *in fine* de leur connexion avec des sources d'espèces exotiques ou invasives, du type de corridors et des capacités de dispersion de l'espèce concernée (Vilà & Ibáñez 2011).

Globalement, selon Vilà & Ibáñez (2011), il apparait que la configuration du paysage (bordures, corridors) est de première importance pour la présence et l'établissement des espèces exotiques tandis que les facteurs à l'échelle locale (structure de la communauté, végétation, ressources) sont des éléments clés pour la croissance des populations.

3.1.3. Pression d'introduction de propagule : hypothèse ou prérequis ?

L'hypothèse de la pression d'introduction de propagules suggère que les capacités d'expansion géographique d'une espèce introduite et naturalisée dépendent de la quantité d'individus introduites dans un même milieu, une propagule étant définit comme toute partie d'une plante qui sert à la propagation de l'espèce incluant les plants adultes, les graines ou des fragments végétatifs. Cette hypothèse est parfois considérée comme l'un, voire le principal moteur des capacités d'expansion géographique des espèces (le Roux et al. 2013 ; Brooks & Jordan 2013 ; Ramula et al. 2015) à tel point que pour certains, il ne s'agit même pas d'une hypothèse, mais d'un prérequis à l'invasion (Colautti et al. 2006) .

La pression de propagules peut jouer un rôle à plusieurs étapes du processus invasif, en permettant d'outrepasser plusieurs barrières (Catford et al. 2009). Une haute pression de propagule augmente les chances que des propagules arrivent vivantes dans la zone d'introduction. En impliquant généralement une augmentation de la diversité génétique de l'espèce introduite, elle favorise les chances d'adaptation à son nouvel environnement. Une haute pression de propagule, d'autant plus si elle est répartie dans le temps et dans la mosaïque paysagère favorise aussi les chances pour l'espèce d'être implantée dans un milieu favorable à son établissement, d'un point de vue biotique et abiotique. En d'autres termes, la pression de propagule favorise la rencontre adéquate et optimale entre les caractéristiques biologique d'une espèce et les caractéristiques du milieu receveur.

3.1.4. Activités humaines : des éléments clés ?

A partir de ces hypothèses, aucune généralisation ne s'avère possible, les capacités d'expansion géographique d'une espèce invasive étant contexte-dépendant. Catford et al. (2009) proposent une classification de toutes les hypothèses précédemment présentées en fonction de trois composantes majeures pouvant jouer un rôle plus ou moins important en fonction des situations : des facteurs abiotiques (disponibilité en ressources, perturbations, …), des facteurs biotiques (traits d'histoire de vie de la plante introduite, capacités adaptatives, type d'interaction au sein de la communauté d'introduction, les relations trophiques, …) et la pression de propagule (types de propagules, fréquence d'introduction, …) (figure In-2).

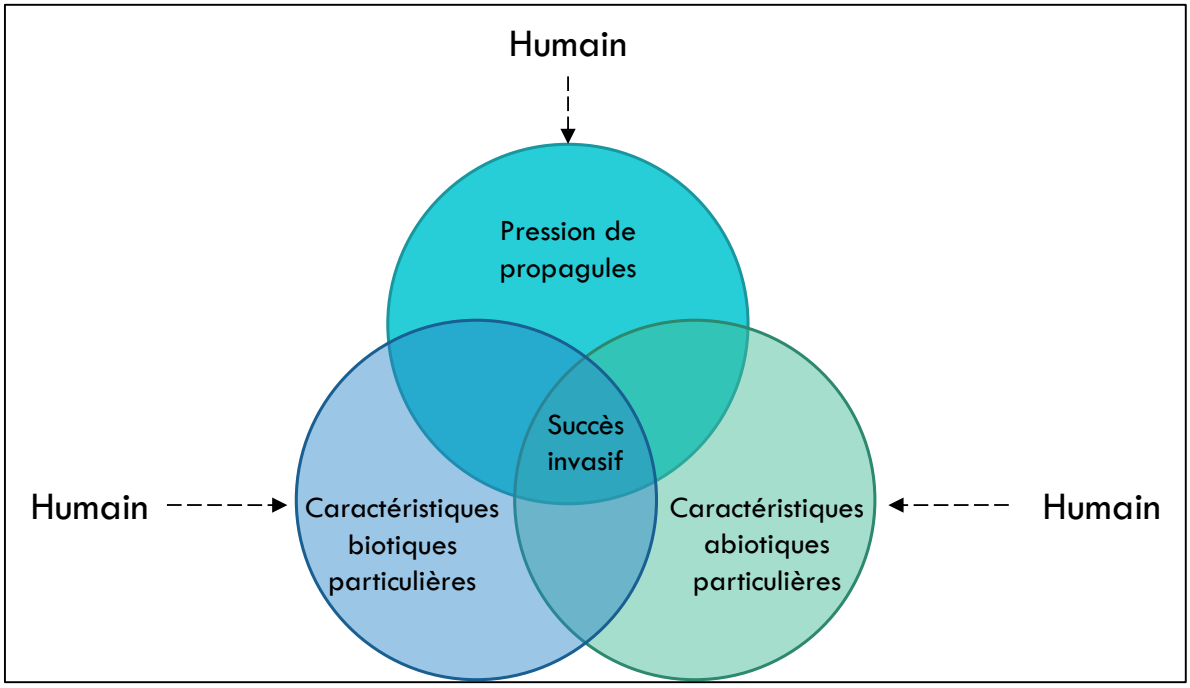

Figure In-2 – Interactions des trois principales composantes biologiques expliquant les capacités d'expansion géographique d'une espèce introduite naturalisée.

Chacune de ces composantes peut être modifiée par les activités humaines (Adapté de Catford et al. 2009).

Dans les études modélisant et comparant les facteurs explicatifs du nombre et de la densité des espèces exotiques ou invasives, les variables liées à l'humain arrivent souvent en tête de liste. En effet, alors que le nombre d'espèces natives est largement expliqué par des facteurs naturels comme le climat et la végétation, le nombre d'espèces exotiques est majoritairement influencé par des facteurs sociaux tels que la densité de population (Guo et al. 2012). Dès 2001, Vilà & Pujadas ont identifié que les quantités d'importations et l'Index de Développement Humain, une estimation des Nations Unies sur la qualité de vie en fonction du PIB (Produit Intérieur Brut), du niveau d'éducation et de l'espérance de vie, étaient les facteurs qui

expliquaient le mieux la densité des plantes exotiques. A l'échelle plus régionale, Spear et al. (2013) ont mis en évidence que la densité de population humaine était le facteur qui expliquait le mieux la richesse en espèces exotiques et invasives, animales comme végétales, dans les aires protégées en Afrique du Sud parmi une douzaine de variables dont la date de création de la réserve, la surface du parc, le nombre de routes, de rivières, richesse en espèces indigènes et des variables climatiques. A une échelle encore plus fine, Gavier-Pizarro et al. (2010) ont montré que le nombre de maisons à moins de 1 km de leurs parcelles de suivi de la végétation était la variable la plus fortement associée à l'abondance des espèces exotiques dans les forêts du Midwestern (US). Dans les milieux insulaires, Kueffer et al. (2010) ont montré, à partir d'une étude comparative sur 30 groupes d'îles répartis dans quatre régions océaniques, que le développement humain (PIB) prédit significativement le nombre d'espèces invasives avec la diversité d'habitats, l'âge de l'île et la région océanique considérée.

Les activités humaines peuvent interagir sur chacune de ces composantes et tout au long du processus, de l'introduction à l'expansion géographique.

3.1.4.1.Le rôle des humains dans la zone d'origine

Depuis que les humains cultivent, ils sélectionnent volontairement des plantes pour les adapter à ses besoins. Les choix de sélection varient en fonction des usages de ces plantes, dans la majorité des cas agricoles ou ornementaux. Dans le cas des espèces horticoles par exemple, une germination importante, une belle floraison et donc une belle fructification peuvent être des traits sélectionnés par les cultivateurs. Chrobock et al. (2011) ont ainsi comparé les capacités de germination entre des espèces natives et des espèces cultivées exotiques pour des raisons ornementales proches taxonomiquement. Sans surprise, les espèces cultivées germent mieux que les espèces sauvages. Puisque la germination rapide et abondante est souvent associée à la grande capacité d'expansion des espèces introduites, les résultats des chercheurs suggèrent que l'introduction de cultivars sélectionnés par les humains peut augmenter le risque que ces espèces deviennent invasives.

Outre la sélection intentionnelle des espèces, les espèces « sauvages » peuvent aussi s'adapter aux pratiques humaines sur le milieu et notamment à la nature et à la fréquence des perturbations (Lockwood et al. 2007). Ainsi, selon Suarez & Tsutsui (2008), une cohabitation et une association anciennes entre les humains et une plante peuvent conférer à cette dernière des préadaptations aux environnements perturbés, et donc favoriser l'expansion géographique dans les autres endroits perturbés où elle sera introduite. Selon Crooks & Suarez (2006), une

association avec les humains augmente aussi les chances de transport, de façon volontaire ou involontaire, à travers une grande variété de vecteurs.

3.1.4.2.Le rôle des humains dans l'introduction

Depuis des milliers d'années, les humains se déplacent et transportent avec eux tout un ensemble d'organismes avec eux à travers le monde (Pons et al. 1990 ; Mack 1991 ; Di Piazza 1995 ; McNeely et al. 2001 ; Pascal et al. 2006 ; Harris et al. 2007 ; Gildenhuys et al. 2013). Les introductions d'espèces n'ont cessées d'augmenter, d'abord pendant la construction des grands Empires Coloniaux et des jardins d'acclimatation puis, plus récemment, de façon exponentielle avec le commerce national et international et la plus grande circulation des humains partout dans le monde, de plus en plus nombreux et de plus en plus rapides (Mack 2001 ; Henderson et al. 2006 ; Harris et al. 2007 ; Larrue 2008 ; Ööpik et al. 2013). Dans la première période, elles ont surtout été intentionnelles, tandis que dans la période plus récente, elles sont souvent involontaires, bien que les introductions volontaires persistent notamment pour les plantes économiquement intéressantes (agriculture, sylviculture, horticulture, …). A titre d'exemple, une étude conduite sur les îles Antarctiques et portant sur le transfert de propagules par les touristes et scientifiques met en évidence la présence de graines dans respectivement 20% et 45% des cas, et des lichens ou bryophytes dans 11 et 20% des cas, et cela malgré les précautions prises par ces acteurs et leur forte sensibilisation (Huiskes et al. 2014). Outre ce cas atypique des îles Antarctiques, Kueffer et al. (2010) montrent que plus l'activité économique d'un pays ou d'une île est importante, plus la magnitude des introductions est élevée comparativement à des endroits moins développés économiquement.

3.1.4.3. Le rôle des humains dans la zone receveuse

Il y a un certain consensus dans la littérature sur le fait que les perturbations facilitent l'établissement et l'expansion des espèces introduites et que les activités humaines en sont très majoritairement à l'origine (Rejmánek 1996 ; Chauvel et al. 2006 ; Hierro et al. 2006 ; Marshall et al. 2012 ; Nakamura et al. 2015). Aung & Koike (2015) ont ainsi récemment montré que l'invasion par *Prosopis* est bien plus élevée dans les paysages dominés par les humains et fortement perturbés que dans les forêts résiduelles. De nombreuses études ont trouvé une association positive entre le niveau d'invasion sur un site et le pourcentage de milieux urbanisés dans les paysages environnants (Borgmann & Rodewald 2005 ; Bartuszevige et al. 2006 ; Maheu-Giroux & Blois 2006). Manier et al. (2014), par exemple, ont ainsi montré que les infrastructures humaines (et notamment les routes) sont un facteur explicatif de la distribution

des espèces invasives en augmentant les perturbations et en créant des voies de dispersion dans le sud-ouest du Wyoming. Comme présenté plus haut dans la partie sur l'hypothèse de la niche vacante et de la chaise vide, l'invasion d'une espèce sera surtout favorisée si la nature, l'intensité et les conséquences des changements correspondent aux exigences écologiques (ex : lumière, pauvre en nutriment) et aux stratégies de reproduction de la dite espèce, qui sera alors compétitive dans les premiers stades de succession post-perturbation (Catford et al. 2009).

Au-delà de la sélection des espèces, des transports volontaires et involontaires, des perturbations générées par les activités humaines, ce sont plus globalement des modifications socio-culturelles qui agissent par l'intermédiaire de nouvelles pratiques comme les drivers des processus invasif par les plantes. Ainsi, par exemple, les changements d'usage des terres (nombre, trajectoire et direction des changements), de régimes de propriétés foncières (surface, gestion, …), ou encore l'arrivée de néo-ruraux à la campagne avec de nouvelles pratiques de jardinage (méthode, temps investi dans la lutte contre les mauvaises herbes) ont été identifiés comme des facteurs explicatifs de l'expansion rapide des espèces introduites et naturalisées à de maintes reprises (Mooney & Hobbs 2000 ; Vilà & Pujadas 2001 ; Head & Muir 2004 ; Robbins 2004 ; Domènech et al. 2005 ; Klepeis et al. 2009 ; Vilà & Ibáñez 2011 ; Jahangir Alam 2012). A travers une approche historique de 1956 à 2003, Domènech et al. (2005) ont montré que le pattern actuel de l'invasion par *Cortaderia selloana* en Catalogne (Espagne) peut s'expliquer par l'héritage historique de l'utilisation des terres entre mise en place de pâture, le nombre de modifications d'usages du sol, la subdivision des fermes, la durée d'abandon des terres et la pression d'urbanisation.

L'analyse de série de changement d'usage des sols montrent que de nombreuses invasions ont lieu après l'abandon des cultures (Vilà et al. 2003 ; Aragón & Morales 2003 ; DeGasperis & Motzkin 2007). Les changements d'usage du sol peuvent conduire à la fragmentation des habitats et à la création de nouvelles fenêtres de colonisation pouvant favoriser l'expansion des espèces introduites (Mooney & Hobbs 2000 ; With 2002 ; With 2004). Une même histoire des usages du sol peut bien sûr avoir des conséquences différentes en fonction du type de végétation et en fonction de l'espèce introduite (Nakamura et al. 2015).

Les capacités d'expansions géographiques des espèces invasives tiennent à la correspondance entre des caractéristiques biologiques et écologiques des espèces et des caractéristiques de l'environnement récepteur. Les humains peuvent jouer à toutes les étapes un rôle majeur.

L'importance des humains dans les processus invasif est l'une des raisons qui a conduit les chercheurs des sciences de la vie à se tourner vers les chercheurs des sciences humaines et à monter des projets interdisciplinaires. Mais la sociologie, comme nous allons le voir, n'a pas pour objectif de comprendre ce qui favorise le processus invasif en lui-même (ce qui reste du domaine de l'écologie), mais de révéler les facteurs sociaux expliquant la percée dans l'espace public puis les modes de prises en charge des espèces invasives en général, en tant que sujet de recherche ou d'une espèce en particulier dans un milieu donné.

3.2. Construction de la sociologie de l'environnement

Pour comprendre et situer les hypothèses des sociologues quant au succès des espèces invasives dans l'espace public, il est important de revenir d'abord sur certains aspects de la construction de la sociologie de l'environnement qui aborde ces questions et particulièrement de la façon dont elle se saisit des objets naturels et dont elle prend en compte les facteurs biophysiques dans son analyse sociologique.

L'institutionnalisation de la discipline sociologique avec la mise en place d'un cadre épistémique s'opère à la fin du XIXème siècle tout particulièrement à partir des travaux fondateurs de Durkheim, en France et de Weber, en Allemagne (Berthelot 2005). En France, cette institutionnalisation est notamment le résultat de la publication des *règles de la méthode sociologiques* en 1894 par Durkheim dans laquelle l'objet d'étude spécifique de la sociologie est défini : il s'agit des faits sociaux considérés comme « des choses » à définir rigoureusement et dont l'on recherche les causes dans d'autres faits sociaux. Ce postulat la distingue des autres sciences comme la philosophie, la psychologie ou la géographie qui intègrent dans leurs explications des variables psychiques ou biologique. L'école française de sociologie est réputée pour être marquée par un constructivisme englobant qui vise à penser que tout ce qui touche l'humain relève uniquement d'une construction sociale (Charles & Kalaora 2003 ; Larrère & Larrère 2012). Dans leurs confiances à tout embrasser, à tout appréhender par le social, des études sociologiques peuvent aller selon Charles & Kalaora (2003) jusqu'à ignorer ce qui n'est pas au cœur de leur approche, ce qui peut se traduire par une dénégation de la réalité biologique des phénomènes et dans notre cas, de la réalité physique de l'expansion géographique ou de l'évolution des espèces exotiques. Toutefois, les relectures des textes fondateurs de Simmel, Durkheim et Marx notamment par Buttel (2002), Boudes (2009) et Candau & Lewis (2012)

suggèrent que ces premiers sociologues intégraient indirectement dans leurs analyses des facteurs explicatifs biophysiques tels que la dépendance à la nature, l'accès aux ressources, la température, la durée du jour. En d'autres termes le rôle de la dimension biologique est indirect mais reconnu tandis que le déterminisme biologique, lui, est rejeté (ce que les sociologues appellent aussi la naturalisation* des questions sociales) : les conditions de vie matérielle n'expliquent pas à elles seules les formes différentes d'organisation sociale. Il faut aussi noter qu'à la même époque, entre la fin du XIXème et le début du XXème, les sciences de la nature ont tout autant cherché à être autonomes, en étudiant les milieux naturels indépendamment de tout intervention humaine (Di Piazza 1995 ; Deléage 2010).

A partir des années 1970-1980, en Occident, les questions liées au monde rural puis à l'environnement[6] et aux dommages causés par les activités humaines sont entrées dans la sphère sociale (Charvolin 2003). Elles sont de plus en plus devenues une préoccupation sociale majeure (ex : agriculture moderne, extension de l'urbanisation, effet de serre, disparition des forêts, risque alimentaire) et ont fait l'objet d'une prise en charge croissante par des institutions publiques et privées. Dans les écoles de sociologie nord-américaines (ex : Catton et Dunlap, 1978), puis en France par les pionniers de la sociologie de l'environnement[7] souvent issus de la sociologie rurale, les objets socio-naturels sont devenus des objets d'étude (Jollivet 1992 ; Jollivet & Pavé 1993 ; Charles & Kalaora 2003 ; Picon 2012 ; Billaud 2012).

La sociologie de l'environnement propose ainsi un nouveau paradigme avec l'insertion des humains, de la société et globalement de toute la réalité sociale dans un monde biophysique et matériel (Boudes 2012)[8]. La spécificité de la sociologie de l'environnement tient ainsi au fait qu'elle s'intéresse à l'influence des facteurs naturels sur la société (Dunlap et Catton, 1979), ou tout au moins à l'interaction entre nature et société : pourquoi et comment la société s'intéresse à l'environnement ? Par quels processus sociaux les questions environnementales font « problème » ? L'influence inverse des sociétés sur la nature ne concerne pas la sociologie de l'environnement (il s'agit davantage d'écologie) mais elle s'intéresse tout de même aux origines sociales des problèmes environnementaux (en faisant par exemple référence à l'ère de

[6] Pour une étude approfondie de la définition du concept « environnement », voir l'ouvrage de Charvolin (2003). En sociologie, selon (Candau and Lewis 2012), l'environnement peut être défini comme l'ensemble des liens d'interdépendance entre une société et son milieu biophysique.
[7] Voir par exemple les travaux de Picon (2008) sur la Camargue (première édition en 1978).
[8] Des approches globales de la nature, s'efforçant de rendre compte des relations entre les sociétés humaines et leur milieu ont aussi été traité dès les années 1940 par des anthropologues, ethnologues et géographes, notamment dans les milieux tropicaux, tel que Barrau, Haudricourt, Gourou, Rappaport, Levi-Strauss, Gallais, Descola, Godelier, Vayda (Di Piazza 1995).

l'anthropocène, Bonneuil & Fressoz, 2013). Dans la sociologie de l'environnement, l'agriculture, la nature, la ville, la biodiversité, les espèces protégées ou invasives ne sont plus considérées comme des entités uniquement matérielles mais comme des objets complexes, socialement construits, imprégnés des contextes dans lesquels ils se développent, de notre façon de voir le monde et dont l'existence dépend de processus de négociations entre acteurs. Jusqu'à aujourd'hui, la sociologie de l'environnement tente de légitimer sa place au sein de la sociologie constructiviste (Candau & Lewis 2012).

Dans l'objectif de justifier l'existence de la sociologie de l'environnement comme un domaine sociologique à part entière, Boudes (2006, 2012) synthétise trois objets d'études fédérateurs et quatre démarches d'analyses mobilisées pour les appréhender. Les trois objets d'études principaux qu'il identifie sont les mobilisations collectives, les politiques publiques environnementales et les nouvelles formes de participation collective (information, consultation, concertation, négociation, …). Les quatre démarches d'analyses sont : (1) la démarche 'classique' portant sur l'analyse des conflits et des rapports de pouvoir entre groupes sociaux par rapport à l'environnement, ses ressources ou sa gestion. (2) La démarche 'technoscientifique' portant sur l'étude du risque et de l'expertise. Les travaux s'y référant portent alors notamment sur l'hybridation des savoirs, les controverses au sein des experts. (3) La démarche 'critique' portant sur la mise à jour de phénomènes cachés (rapports de domination des classes sociales) et d'idéologies qui permettent d'expliquer le rapport des sociétés à la nature. (4) La démarche 'hybride' s'intéressant autant aux facteurs naturels qu'aux facteurs sociaux pour rendre compte de la construction d'un objet ou de la mise en réseau d'acteurs. En cela, elle se situe pleinement dans l'interdisciplinarité. Elle embrasse notamment les travaux réalisés en sociologie de la traduction que nous allons présenter ci-dessous plus en détail.

Les sociologues de la traduction proposent de changer le statut des éléments naturels et de les nommer les « non-humains » (Callon 1986 ; Latour 2008). Cette approche de la sociologie des sciences et des techniques, aussi appelée « théorie de l'acteur réseau » suit le principe de symétrie généralisée conduisant à une non distinction *a priori* ni entre les macro-acteurs (institutions, organisations, classes sociales), les micro-acteurs (individus, groupes famille) ni entre les humains et les non-humains, tous regroupés sous le terme d'actants (Callon 1986 ; Akrich et al. 2006). Par exemple, dans ses travaux fondateurs sur la coquille St Jacques en baie de St Brieuc Callon (1986) considère comme des actants aussi bien des humains (biologistes, marins, pêcheurs, es ostréiculteurs) que des non-humains (coquilles St Jacques). Les entités naturelles n'apparaissent pas comme passives, elles sont intégrés dans les réseaux

sociotechniques, ont la capacité de modifier des rapports sociaux, peuvent former des alliances, avoir plus ou moins de bons porte-paroles (Callon 1986 ; Latour 2008 ; Audet 2008). Même si cette approche 'hybride' dans les termes de Boudes (2006) peut être dérangeante pour les sciences de la vie (la coquille Saint-Jacques n'est pas un acteur volontaire avec une stratégie réfléchie au même titre que les marins pêcheurs), elle constitue un modèle qui peut permettre de favoriser l'interdisciplinarité entre sciences sociales et sciences du vivant car elle met sur le même plan d'analyse et sans distinction *a priori* les facteurs naturels et les facteurs humains dans leur contribution aux dynamiques environnementales. La théorie de l'acteur réseau est encore assez peu développée en France mais connait un grand succès outre-Atlantique (Boudes 2006).

L'étude des espèces invasives en sciences humaines peut être envisagée selon toutes ces approches. Ainsi, peuvent être analysés les controverses autour de l'intégration des savoirs vernaculaires à côté des savoirs scientifiques, la construction des différentes perceptions de ces espèces en fonction des groupes d'acteurs, la comparaison des phénomènes actuels avec des situations analogues éloignés dans le temps et dans l'espace, le caractère irrationnel des croyances sur les espèces invasives, la construction des représentations sociales et la manière dont les concepts définis par les scientifiques sont adoptés ou non par le reste de la société, le poids de l'expertise scientifique, l'acceptation sociale des modalités du contrôle et de la volonté d'éradication (voir Bernardina, 2010, pour la présentation des grande questions de recherches en sciences humaines).

3.3. Les hypothèses des sciences humaines et sociales

Les hypothèses des sciences humaines présentées ici ne sont pas à considérer comme exclusives des hypothèses biologiques. Claeys, dans son éloge du doute méthodologique, portant sur les travaux interdisciplinaires sur des espèces invasives, insiste d'ailleurs sur l'importance de prendre en considération les résultats des sciences de la vie pour ne pas sombrer dans une approche exclusivement constructiviste (c'est-à-dire l'explication des faits sociaux uniquement par les faits sociaux) (Claeys-Mekdade & Pivot 2005).

3.3.1. L'anxiété de notre société face à l'étranger

Dès la fin des années 1980, des chercheurs américains puis européens ont été frappés par le parallèle saisissant entre la terminologie employée par certains scientifiques et journalistes pour définir les espèces invasives et celles utilisées pour parler de l'immigration et des mouvements humains (Brown 1989 ; Peretti 1998 ; Sagoff 1999 ; Subramaniam 2001 ; Rémy & Beck 2008

; Fall & Matthey 2011) : *étranger, résident, fertilité incontrôlable, prolifération, coût économique* s'opposent à *pureté, original, natifs menacés, disparition, diminutions des ressources, nouvelles maladies,* etc. Certains articles de vulgarisation vont jusqu'à parler de « *reconduite à la frontière* » ou « *permis de séjour* ». Ce parallèle a d'autant plus interloqué les chercheurs que ce n'est que très récemment que les espèces exotiques ont commencé à poser problème, ces dernières étant plutôt recherchées et valorisées aux siècles derniers. Selon Subramaniam (2001) et Rémy & Beck (2008), l'histoire des interrelations entre les sociétés influe sur nos conceptions de la nature et le sort que nous attribuons au vivant[9]. Réciproquement, la qualification des espèces est un traceur des relations des humains entre eux. Dans notre époque, l'anxiété des sociétés modernes pour l'intégration sociale de nouveaux membres conduit à une montée en puissante du rejet de l'autre, qu'il soit humain ou non-humain, exclusion, rejet, ou tout au moins sélection drastique de quel individu a le droit ou non de rentrer et de rester sur le territoire (Rémy & Beck 2008 ; Fall & Matthey 2011). D'ailleurs, dans plusieurs cas, ce n'est pas – contrairement à ce qui est annoncé – l'origine de l'espèce qui détermine son « appartenance nationale » ou non, mais plutôt un jeu de négociation prenant en compte les bénéfices que l'on en retire en termes de ressources et de prestiges (Rémy & Beck, 2008).

Sans remettre en question la perte de biodiversité entrainée par certaines invasions biologiques, et sans souhaiter que les espèces circulent librement à travers le monde au nom de la globalisation et de la modernité, Subramaniam (2001) suggère que la « *bataille* » contre les espèces invasives est le symptôme d'un mal-être dû à la mondialisation et la globalisation, déplaçant les inquiétudes économiques, sociales, politiques et culturelles à propos des étrangers humains vers les étrangers non-humains, et favorisant le « *nativism* ». Rémy et Beck (2008) vont plus loin en mettant en évidence que la logique de l'exclusion et du bouc émissaire dominent aujourd'hui dans les choix en matière de gestion de la biodiversité, en même temps que l'Europe est confrontée régulièrement au flux de migrants.

A ce titre, un détour historique par la remise en contexte de la naissance du champ de recherche sur les espèces invasives analysée par Davis et al. (2001) nous parait éclairant. Le britannique Charles Elton, reconnu comme le père du champ de recherche sur les invasions

[9] A partir de ces travaux en Nouvelle-Calédonie, Haudricourt déjà en 1962 établissait des corrélations entre la façon dont les humains pensent et agissent sur les plantes et les animaux et la façon dont ils gèrent leurs rapport avec autrui.

biologiques, abordait dans ses premiers écrits les successions végétales mais ne s'intéressait pas particulièrement aux cas d'expansion géographique d'espèces exotiques. Après-guerre, dans son ouvrage fondateur paru en 1958, *The Ecology of Invasions by Animals and Plants* (Elton 1958), il crée un groupe distinct d'espèces pouvant perturber l'équilibre de la nature si les barrières naturelles de dispersions sont outrepassées, les « *invaders* ». Ces espèces sont étudiées à l'écart des phénomènes d'expansion et de successions entre espèces natives. Selon Davis et al. (2001), la seconde guerre mondiale a transformé la perspective d'Elton sur les invasions. D'abord parce qu'il s'est fortement impliqué dans la protection de la nourriture des britanniques des attaques causées par les animaux nuisibles introduits qui mettaient alors en danger l'effort de guerre national. Ensuite, parce que comme beaucoup de britanniques, il a vécu dans la crainte d'une invasion par les allemands. Son ouvrage fait clairement le lien entre la guerre et sa vision de ces espèces quand il écrit : "*It is not just nuclear bombs and war that treatens us. There are other sort of explosions, and this book is about ecological explosions*". Les conditions de naissance de ce champ de recherche ont des conséquences jusqu'à aujourd'hui et tout particulièrement sur la dichotomie très forte entre les espèces introduites et les espèces natives (Davis et al. 2001).

En dehors de la communauté scientifique, et parfois très explicitement, l'expansion de certaines espèces exotiques peut être le support métaphorique de revendications identitaires et du rejet soit de nouveaux arrivants prenant la parole dans les débats publics (ex : touristes, nouveaux arrivants, chercheurs) soit de normes imposées à des niveaux suprarégionaux et notamment étatique (ex : représentants de l'Etat, Parc Nationaux). Ceci est en partie dû au fait que le terme d'invasion renvoie, dans le langage commun, à des images d'ordre ethnique, communautaire et à des temps de colonisation et de guerre (Méchin 2007 ; Bernardina 2010).

Le transfert des craintes liées aux mouvements des humains sur les mouvements des non-humains est une hypothèse explicative de la percée rapide et importante du champ de recherche « espèces invasives » et de sa constitution en problème public. Elle n'explique pas en revanche ce qui conduit une espèce invasive en particulier à faire l'objet d'importants programmes de recherche et/ou de gestion et/ou à être très médiatisée. La sociologie de la traduction peut davantage être mobilisée dans ce cas.

3.3.2. Convergences d'arguments et réseaux

Selon les sociologues de la traduction, une connaissance scientifique, un fait existe par le réseau dit « sociotechnique » qui le porte, composé d'individus et de collectifs, d'actants

humains et non-humains ; le fait se stabilise, à un moment donné sur la base d'un accord partagé qui satisfait tous les membres du réseau (Callon 1986 ; Callon & Latour 1991 ; Akrich et al. 2006 ; Latour & Woolgar 2013). La robustesse d'une connaissance et son succès dans l'espace public tient à la longueur et la solidité du réseau, à l'art de réussir à intéresser de nouveaux acteurs et aux choix de bons porte-paroles (Akrich et al. 1988). Callon (1986) montre ainsi que les différentes positions et statuts des actants, humains et non-humains sont le fruit de compromis et de négociations et sont en perpétuelle redéfinition. Ils se modifient en fonction des interprétations, des définitions, des intérêts, des capacités à imposer, à intéresser, puis à enrôler.

Appliquées aux espèces invasives, la sociologie des sciences suggère que la reconnaissance sociale d'une invasion biologique ou du statut invasif d'une espèce ne relèvent pas uniquement des connaissances biologiques et écologiques mais aussi de la dynamique des collectifs, de leurs motivations, leurs objectifs, des alliances créées, des arènes* de débats publiques dans lesquelles ils s'expriment, de la façon dont des acteurs deviennent légitimes. La convergence d'arguments plus ou moins hétérogènes et apparentés à des rationalités différentes vers un même accord peut conduire des groupes d'acteurs d'ordinaire peu enclins à travailler ensemble à se rencontrer, à s'allier et à collaborer. Par exemple, imagions un cas où des pêcheurs, des aménageurs, des promeneurs et des écologues s'allient sur la lutte contre une même espèce parce que pour les premiers son expansion les empêchent d'approcher la rivière et de circuler sur des canaux, pour les seconds elle limite l'accès des aires de repos au public, pour les troisièmes, elle n'est pas à sa place dans ce paysage et pour les derniers elle modifie la structure des communautés végétales.

Pour étudier les réseaux d'acteurs alliés sur les espèces invasives, une des premières étapes est d'inventorier la diversité des perceptions de ces espèces par les groupes d'acteurs d'un même territoire. Ceci constitue d'ailleurs un des axes fédérateurs des études en sciences humaines réalisées sur les espèces invasives. A travers plusieurs cas d'études, différents facteurs expliquent la diversité des perceptions de ces espèces parmi lesquels le rapport à la nature, les connaissances en écologie, les conséquences pour les activités humaines (ex : déplacement des chasseurs, des pêcheurs, accès aux zones touristiques), l'affection ou non pour l'espèce, la manière d'interagir avec le milieu (ex : pragmatique, contemplatif), les conditions de présence des acteurs sur le terrain (ex : forestiers privés ou publics, rang hiérarchique au sein des établissements) (Javelle et al. 2006 ; Mougenot & Roussel 2006 ; Méchin 2007 ; Bernardina 2010 ; Menozzi 2010).

A notre connaissance, peu d'études ont porté sur le récit de la construction du statut invasif, sur la piste des justifications accumulées et des réseaux constitués au fil du temps tel que proposé par les sociologues des sciences comme Callon (Callon 1986 ; Callon 1989 ; Callon & Latour 1991). Gramaglia (2010) a étudié les statuts du Goéland leucophée (*Larus michahellis*) dans le sud de la France, espèce protégée mais proliférante. Elle a mis en évidence un important travail de problématisation, de dramatisation et d'intéressement des naturalistes pour traduire la menace que faisait peser la prolifération de cet oiseau sur les milieux naturels vers une plainte collective de toutes les nuisances inventoriées, scellant par là même de nombreuses alliances avec des acteurs aux justifications a priori incommensurables (Callon & Latour 1991). Dans le cas du séneçon en arbre (*Baccharis halimifolia)* en Camargue, des alliances se créent sur la désignation de l'expansion comme un problème entre les écologues et les gestionnaires pour qui elle menace la biodiversité, et les chasseurs dont elle limite les déplacements (Bernardina 2010 ; Claeys 2010). Dans le cas de la Jussie (*Ludwigia sp*.), qui s'étend dans les canaux et sur les prairies humides, les écologues et gestionnaires créent, de la même manière, des alliances avec des pêcheurs et des agriculteurs. Dans le cas de l'ambroisie (*Ambrosia artemisiifolia*), plante très allergène, le réseau comprend des écologues, des agriculteurs, des médecins, et la sécurité sociale Rhône-Alpes ou encore l'Observatoire de la Santé … Dans ces différentes situations, les acteurs ne définissent pas le problème avec la même rationalité, les mêmes arguments (écologiques, naturalistes, économiques, sanitaires) mais ils acceptent de raccrocher leur problème les uns aux autres, à un moment donné, sur un accord commun. Quand l'accord de tous ces acteurs est la désignation d'une espèce comme une invasive majeure, contre laquelle la lutte doit être prioritaire, alors le statut invasif se trouve particulièrement projeté dans l'espace public via différentes arènes : réglementations, rapports institutionnels, articles de presse, affichages publics, distribution de tracts, etc. A l'inverse, Javelle et al., (2006) et Chlous (2014) ont insisté sur la méconnaissance de l'invasion respectivement de le cerisier tardif (*Prunus serotina)*et la crépidule (*Crepidula fornicata)* dans la sphère sociale élargie et donc sur les difficultés d'initier les processus d'intéressements et de créer des alliances.

Les hypothèses des sciences de la vie et des sciences humaines présentées dans cette partie reflètent la diversité des questionnements scientifiques actuels.

Ces hypothèses ne sont pas construites comme antagonistes ou exclusives. Toutefois, du fait de la forte spécialisation des questions de recherche au sein de la biologie et de l'écologie et l'isolement entre les sciences humaines et les sciences de la vie, chaque approche ne peut donner qu'un éclairage partiel des conditions d'attribution du statut invasif pour une espèce. Les cas où une large gamme d'hypothèses a été testée sur une même espèce et dans un même lieu restent encore marginaux ce qui empêche d'appréhender le phénomène de façon systémique (Catford et al. 2009).

Dans le cadre de cette thèse nous allons cumuler sur un même cas d'étude, l'ajonc à La Réunion, plusieurs approches. Nous avons choisi de nous focaliser sur les capacités d'expansion géographique de l'ajonc, sur les interactions entre ses capacités et la configuration des milieux dans lesquels il s'étend et sur les facteurs sociaux et notamment les jeux d'acteurs ayant favorisé la percée du statut dans l'espace public.

4. L'AJONC D'EUROPE A LA REUNION, UN BON MODELE POUR ETUDIER LES IMBRICATIONS DU NATUREL ET DU SOCIAL

4.1. Le recours à l'étude de cas

Afin de comprendre le succès biologique et social des espèces invasives à travers une approche interdisciplinaire, le recours à l'étude de cas se justifie par plusieurs éléments. D'abord, les invasions biologiques sont des processus contexte-dépendants, résultant souvent de l'interaction entre une espèce, et même une population, et un milieu d'accueil (Barbault & Atramentowicz 2010). Ensuite, les perceptions humaines des invasions biologiques dépendent de l'espèce, des zones envahies, et des acteurs impliqués ou impactées par le phénomène (Javelle et al. 2006 ; Bernardina 2010 ; Levain 2014 ; Cottet et al. 2015). Ainsi, la recherche des facteurs conduisant à l'attribution du statut invasif pour une espèce ne peut s'appréhender qu'à l'échelle locale (Lévêque et al. 2012 ; Claeys & Thiann-Bo Morel 2015). De plus, le choix d'un terrain commun facilite la pratique de l'interdisciplinarité (Godard 2013). Enfin, l'échelle spatiale réduite permet de laisser plus de place à l'échelle temporelle qui s'étend ainsi de l'arrivée de l'espèce dans le milieu jusqu'à aujourd'hui, et dans notre cas, qui commence même avant, avec l'étude des éléments qui ont conduit à l'exporter depuis sa zone d'origine.

4.2. Des ajoncs et des humains

Dès le 18ème siècle, l'ajonc a été transporté par les humains des pays celtiques d'Europe de l'Ouest vers différentes régions du monde. Ces transports ont été motivés par l'utilisation de l'ajonc en tant qu'auxiliaire agricole multi-usages (clôture, fourrage, engrais vert, litière), où il revêtait une importance économique et culturelle allant parfois jusqu'à être considéré comme une espèce emblématique (Beaulieu & Pouëdras 2014). Durant la constitution des grands empires coloniaux Européens, il a été introduit volontairement, essentiellement pour ses usages agricoles et pour des raisons affectives sur tous les continents, et dans plus d'une vingtaine d'îles océaniques, dont l'île de La Réunion (Kueffer et al. 2010 ; Hornoy 2012 ; figure In-3). Les travaux de Hornoy (2012) ont ainsi suggéré que les humains ont pu faciliter l'invasion de l'ajonc par des introductions multiples entrainant une forte pression de propagules et donc une grande diversité génétique dans les populations introduites.

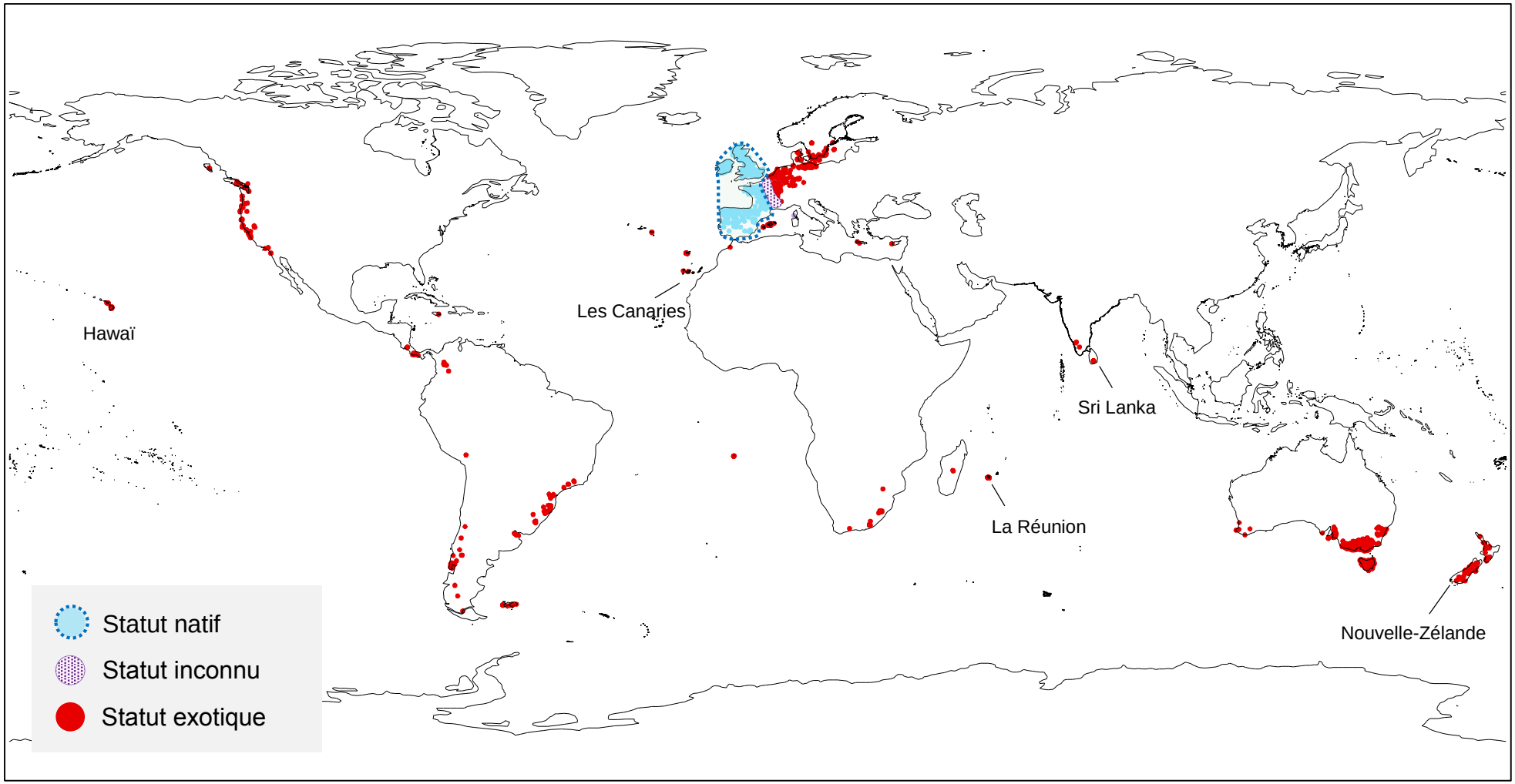

Figure In-3 – Répartition mondiale de l'ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*) et statut biogéographique (carte créée par Limbaba, 2015).

Dans la majorité des régions où il a été introduit, l'ajonc est aujourd'hui considéré comme une espèce invasive majeure (Hornoy 2012 ; Giorgis 2015), ayant des impacts environnementaux et économiques négatifs, même si des études ont aussi mis en évidence des impacts positifs (tableau In-1).

Tableau In-1 – Impacts environnementaux et économiques de l'expansion de l'ajonc dans les régions où il est déclaré invasif développés dans la littérature grise et/ou académique

	Impacts négatifs	**Impacts positifs**
Environnement et biodiversités	**-**Modifie des propriétés du sol (azote, pH) (Markin et al. 1992 ; Bronwyn 2005 ; Magesan et al. 2012) **-**Augmente la fréquence des incendies (Hely & Forgeard 1998 ; Bingelli 2001 ; Boullet & Françoise 2003 ; Gouldthorpe et al. 2006) **-**Modification de la structure des communautés et des processus écosystémiques, limite le développement des arbres en forêt, entraine une perte de biodiversité (Clements et al. 2001 ; Tassin et al. 2006b ; Baret et al. 2006 ; Hill et al. 2008 ; Payet 2012)	**-**Constitue une espèce nurserie pour certaines espèces indigènes dans certains écosystèmes en Nouvelle-Zélande (Hackwell 1980 ; Syrett et al. 1985 ; Lee et al. 1986 ; Williams et al. 2002 ; Wotton et al. 2013) **-**Constitue l'habitat préféré (plus que la végétation native ou les autres habitats perturbés) du lézard endémique *Calotes nigrilabris* dans les landes du Sri Lanka (Somaweera et al. 2012) - Abri pour des espèces animales indigènes (Gouldthorpe et al. 2006)
Economie	**-** Augmente le risque incendie et leur fréquence (Gouldthorpe et al. 2006) **-**Envahit les pâturages et les rend inutilisable pour l'agriculture (Blanfort 1996 ; Bingelli 2001 ; Gouldthorpe et al. 2006 ; Hill et al. 2008) **-**Nuit à la croissance de jeunes plants conifères (Clements et al. 2001 ; Gouldthorpe et al. 2006) **-**Limite l'accès à certaines zones et la fréquentation de certaines zones touristiques (Bingelli 2001 ; Gouldthorpe et al. 2006) - Coût très élevé de la lutte (Gouldthorpe et al. 2006 ; Hill et al. 2008) - Habitat pour des espèces animales nuisibles des cultures (lapins, chats sauvage, sanglier, rats) (Gouldthorpe et al. 2006)	**-**Source de pollen pour les abeilles et importance économique pour les apiculteurs (Nouvelle-Zélande) (Syrett et al. 1985) -Ressource alimentaire pour les chèvres (Nouvelle-Zélande) (Radcliffe 1986)

Au regard de ce qui a été développé plus tôt, l'identification de ces impacts est bien sûr à contextualiser socialement et culturellement : Quels sont les acteurs qui ont produits ces données ? Quels sont leurs objectifs, leurs attentes, leurs valeurs, leur posture face à la gestion de la nature ? …. Notons à ce titre, pour exemple, que la majorité des données sur les impacts négatifs, qu'ils soient environnementaux ou économiques, proviennent d'études conduites par des gestionnaires et conservateurs en Australie, en Nouvelle-Zélande et en Amérique du Nord.

La relation historique entre les humains et l'ajonc permet de pouvoir intégrer à la démarche de recherche interdisciplinaire le temps long pour regarder en quoi et comment la dynamique d'expansion de la plante dans la zone envahie a pu être favorisée par les pratiques humaines, elles-mêmes ancrées dans des contextes socio-économiques et politiques particuliers.

4.3. L'île de La Réunion comme territoire d'étude

Une île est un territoire plus facile à cerner et à appréhender car doté de frontières naturelles. L'île peut devenir « laboratoire de recherche ». Historiquement, les îles ont été à la fois de territoires privilégiés pour les études en biologie et écologie (Beller et al. 1990 ; Soulimant 2011), des espaces d'expérimentations des premières mesures politiques de protection de l'environnement (Deloughrey 2004), et aujourd'hui encore elles jouent le rôle de laboratoire de la protection environnementale (Soulimant 2011). Cette vision de l'île comme un espace clôturé, intemporel et habité par une population* qui serait une « population cobaye » a largement été critiqué par les géographes et notamment Gombaud (2007). Cependant, il n'en est pas moins vrai que ces milieux insulaires restreints permettent de tester plus facilement (d'un point de vue méthodologique) des hypothèses, pouvant conduire à l'édification de modèles ou de schémas explicatifs (Soulimant 2011). Dans le domaine de la biologie, Kueffer et al. (2010) rappellent que les milieux insulaires peuvent servir de système d'alerte précoce pour les milieux continentaux qui n'ont pas encore eu l'expérience d'autant de perturbations du milieu. En tant que laboratoire social ou politique, ces milieux peuvent aussi être considérés, dans une certaine mesure, comme représentatifs des différents types de rapports sociaux existants et comme indicatifs des transformations culturelles permettant de signaler à toute l'humanité ses possibilités d'avenir (Gombaud 2007).

L'expansion géographique des espèces invasives sont particulièrement importantes et spectaculaires dans les milieux insulaires, elles peuvent modifier les écosystèmes insulaires et avoir des conséquences économiques ou sanitaires importantes (Reaser et al. 2007). L'importance de ces expansions peut s'expliquer par plusieurs facteurs. Premièrement, les îles sont considérés comme écologiquement particulièrement instables du fait de la petite taille des populations de chaque espèce, ce qui favorise une dynamique de changement des milieux très rapide (Le Guyader 2008). Deuxièmement, des familles entières de plantes peuvent être absentes de la flore indigène et endémique, ce qui peut conduire à l'absence totale de certains groupes fonctionnels et laisse donc des niches écologiques vacantes. Troisièmement, à l'époque des colonies, du fait de ressources souvent limitées pour les colons, la pression d'introduction volontaire de nouvelles espèces dans ces milieux insulaires a souvent été importante (Vitousek et al. 1997). Quatrièmement, dans les petites îles habitées, les perturbations du milieu sont souvent importantes et fréquentes du fait de la mise en valeur agricole et la déforestation (Jakobs et al. 2010 ; Tassin 2011).

En plus de toutes ces caractéristiques propres aux milieux insulaires, La Réunion, île tropicale française du sud-ouest de l'Océan Indien, a la particularité d'avoir sur une petite superficie (2512 km²), une grande variété de climats et d'habitats différents résultant de son relief important. Du fait de ce relief et de la colonisation récente de l'île (à peine plus de 350 ans), La Réunion héberge encore une proportion importante de sa flore originelle, contrairement à la plupart des autres îles océaniques, et notamment dans les hauteurs de l'île, dans la végétation dite altimontaine (Strasberg et al. 2005). A La Réunion, selon les auteurs, entre 9 et 40 espèces peuvent être considérées comme invasives majeures (Macdonald et al. 1991 ; Sigala 2001 ; Strasberg et al. 2005 ; Tassin et al. 2006b ; Lavergne 2008). Selon la classification de Lavergne (2008), ce terme est appliqué à toutes les espèces dominantes ou co-dominantes dans les milieux naturels ou semi-naturels, ayant un impact direct fort sur la composition, la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Citons pour exemple des espèces invasives majeures communes à la classification de Lavergne (2008) et Tassin et al. (2006) : la liane papillon (*Hipatge benghalensis*), le troène de Ceylan (*Ligustrum robustum*), l'*Acacia mearnsii*, l'ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*), le goyavier de Chine (*Psidium cattleianum*), ou encore le faux poivrier (*Schinus terebinthifolius*).

En tant que département français d'Outre-Mer (depuis 1946) et région européenne ultrapériphérique (depuis 2009), l'île de La Réunion accueille tous les services déconcentrés de l'Etat ainsi que les services propres à la décentralisation (Atlan & Darrot 2012). Ainsi, sur sa

petite surface, elle accueille un grand nombre d'institutions reflétant tous les échelons administratifs et législatifs locaux, nationaux et européens et leurs cortèges d'institutions gestionnaires ou prescripteurs politiques à l'égard des milieux naturels. Dans cette île, où la question de la préservation du patrimoine naturel est de plus en plus prégnante depuis les années 1990, les espaces naturels des Hauts de l'île, propriété du département et géré par l'Office National des Forêts (ONF), ont été classés en Parc National en 2007 (40% de la superficie de l'île), lui-même inscrit par l'Unesco au patrimoine mondial de l'humanité en 2010 (Atlan & Darrot 2012). Localement dans l'Océan Indien, les acteurs de l'environnement de La Réunion établissent aussi des relations politiques avec d'autres pays tel que l'île Maurice, les Seychelles ou l'Afrique du Sud.

4.4. L'ajonc à La Réunion

Pour les scientifiques comme pour les gestionnaires de l'île de La Réunion, une des menaces majeures pesant sur les habitats de l'île et la végétation indigène sont les invasions par les espèces exotiques. Dans la charte du Parc comme dans les obligations vis-à-vis de l'UNESCO figure la nécessité de protéger les espèces endémiques et de lutter contre les invasions biologiques, et notamment l'ajonc qui est reconnu depuis 15 ans par les acteurs de l'environnement comme une des principales espèces invasives (figure In-4). L'ajonc est aussi présent dans les milieux agricoles d'altitude de l'île, et il sera intéressant de voir, dans ce travail, en quoi la dynamique de l'ajonc dans les milieux naturels est liée à celle des milieux agricoles, tout comme il sera intéressant d'étudier les jeux d'acteurs entre ces différents espaces.

L'ajonc à La Réunion est aussi un bon modèle pour étudier les processus évolutifs comme l'a mis en évidence Hornoy (2012) car il y connaît une perte totale de ses ennemis naturels par rapport à la région d'origine. De plus, il s'y développe sous des conditions climatiques différentes ce qui permet de tester sa capacité à s'adapter à de nouveaux environnements.

L'histoire humaine récente de La Réunion et la densification des acteurs institutionnels et des enjeux en font un laboratoire d'étude tout particulièrement intéressant. Cela permet en effet d'une part d'appréhender les phénomènes socio-naturels dans leur ensemble depuis le début de l'histoire et d'autre part d'intégrer plus facilement les jeux d'acteurs et les alliances. L'échelle spatiale de La Réunion est d'autant plus pertinente qu'elle correspond à celle à laquelle les processus invasifs prennent place (Theoharides et Dukes 2007) et où l'imbrication des facteurs naturels et humains est particulièrement forte (Vilà et Ibanez, 2011).

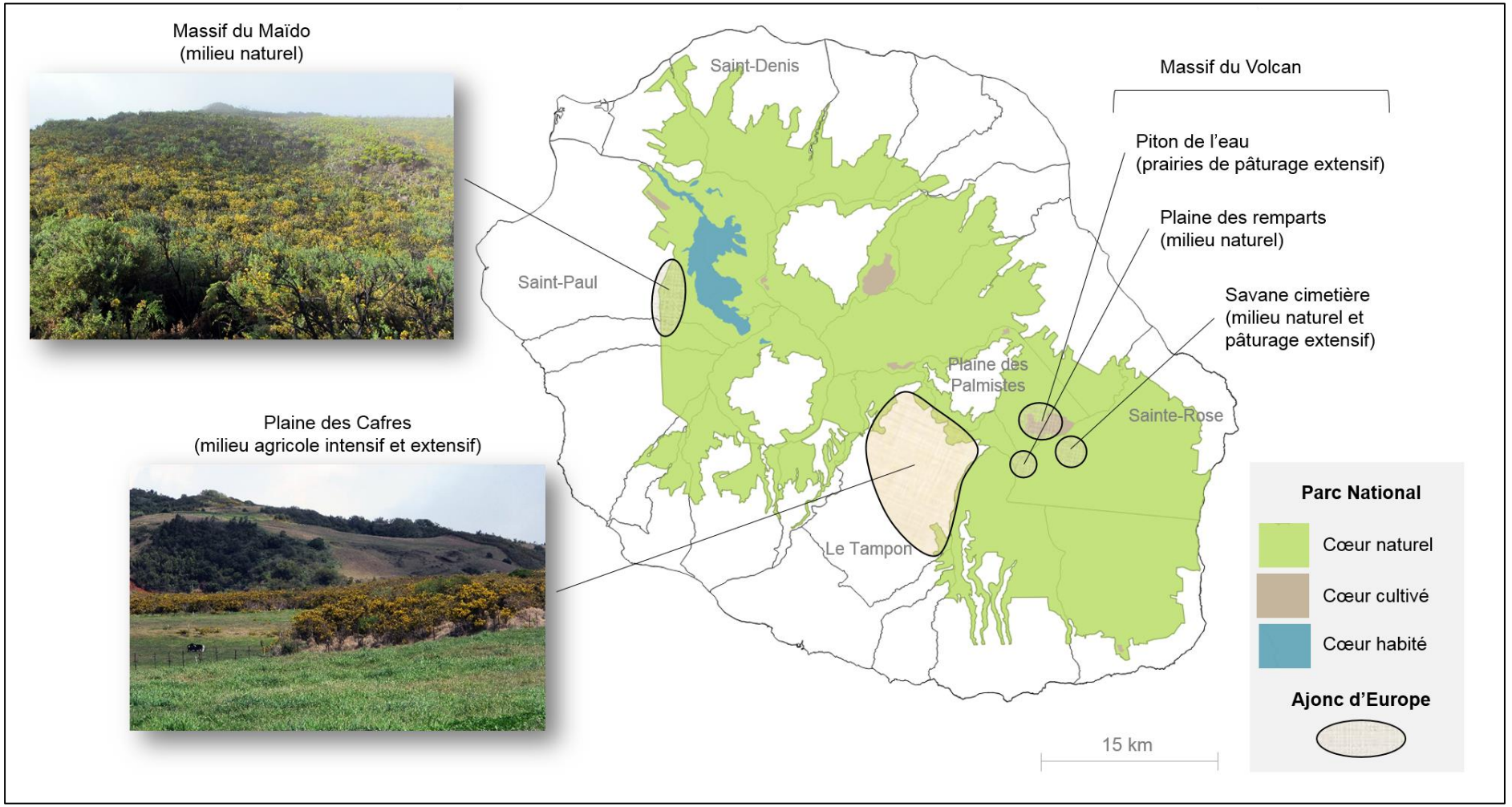

Figure In-4 – Répartition actuelle simplifiée des principaux foyers d'ajonc d'Europe sur La Réunion en fonction des milieux naturels et agricoles

Cette carte est le résultat d'un travail de compilation de données existantes et de prospection de terrain réalisées dans le cadre de cette thèse. La méthodologie est détaillée au cours du Chapitre 6 – Histoire naturelle et humaine d'une invasion biologique.

5. OBJECTIFS ET STRUCTURE DE LA THESE

L'objectif général de cette thèse est d'identifier et de comprendre les facteurs naturels et sociaux et leurs interactions conduisant une espèce – en l'occurrence l'ajonc - à être catégorisée parmi les espèces invasives puis les espèces invasives majeures contre lesquelles la lutte est prioritaire dans un espace en particulier, en l'occurrence sur l'île de La Réunion.

Cette thèse participe, en tant que recherche fondamentale, à la réflexion sur les espèces invasives en testant les hypothèses – parfois considérées comme 'certitudes' - sur le succès des espèces invasives, notamment celles pensant que le statut invasif ne relève que de processus naturels ou que de processus sociaux (car malgré les précautions prises dans les publications scientifiques, les paradigmes disciplinaires restent solides et ancrés). L'analyse simultanée de ces différentes hypothèses devrait permettre une connaissance scientifique partagée entre disciplines, aider à la résolution des points de tensions invoqués précédemment, et peut-être aussi, même si c'est très ambitieux, favoriser un meilleur fonctionnement de la démocratie et de prise de décision de gestion de ces espèces en connaissance de cause.

La thèse est divisée en trois parties, elles-mêmes divisées en chapitres. Puisqu'il s'agit d'une thèse sur articles, chaque partie et chaque chapitre sont autonomes et peuvent être lus séparément, et dans un autre ordre que celui proposé. L'ordre proposé pourrait être défini comme un gradient entre un pôle biologique et un pôle sociologique. Le cheminement proposé, à la manière d'une poupée russe dont le centre est la biologie évolutive, permet d'ajouter progressivement les facteurs humains et sociétaux jouant des rôles clés dans l'attribution du statut invasif.

La première partie présente nos travaux sur les caractéristiques biologiques et écologiques de l'ajonc pouvant favoriser son expansion géographique à La Réunion. Après avoir présenté le modèle biologique et synthétisé les résultats des études précédentes de l'équipe de l'UMR ECOBIO (**CHAPITRE 1**), nous nous intéressons tout particulièrement aux premiers stades de vie de la plante : les conditions de germination (**CHAPITRE 2**), les caractéristiques physiques des graines (**CHAPITRE 3**), et la constitution de la banque de graines en fonction de la structure des peuplements (**CHAPITRE 4**). Cette partie se termine par une courte synthèse des principaux résultats.

La seconde partie est le centre de la thèse, dans le sens où les chapitres ont à la fois mobilisé des méthodes et des concepts des sciences de la vie et des sciences humaines. Dans un premier

temps, nous présentons une analyse des usages et des modes de l'ajonc en Bretagne et à La Réunion (**CHAPITRE 5**). Dans un second temps, nous analysons l'histoire naturelle et humaine de l'expansion géographique de l'ajonc sur l'île de La Réunion depuis son introduction jusqu'à aujourd'hui (**CHAPITRE 6**).

La troisième partie présente nos travaux en sciences humaines sur la construction des statuts publics de l'ajonc. Dans un premier temps, nous cherchons à comprendre quels sont les facteurs sociaux, et plus particulièrement quelles sont les mises en réseau d'acteurs qui ont favorisé la percée dans l'espace public du statut invasif de l'ajonc (**CHAPITRE 7**). Dans un second temps, à travers une approche rétrospective nous retraçons tous les statuts publics successifs de l'ajonc depuis son introduction (**CHAPITRE 8**).

***

Dans les parties 1 et 2, le terme « espèce invasive » est employé selon la définition de Richardson et al. (2000) et correspond donc à une espèce exotique introduite qui se reproduit sans l'assistance des humains et qui a le potentiel de se propager sur de grandes surfaces. Dans la partie 3, je ne mobilise pas de définitions a priori laissant aux acteurs le rôle de définir ce concept selon leur propre point de vue.

PARTIE 1

CONTRIBUTION A L'ETUDE DES DIFFERENCES BIOLOGIQUES DE L'AJONC D'EUROPE ENTRE ZONES D'ORIGINE ET ENVAHIES

Cette partie a pour objectif de poursuivre l'analyse comparative des caractéristiques biologiques des populations d'ajoncs entre les zones d'origine et les zones envahies conduites au sein de l'UMR ECOBIO. Les nouvelles études produites portent essentiellement sur la phase de dispersion, à travers la caractérisation des graines d'ajonc en laboratoire et en populations naturelles. Un focus particulier est mis sur les comparaisons entre les populations de France métropolitaine et de La Réunion.

CHAPITRE 1
Présentation de l'ajonc d'Europe et des variabilités des traits d'histoire de vie entre zone d'origine et zones envahies

1. CARACTERISTIQUES BIOLOGIQUES ET ECOLOGIQUES

L'ajonc d'Europe, *Ulex europaeus ssp europaeus* (Fabaceae) (figure 1-1) est un arbuste épineux pérenne, vivant 15 ans environ (parfois jusqu'à 30 ans), atteignant en moyenne de 1 à 4 mètres de hauteur et jusqu'à 7 mètres dans des zones envahies (Lee *et al.* 1986 ; Delerue 2013).

L'ajonc se développe sur tous types de sols, préférentiellement dans les sols acides avec un pH compris entre 4 et 5. Il est bien adapté aux sols pauvres et bien drainés notamment grâce à son association avec des bactéries fixatrices lui permettant de fixer l'azote atmosphérique. Dans la zone native, il se développe sous un climat océanique caractérisé par une faible amplitude de températures journalières et saisonnières, il ne supporte par les froids trop extrêmes qui peuvent être mortels (Gehu-Franck 1974 ; Richardson & Hill 1998 ; Clements *et al.* 2001).

L'ajonc est une espèce héliophile, il peut former des fourrés denses, quasi-monospécifiques, principalement dans les milieux ouverts tels que les landes et les friches, les zones pâturées ou perturbées (Bourlet 1980 ; Richardson & Hill 1998). Il s'agit aussi d'une espèce dite pyrophile car il favorise et est favorisé par le feu. L'inflammabilité de l'ajonc est liée à la libération de composés organiques volatiles inflammables (isoprène, monoprène) dont la concentration semble varier en fonction des saisons et de la fréquence des incendies (Forgeard 1987 ; Boissard *et al.* 2001). Après le passage d'un feu, la germination des graines est favorisée et la plante possède de très bonnes capacités de rejets de souche après incendie (Zabkiewicz & Gaskin 1978 ; Hely & Forgeard 1998 ; Ivens 1979 ; Rozé 1988 ; Reyes *et al.* 2009 ; Delerue 2013).

Figure 2-1 - L'ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*). Planche inédite réalisée en 2014 par L. Dreux, peintre-naturaliste de La Réunion

L'ajonc commence à fleurir à partir de la seconde ou troisième année et pendant plusieurs mois (Clements *et al.* 2001). Chaque plante produit annuellement des dizaines de milliers de graines. Les graines subissent d'abord une dispersion primaire à quelques mètres de la plante mère, qui correspond à la déhiscence par ouverture explosive de la gousse (Norambuena & Piper 2000 ; Clements *et al.* 2001), puis une dispersion secondaire favorisée par les facteurs du milieu comme le ruissellement de l'eau, le transport par les animaux (fourmis, oiseaux, animaux d'élevage) et par les activités humaines (Moss 1959 ; Gammans *et al.* 2006 ; Twigg *et al.* 2009). Du fait de productions importantes, de leur petite taille (2 mm en moyenne) et de leur longue durée de vie (jusqu'à 10 à 30 ans selon les conditions, Moss 1959) d'importantes banques de graines d'ajoncs persistent dans le sol (Hill *et al.* 2001). De plus, la germination des graines d'ajonc est possible toute l'année, en dehors des périodes hivernales froides (Ivens 1982).

Dans la zone native, en Europe de l'Ouest, l'ajonc est soumis à l'attaque de plusieurs prédateurs. Des prédateurs généralistes tels que les lapins, les limaces, les moutons, les bovins, les caprins qui s'attaquent aux jeunes plantules encore tendres (revue dans Delerue 2013). La dureté et la densité des épines des pieds adultes les protègent toutefois d'une grande partie des herbivores. Les parties végétatives de l'ajonc sont aussi attaquées par des ennemis spécifiques tels que la mite rouge *Tetranychus lintearius*, le champignon pathogène *Uromyces genistae-tinctoriae* et le puceron *Aphis ulicis* (Hornoy 2012).

Les deux principaux prédateurs des graines d'ajonc sont *Exapion ulicis* et *Cydia succedana* (Barat 2007). Le premier est un charançon spécifique d'*Ulex europaeus*, les adultes se nourrissent sur la plante, les femelles pondent dans les gousses et les larves se développent aux dépens des graines. Le second est une mite, les femelles pondent aussi bien dans les gousses d'*U. europaeus* que dans celles d'*Ulex minor*, avec une préférence pour *U. europaeus*, pour cette espèce aussi, ce sont les larves qui se nourrissent des graines. La prédation des graines conjuguées de ces deux prédateurs est très importante, au printemps, elle varie généralement de 20 à 60% et peut atteindre plus de 90% (Atlan *et al.* 2010).

Quand l'ajonc a été introduit dans le monde, essentiellement à l'époque des colonies, il l'a été sans ses ennemis naturels spécifiques. Dans la plupart des pays où il est déclaré comme invasif, des programmes de luttes biologiques ont été mis en place et ont conduit à l'introduction de 1 à presque 10 agents de lutte biologique (Hill *et al.* 2008). Le plus ancien, avec l'introduction du charançon *Exapion ulicis* en Nouvelle-Zélande, date de 1931.Toutefois,

les taux de prédation sont variables et souvent peu élevés (Cowley 1983 ; Hill *et al.* 1991; Sixtus *et al.* 2007). Notons que l'île de La Réunion est une des rares régions où l'ajonc a été introduit, est considéré comme invasif, mais où aucun programme de lutte biologique n'a été mis en place. Aucun ennemi naturel spécifique ou quasi-spécifique n'est connu à ce jour dans cette région.

2. VARIABILITE ET EVOLUTION DES TRAITS D'HISTOIRE DE VIE

Différents traits d'histoire de vie de l'ajonc ont été étudiés concernant la reproduction, la croissance et la résistance ou défense contre les ennemis naturels. Nous proposons pour chaque groupe de traits une synthèse sur leur variabilité au sein de la zone native (France et Ecosse), puis entre zones natives et introduites (Nouvelle-Zélande et Réunion). En d'autres termes, nous aborderons les préadaptations au sein de la zone native et les évolutions au sein des zones introduites.

2.1. La reproduction

En France, dans la zone native, il existe une grande variabilité des stratégies de reproduction au sein des populations d'ajonc notamment pour la date et la durée de la floraison (Tarayre *et al.* 2007). Coexistent ainsi au sein de mêmes populations d'une part des individus avec une floraison courte et tardive (printemps) et d'autre part des individus avec une floraison longue et un début de floraison généralement plus précoce (hiver). Dans ce second cas, l'initiation de la floraison est variable et permet de s'acclimater au mieux aux conditions environnementales et d'augmenter la production de graines (Hornoy 2012). Les travaux de Tarayre *et al.* (2007) et Atlan *et al.* (2010) ont montré que la date de début de floraison a une origine génétique. L'environnement a surtout un effet important sur la quantité de fleurs et de gousses produites : à l'ombre par exemple, l'ajonc diminue l'allocation de ressources à la reproduction pour maintenir sa croissance (Delerue 2013; Atlan *et al.* 2015a).

Entre les zones natives et envahies, la première différence concerne le nombre de pics de floraison et de fructification. En France, l'ajonc accomplit un seul cycle de reproduction tandis qu'il en réalise deux dans certaines zones envahies comme en Nouvelle-Zélande (Hill *et al.* 1991; Barat 2007). De plus, la floraison a plutôt lieu en printemps-été dans les régions tempérées et plutôt en hiver dans les régions tropicales comme La Réunion (Hornoy 2012). Le niveau d'auto-compatibilité (testées sur des individus d'un jardin expérimental), comme le

nombre de graines par gousse sont des traits variables en fonction des individus, des populations et des saisons mais non significativement différents entre les zones natives et introduites (Hornoy, 2012 ; Atlan *et al.*, 2015b, **ANNEXE 1**). La vitesse de germination est également plus rapide dans les zones envahies par rapport à la zone native et pourrait être liée à la différence de masse de graines (Atlan *et al.*, 2015b).

2.2. La croissance

En France, la hauteur des plantes adultes est très variable entre les populations et entre les individus, elle peut varier de 50 à 400 cm et a une origine génétique (Atlan *et al.*, 2010 ; Hornoy, 2012). La croissance des individus est aussi influencée par les conditions environnementales, biotiques (compétition) et abiotiques (lumière, phosphore, vent) (Augusto *et al.*, 2005 ; Delerue, 2013). Les populations côtières par exemple, en subissant les effets du vent et des embruns ont un port beaucoup plus prostrés et une taille plus réduite que les populations de l'intérieur des terres. Au sein des zones envahies il y a également une forte variabilité de la hauteur des plants adultes mais il n'y a pas de différence significative entre zones natives et envahies (différences observées sur des populations naturelles). Toutefois, la hauteur observée la plus grande se trouve dans une zone envahie : la Nouvelle-Zélande (Hornoy, 2012). De plus, la hauteur des plantules d'un an cultivées sous serre est significativement plus importante pour celles issus des zones envahies par rapport à celles issues des zones natives (Hornoy *et al.*, 2011).

2.3. Le parasitisme des graines et la consommation des fleurs

Les taux de parasitismes des graines varient en fonction des saisons et des conditions lumineuses (Barat, 2007 ; Davies *et al.*, 2008 ; Atlan *et al.*, 2010). Les plants plus à l'ombre ont des taux de parasitisme inférieurs aux plants se développant à la lumière, ce qui peut s'expliquer par le tropisme des apions pour la lumière (Delerue, 2013 ; Atlan *et al.*, 2015a).

Le taux de parasitisme varie également en fonction des individus (0 à 100%), des familles (2 à 80%) et des populations (19 à 54%) et est lié à de multiples autres traits d'histoire de vie tels que la taille de la plante, son architecture, la phénologie de fructification, la densité de gousses et la concentration en alcaloïde quinolizidiniques (Tarayre *et al.*, 2007 ; Atlan *et al.*, 2010 ; Hornoy *et al.*, 2011, 2012). Les travaux de Tarayre *et al.* (2007) et Atlan *et al.* (2010) ont mis en évidence la coexistence de deux stratégies d'évitement de la prédation des graines (directement liées aux deux stratégies de floraison précédemment exposées) : la satiété du

prédateur, et l'évitement dans le temps. Dans le premier cas, les individus fleurissent et fructifient massivement sur une courte période et les gousses sont riches en alcaloïde quinolizidiniques (Hornoy *et al.* 2012) ce qui conduit à une assez faible proportion de gousses infestées. Dans le second cas, les individus fleurissent et fructifient sur une longue période (jusqu'à 6 mois) et produisent en hiver un certain nombre de gousses suffisamment lignifiées (dures) avant l'entrée en activités de pontes de prédateurs.

Dans les zones envahies, et notamment en Nouvelle-Zélande, les prédateurs de graines introduits pour la lutte biologique ne sont actifs que pendant l'un des deux pics de fructification. Dans cette région en effet, même si les prédateurs de graines introduits réduisent la production de graines entre 70 et 94% au printemps, sur la production annuelle totale le taux de prédation ne dépasse pas 35% car il n'y a aucune prédation sur la fructification d'automne (Hill *et al.* 2000; Rees & Hill 2001).

Hornoy *et al.* (2011), à partir d'une étude en jardin expérimental, n'ont pas mis en évidence de différence significative sur la sensibilité aux attaques de prédateurs de graines *Exapion ulicis* et *Cydia succedana* entre les plantes des zones natives et des zones introduites. Dans les mêmes conditions expérimentales, la comparaison des concentrations en alcaloïde quinolizidiniques, dont la présence réduit le taux d'infestation par les prédateurs de graines *E. ulicis*, *Cydia succedana* et par le pathogène *Uromyces genistae-tinctoriae*, ne montre pas non plus de différence entre zones natives et introduites (Hornoy *et al.* 2012).

3. MECANISMES ADAPTATIFS IMPLIQUES

L'ajonc d'Europe (*Ulex europaeus ssp europaeus*) a une origine allopolyploïde* : il est issu d'une espèce tétraploïde et d'une espèce diploïde provenant de deux lignées distinctes du genre *Ulex*. L'ajonc d'Europe est une hexapolyploïde, possédant six paires de chromosomes. Cette caractéristique conduit à une grande diversité allélique favorisant les capacités d'adaptations. Une diversité génétique aussi importante dans les zones envahies que d'origine a été montré à la fois par l'analyse des traits phénotypiques (Hornoy *et al.* 2011) et de marqueurs génétiques (Hornoy *et al.* 2013a).

Une importante plasticité phénotypique est présente chez l'ajonc à la fois pour des traits liés à la croissance, la reproduction et la résistance aux prédateurs des graines. Ces plasticités phénotypiques varient au niveau intra et inter-populations, mais pas entre régions, ni en

fonction des zones d'origine et envahies. En d'autres termes, il n'y a pas d'évolution vers une plus grande plasticité phénotypiques des zones d'origines vers les zones envahies. Pour les traits liés à la reproduction, le niveau de plasticité a une origine génétique.

La corrélation de la hauteur des plantes et de la phénologie de floraison avec la latitude et l'altitude (Hornoy *et al.* 2011) suggèrent que la variation de ces traits peut résulter d'adaptations aux conditions climatiques locales. La perte totale ou partielle d'ennemis naturels dans les zones envahies a également pu être motrice dans les mécanismes adaptatifs. Les résultats soutiennent l'hypothèse RGC stipulant que du fait de la perte des ennemis naturels et donc de fortes pressions de sélection associées, des corrélations entre traits d'histoire de vie ont pu être diminuées voir supprimées. Chez l'ajonc, la perte des prédateurs de graines a ainsi pu jouer un rôle dans l'évolution de la phénologie de floraison, dans la densité des gousses, la croissance des plantules en fonction des conditions locales, ce qui peut faciliter des adaptations à une large gamme d'environnements, voire expliquer les extensions de niche écologique (Hornoy *et al.* 2011 ; Hornoy 2012). En revanche, les résultats obtenus sur l'ajonc ne soutiennent pas l'hypothèse EICA stipulant une réallocation des ressources allouées à la défense contre les ennemis naturels vers la croissance et/ou la reproduction comme un des mécanismes majeurs du succès invasif de l'ajonc. Elle n'a été soutenue que par deux des traits étudiés, à savoir l'augmentation de la sensibilité des gousses à la prédation des graines et la croissance plus importante des plantules.

CHAPITRE 2

Evolution de la stratégie de germination de l'espèce invasive *Ulex europaeus* dans une région envahie, La Réunion.

Ce chapitre fait l'objet d'un manuscrit par Udo N., Tarayre M., Atlan A. « *Evolution of germination strategy for the invasive specis Ulex europaeus in invaded region* » (soumis)

Résumé

L'étude du potentiel adaptatif des espèces invasives sur les patrons de germination permet d'identifier des certains traits liés à leurs capacités de colonisation de nouveaux sites et d'atteindre une meilleure compréhension de leurs aires de distribution. Dans ce chapitre, les capacités germinatives de l'ajonc d'Europe sont étudiées pour des graines artificiellement affranchies ou non de la dormance tégumentaire et pour une gamme de températures de germination incluant et allant au-delà de celles rencontrées dans le milieu naturel. Pour appréhender le patron de germination et son évolution chez cette espèce, le taux, la vitesse de germination, ainsi que le taux de graines moisies ont été comparés entre une zone native, la France métropolitaine et une zone introduite, l'île tropicale de La Réunion. Les résultats montrent que les graines d'ajonc possèdent une dormance tégumentaire les protégeant et permettant une dispersion dans le temps et l'espace, un pouvoir germinatif très élevé et la capacité de germer sous une large gamme de températures. Pour autant, la décroissance des taux de germination à partir de 25°C, couplée à une augmentation des taux de moisissures participent à expliquer sa distribution restreinte en hautes altitudes dans les milieux tropicaux. Nous n'avons pas montré de différence ni des taux de germination, ni des taux de moisissures pour les graines scarifiées entre les deux régions. Cependant, les graines de La Réunion germent plus rapidement à 20°C que les graines de France et ont de meilleurs taux de germination en l'absence de scarification (10-60% contre 0-10% pour la France). Ces résultats suggèrent que tout en préservant les avantages de la zone native, l'ajonc a développé à La Réunion une stratégie favorisant la préemption rapide de nouveaux sites.

1. INTRODUCTION

The relationship between invasiveness and species life history traits relies both on the general species characteristics and on the post-introduction evolution of the traits in introduced areas. In a meta-analysis performed on 196 non-invasive species and 125 invasive species, van Kleunen *et al.* (2010) demonstrated that the latter generally had higher values of performance-related traits, such as leaf-area allocation, shoot allocation, growth rate, size, and reproductive output.

In the introduced range, biotic and abiotic environmental conditions may be very different from those in native regions, and adaptations can occur for any favourable biological and ecological traits under the new regime of selection pressure. Phenotypic plasticity is one of the mechanisms enabling exotics to colonize large, environmentally diverse areas (Davidson *et al.* 2011; Ebeling *et al.* 2011; Griffith *et al.* 2014; Zhao *et al.* 2013), but for many species, rapid genetic evolution of traits related to growth and reproduction has been highlighted, including self-compatibility (Hao *et al.* 2010), reproductive timing (Barrett *et al.* 2008), seed production (Henery *et al.* 2010), seed mass (Buckley *et al.* 2003; Daws *et al.* 2007; Hahn *et al.* 2013), survival (Blair & Wolfe 2004), seedling emergence (Hahn *et al.* 2013), seedling height and biomass (Henery *et al.* 2010), growth rate (Blumenthal & Hufbauer 2007; Hahn *et al.* 2012; Lamarque *et al.* 2014), and biomass (Flory *et al.* 2011; Shang *et al.* 2014). In *Ulex europaeus*, previous studies have highlighted the genetic evolution of several life-history traits, especially in the early stages, i.e., seedling growth (Hornoy *et al.* 2011) and seed mass (Atlan *et al.* 2015a).

These genetic evolutions have been linked to the enemy release often observed in introduced regions (Keane & Crawley 2002) and can be explained by several hypotheses. The Evolution of Increased Competitive Ability hypothesis (EICA) states that, due to enemy release, exotic plants evolve by shifting resource allocation from defence to reproduction and/or growth (Bossdorf *et al.* 2005). The Relaxation of Genetic Correlations hypothesis (RGC) states that enemy release leads to a relaxation of the correlation selection of multi-trait defence strategies, enhancing the adaptive potential of introduced species (Hornoy *et al.* 2011).

Besides biotic factors, abiotic factors can also promote adaptations. In particular, adaptation to new local climatic conditions, temperature, rainfall and seasonality may be essential for naturalization and in some cases may contribute to increased invasiveness (Barrett *et al.* 2008). Climatic adaptation often produces cline variation and several studies of invasive plants have

detected latitudinal clines in life-history traits, including flowering phenology (Allan & Pannell 2009; Montague *et al.* 2008), plant size (Maron *et al.* 2004), seed production (Maron *et al.* 2004), rate or velocity of germination (Hierro *et al.* 2009; Leger *et al.* 2009), seedling growth rate (Leger *et al.* 2009) or better tolerance to local climatic conditions showing a home-site advantage (Allan & Pannell 2009).

Most of these studies have focused on reproductive output or on vegetative traits related to vigour or competitive ability, but rarely on traits related to dispersal and initial installations. In particular, less attention has been paid to seed germination patterns and evolution, although they have important demographic consequences and are directly linked to species distribution and dispersal (Hahn *et al.* 2013; Horn *et al.* 2015; Kudoh *et al.* 2007; Rejmánek 1996). Seed characteristics and germination patterns were not included in the multi-specific analyses of invasive life history traits (Godoy *et al.* 2012; van Kleunen *et al.* 2010; Leffler *et al.* 2014; Leishman *et al.* 2007; Matzek 2012), but previous studies have shown some trends. Invasive species tend to produce seeds that germinate faster and at a higher rate than non-invasive ones (van Kleunen & Johnson 2007; Cervera & Parra-Tabla 2009), or germinate under a wider range of environmental conditions (Cervera & Parra-Tabla, 2009; Haukka *et al.* 2013; Pérez-Fernández *et al.* 2000) which allows them to occupy several niches rapidly. They often possess heterocarpy, maximising survival in disturbed habitats (Mandák 2003), and the ability to germinate in the light, predisposing them to the colonization of disturbed and degraded areas, which is an advantage in anthropised regions (Hodgins & Rieseberg 2011; Mihulka *et al.* 2003). Their dispersion over time can be maximised by strong physical dormancy, leading to a long-lived seed bank in the soil (Mandák & Pyšek 2001; Richardson & Kluge 2008). Spatial dispersion can be increased in association with effective dispersants, which are often exotic themselves (Jordaan & Downs 2012). The evolutionary potential of germination patterns in introduced regions is also important for plant adaptation: being among the earliest life-stage transitions, it provides the context for subsequent development and predicts the environment experienced throughout the life of the plant (Donohue *et al.* 2010). Some studies have focused on the evolution of germination patterns: Erfmeier and Bruelheide (2005) for *Rhododendron ponticum*, and Blair and Wolfe (2004) for *Silene latifolia* have respectively demonstrated faster and earlier germination in the introduced region, Kudoh *et al.* (2007) showed stronger initial seed dormancy for introduced *Cardamine hirsuta* and Hierro *et al.* (2009) like Leger *et al.* (2009) demonstrated an adaptation of germination to climatic conditions in the invasive range for *Centaurea solstitialis* and *Bromus tectorum* respectively. To gain a better understanding of

the importance of the evolution of germination patterns in invasiveness, it would be useful to study species with wide distributions that range over several continents and with biological characteristics including a persistent seed bank and dormant long-lived seeds, which is the case of *Ulex europaeus* L. (Genisteae, Fabaceae).

The perennial shrub *Ulex europaeus*, also known as common gorse, is listed by the IUCN as one of the 100 world's worst invasive species (Lowe *et al.* 2000). It is native to the European Atlantic coast (from Scotland to Portugal), under oceanic and temperate climates, and was introduced in many parts of the world especially during the 19th century, across a broad latitudinal gradient (55° S to 60 ° N) and is found in a wide range of habitats and climates (Hornoy 2012). The study of the current world distribution of gorse highlights a strong relationship between latitude and altitude in its native range and in introduced temperate zones. In its native range, it is mostly present at sea level, but under tropical climates, it is never naturalized below 1000 m, and can be found up to 3000 m in equatorial areas (Hornoy 2012). This distribution suggests that its naturalisation can occur under a wide range of climatic conditions, but is limited by warmer temperatures. This incapacity to naturalise in the hottest regions could be explained by the difficulty it experiences in germinating at high temperatures, because germination success is usually related to temperature.

The objective of this study is to determine the germination pattern of gorse seeds in relation to temperature, and to explore the potential evolution of gorse in an invaded tropical region after its introduction. We compared seeds from natural populations in Western France, a native region with a temperate climate, and from Reunion, an invaded island located in a tropical area, in order to explore the three following questions: (i) What is the germination pattern of gorse? We estimated germination rate, germination velocity and the percentage of mouldy seeds, with or without prior scarification, and under different temperatures. (ii) Is germination capacity of gorse limited by warm temperatures and if so, can this limitation explain the absence of gorse at low altitudes in Reunion? (iii) Has gorse germination capacity evolved between France and Reunion, and if so, has this evolution increased gorse invasiveness?

2. METHODS

2.1. Study species

Ulex europaeus (Fabaceae) is a allopolyploid perennial spiny shrub that can live up to 30 years and its adult height usually varies from 1 to 4 metres (Lee *et al.* 1986). It begins to flower in its second or third year, and for several months per year (Clements *et al.* 2001). Each plant can produce ten thousand seeds per year. The seeds have an average diameter of 2 mm, and are ejected during an explosive dehiscence of pods over distances of a few metres around the maternal plant (Clements *et al.* 2001; Norambuena & Piper 2000). Gorse forms very large perennial seed banks (Hill *et al.* 2001). The majority of its seeds have a lifespan of less than 10 years under natural conditions, but in some populations, the seeds can maintain their capacity to germinate for up to 30 years (Moss 1959). The long endurance of the seeds in the soil is due to their hard impermeable integument which induces physical dormancy (often called "hardseededness"). Under natural conditions, friction against rock and sand, soil acidity and fires contribute to the abrasion of the seed coat (Moss 1959). This allows imbibition, the first stage of germination. Seed germination takes place under suitable conditions at any time of the year, in the light or in the dark (Ivens 1978).

In the native range, gorse seeds are attacked by two specific insects, *Exapion ulicis* and *Cydia succedana*. Seed predation varies and can reach over 90% in some populations (Atlan *et al.* 2010). When gorse was introduced into new areas in the 19th and 20th centuries (e.g., New Zealand, Australia, Chile, USA, Hawaii and India), predominantly as seeds, it did not have these natural enemies. However, in most regions of the world where gorse has been declared an invasive species, seeds predators as well as others natural enemies (e.g., fungi, arachnids) have been introduced to control its spread (Hill *et al.* 2008). Reunion Island, where gorse was introduced around 1825 (Atlan *et al.* 2015b), is one of the few invaded regions where no biological agent has been introduced; there are no seed predators for gorse in this area to date.

2.2. Experimental material and sampling design

Two regions were selected: France, in the native European region, and Reunion, a tropical island located in the Indian Ocean (55°3E, 21°5S). Both are French (Reunion is a French overseas territory), but for simplicity, they will be referred to hereafter as "France" and "Reunion", respectively. In France, gorse is present in the western part of the country. In Reunion, gorse is now present at a range of altitudes from 1000 to 2500 m above sea level, in natural and cultivated environments. In each region, six populations were selected with a

stratified sampling, which resulted in France in a selection of populations along a latitudinal gradient close to the Atlantic coast, and in Reunion along an altitudinal gradient (table 2-1). In each population, seeds were collected separately from 20 individuals.

Table 2-1 - Main characteristics of the *Ulex europaeus* populations sampled for germination experiment.

Population (symbol)	Latitude	Longitude	Elevation (m)	Location
France				
Wissant (FWI)	50°53 N	1°39 E	14	Fallow
Gosné (FGO)	48°14 N	1°27 W	100	Hedge
Cap de la Chèvre (FCC)	48°10 N	4°33 W	11	Seaside
Pointe de Meinga (FPM)	48°42 N	1°56 W	20	Seaside
St Michel (FSM)	44°37 N	0°26 W	60	Forest edge
Salles (FSA)	44°31 N	0°54 W	30	Open forest
Reunion				
Plaine des Palmistes (RPP)	21°14 S	55°61 E	1097	Fallow
Calistemon (RCA)	21°27 S	55°58 E	1350	Field hedge
Champ de Foire (RCF)	21°21 S	55°58 E	1650	Fallow
Maïdo Bas (RCB)	21°07 S	55°34 E	1750	Heathland
Piton de l'Eau (RPE)	21°18 S	55°68 E	2000	Pasture
Maïdo Haut (RMA)	21°06 S	55°37 E	2200	Heathland

Preliminary experiments showed that the germination of the seeds is not affected by storage temperature (0 to 20°C) or by time of storage after collection (0 to 10 years): under optimal germination conditions (Atlan *et al.* 2015a; Sixtus *et al.* 2003), seeds can attain a final germination rate of up to 90% at 30 days. In our experiments, seeds were collected during the fruiting peak between July and August 2013 in France and between July and September 2013 in Reunion. Seeds were stored in the dark, under dry conditions at 20°C, which is close to the ambient temperature and limited the risk of thermal shock during transportation. All experiments were conducted in the laboratory of the National Botanical Conservatory of Mascarin in Reunion.

2.3. Germination experiment

For each population from the two regions, batches of 100 seeds were prepared by pooling five seeds from each of the 20 individuals collected. Only complete seeds with no parasites were used. The seeds were immersed in a 50% sodium hypochlorite solution for 10 min to disinfect them, and were then rinsed under running water. A scarification treatment was

performed on a subset of batches by removing a small portion of seed coat with a sterile scalpel. All seeds were then soaked in tap water for 24 h for imbibition.

The seeds were then sown in 6 cm diameter Petri dishes on VWR No. 413 filter paper, on a layer of 6 mm glass beads which covered 80% of the surface of the dishes. The constant and moderate moisture of the filter paper was enabled by the capillarity of the glass beads. The first day of germination, the number of swollen seeds (thus imbibed) was noted. The dishes were placed in a climatic enclosure in the dark at one of the following constant temperatures: 5, 10, 15, 20, 25 and 30°C for scarified seeds. The chosen temperature range for experimentation encompasses the minimum average temperature of the three coldest months in the selected regions of France (5.05 ° C) and the average maximum temperature of the three warmest months in Reunion (28.06 ° C). For unscarified seeds, the intermediate temperatures were selected: 15, 20, 25°C.

For each treatment, one batch of seeds was used, and three replicates of 30 seeds were performed per population. A seed was considered germinated when the radicle reached 2 mm. In some cases, a high number of seeds became mouldy, being covered by fungi belonging to *Aspergillus*, a genus commonly found in seed tegument, cotyledons and embryo. Seeds were considered as "mouldy" when they were soft and covered with fungi, and thus unable to germinate. The seeds were monitored three times a week for 45 days. At each monitoring, the germinated and mouldy seeds were counted, removed from the petri dish and destroyed (burned) to avoid seed dispersion from the laboratory.

2.4. Measurements

To study the germination capacity, the final germination rate was calculated at 45 days (Moss, 1959) and to study the sensitivity to mould, the final mould rate was also calculated at 45 days. To estimate germination velocity, two indices were selected from those developed by Ranal and Santana (2006). First, the weighted mean germination time ($\bar{t}$), for which the number of seeds that germinated in the intervals of time established for data collection, was used as the weight.

$$\bar{t} = \sum_{i=1}^{k} niti \; / \; \sum_{i=1}^{k} ni$$

Where ti was time from the start of the experiment to the ith observation (day); ni: number of seeds germinated in the time and k last time of germination.

The second was the time required to reach 25% of germination (Tg 25). Tg 25 indicates germination velocity in the early stages while $\bar{t}$ indicates germination velocity throughout the 45 days of the experiment.

2.5. Statistical analysis

Statistical analyses were performed with SAS software (SAS Institute 2005). Germination data were analysed using the GLM procedure. We used a two-level nested ANOVA in which populations were nested within regions and cross-matched with temperature. Region and temperature were considered as fixed factors and population as a random factor. The significance of each effect was determined using type III F-statistics. Correlations were performed via a Pearson correlation coefficient (Proc CORR). Germination and mould rates were transformed using an angular function (arcsine square root) before analysis.

3. RESULTS

Scarified and unscarified seeds produced contrasting results and were therefore analysed separately.

3.1. Germination capacity

4.1.1. Scarified seeds.

After 24 hours of immersion in water, all the seeds were imbibed and swollen. Scarified seeds had the ability to germinate between 5 and 30°C, but the germination rate after 45 days depended on temperature (table 2-2). Below 15°C, germination rate was close to 100%; above 15°C the germination rate declined as temperature increased, and reached 28 % at 30°C (figure 2-1). The regional effect was never significant. For the six temperatures tested, the two regions had the same germination capacity. Conversely, the population effect was highly significant, as well as the interaction between temperature and population. The variability among populations was especially significant at the three warmest temperatures.

Table 2-2 - Results of the ANOVA testing the effects of temperature, region, and populations on germination rate, and on mould rate of *Ulex europaeus* seeds at 45 days.

Indice	Germination rate *(at 45 days)*						Moldy rate *(at 45 days)*					
Treatment	Scarified seeds			Unscarified seeds			Scarified seeds			Unscarified seeds		
Sample size	N = 216			N = 108			N = 216			N = 108		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P	df	F	P
temperature	5	487.22	**<0.001**	2	25.06	**<0.001**	5	226.18	**<0.001**	2	34.46	**<0.001**
region	1	1.29	0.283	1	22.24	**<0.001**	1	0.20	0.667	1	0.62	0.448
pop (region)	10	11.35	**<0.001**	10	7.49	**<0.001**	10	15.67	**<0.001**	10	17.28	**<0.001**
region*temperature	5	2.08	0.084	2	3.32	0.057	5	2.49	**0.043**	2	0.36	0.702
pop (region) * temperature	50	2.97	**<0.001**	20	1.61	0.074	50	3.90	**<0.001**	20	4.69	**<0.001**
R^2	0.95			0.82			0.91			0.83		

N = number of dishes, df: degrees of freedom, R^2: proportion of variation explained by the model.
Significant effects ($P < 0.05$) are given in boldface.

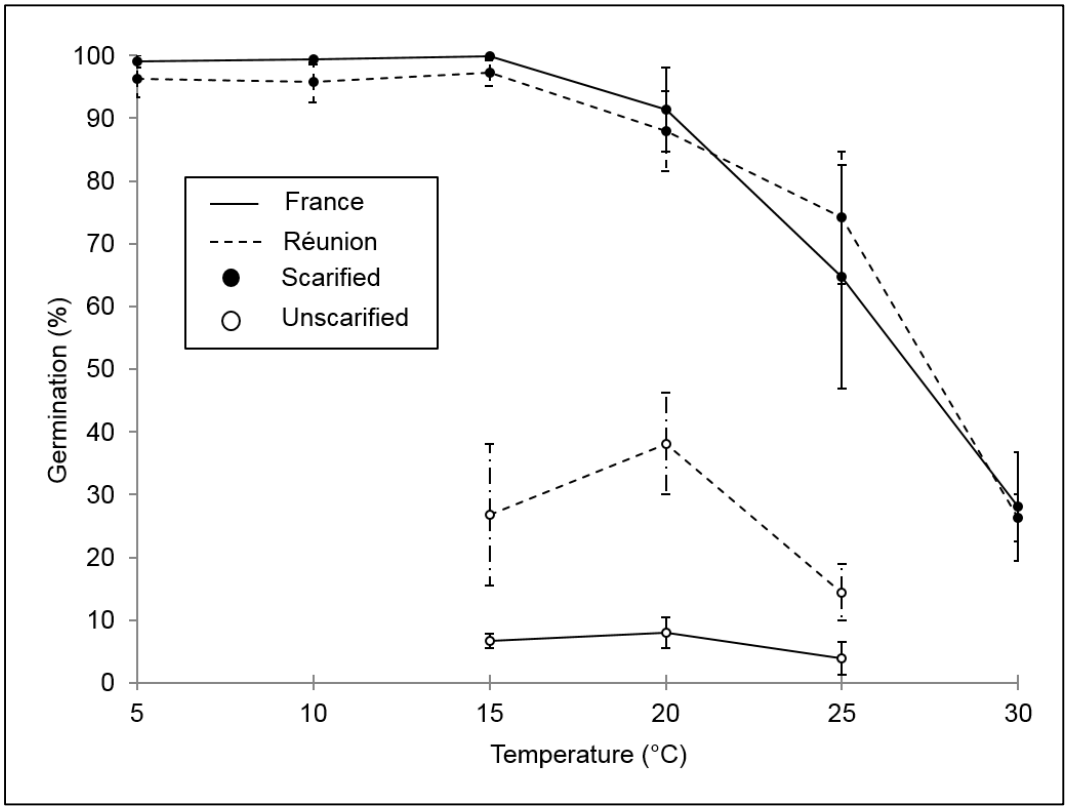

Figure 2-1 - Germination rate of *Ulex europaeus* seeds at 45 days from France and Reunion. Each point represents a population mean ±SD (6 populations per region).

4.1.2. Unscarified seeds

After 24 hours of immersion in water only a small subset of seeds were imbibed and swollen; the germination rates obtained were much lower than for scarified seeds (figure 2-1). They still depended on temperature (table 2-2), with the highest germination rates obtained at 20°C. Thus, the optimum germination temperature was different for scarified and unscarified seeds. The regional effect was significant (table 2-2): the germination of populations from Reunion was significantly much higher than those from France at all temperatures (figure 2-1). The population effect was also significant on the germination rate. Another prominent trait was the high variability in the germination rate of unscarified seeds between the populations of Reunion, especially at 15°C (from 3 % for RPP to 57 % for RPE) and 20°C (from 14 % for RPP to 46 % for RCA and RMA), compared to the low variability between populations from France (see standard deviation in figure 2-1). Neither the interaction between temperature and region nor the interaction between temperature and population was significant.

3.2. Germination velocity

The time required to reach 25% of germination (Tg 25) could be calculated only for populations for which more than 25% of seeds had germinated after 45 days: accordingly it was calculated only for scarified seeds, and only from 5 to 25°C. The weighted mean germination time ($\bar{t}$) was calculated for the same sets of experiments.

For Tg 25 the effect of temperature was significant (table 2-3): the number of days was lowest at 15°C (France 6.0 ± 1.0 d.; Reunion 6.3 ± 0.9 d.), and highest at 25°C (France 18.3 ± 1.6 d.; Reunion 13.5 ± 3.5 d). The effect of region was not significant on Tg 25 but interaction between temperature and region was highly significant.

Table 2-3 - Results of the ANOVA testing the effects of temperature, region, and populations on germination velocity of scarified seeds of *Ulex europaeus.*

	Gemination velocity					
Indice	Tg_{25}			$\bar{t}$		
Sample size	N = 199			N = 216		
	df	F	P	df	F	P
temperature	5	625.64	**< 0.001**	5	517.24	**< 0.001**
region	1	0.03	0.870	1	0.02	0.904
pop (region)	10	4.17	**< 0.001**	10	4.76	**< 0.001**
region*temperature	5	14.12	**< 0.001**	5	2.88	**0.023**
pop (region) * temperature	47	2.89	**< 0.001**	50	4.98	**< 0.001**
R^2	0.97			0.95		

N = number of dishes, df: degrees of freedom, R^2: proportion of variation explained by the model. Tg 25: time required to reach 25% of germination; $\bar{t}$: mean germination time. Significant effects (P < 0.05) are given in boldface.

At the three cooler temperatures, 5, 10 and 15°C, there was no difference between France and Reunion on Tg25. At the higher temperatures, 20 and 25°C, the Reunion populations reached Tg 25 significantly faster than the French populations (figure 2-2a and figure 2-3). Moreover, for France, Tg 25 was lowest and identical at 10 and 15 ° C, while for Reunion, Tg 25 was lowest and the same at 10, 15 and 20°C. The effects of population and the interaction between population and temperature were both significant.

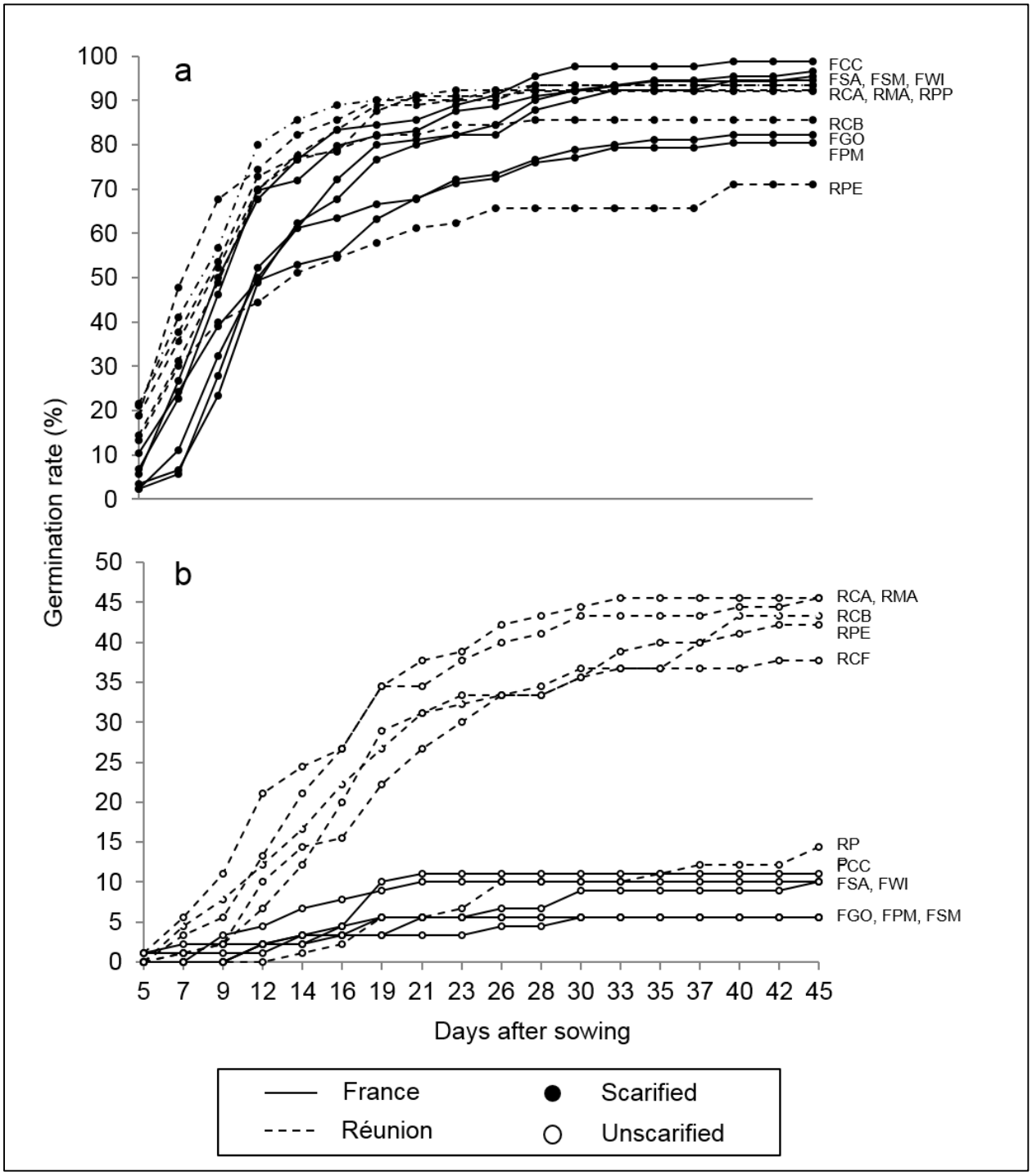

Figure 2-2 - Germination dynamics of *Ulex europaeus* seeds à 20°C of six populations from France, and six populations from Reunion. a: scarified seed, b: unscarified seed.

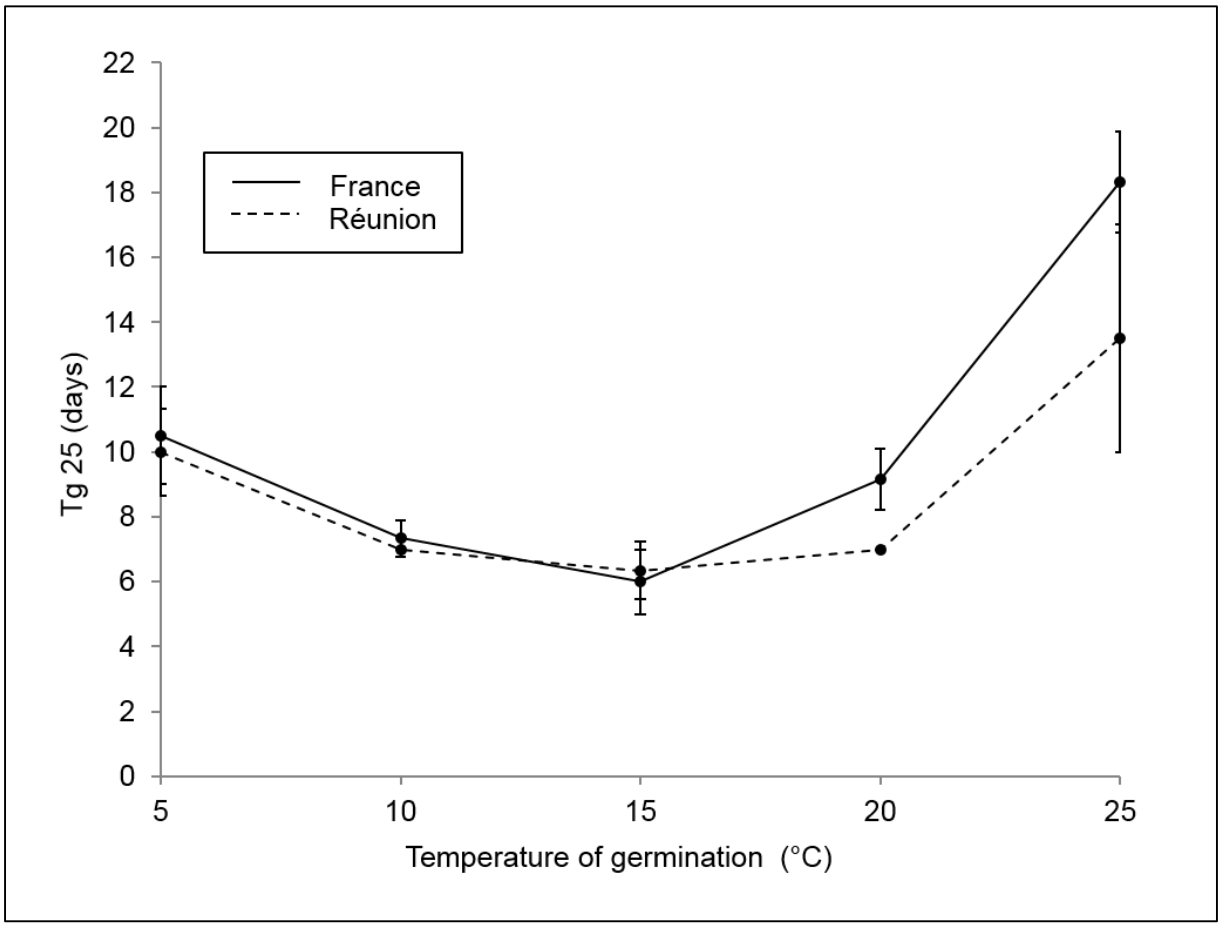

Figure 2-3 - Number of days required to reach 25% of germination (Tg 25) for scarified seeds of *Ulex europaeus* from France and Réunion. Each point represents a population mean ±SD (6 populations per region).

For the average germination time $\bar{t}$, significant effects were the same as for Tg 25: temperature, population, interaction between population and temperature and between region and temperature (table 2-3). $\bar{t}$ was lower in Reunion than in France only at 20°C.

3.3. Mould rate

4.3.1. Scarified seeds

For the mould rate, the effect of temperature was significant (table 2-2). Below 15°C, the mould rate was less than 10%; above this temperature, the mould rate increased as temperature increased, and reached 53±29% for France, and 44±25% for Reunion at 30°C (figure 2-4). The regional effect was not significant, but interaction between region and temperature was significant. At the coldest temperatures, populations from Reunion developed mould less than populations from France, and conversely at the warmest temperatures. The effects of population and the interaction between population and temperature were significant. While all populations

had equivalent mould rates below 15 ° C, the variation of mould rate between populations increased as the temperature increased above 25 ° C.

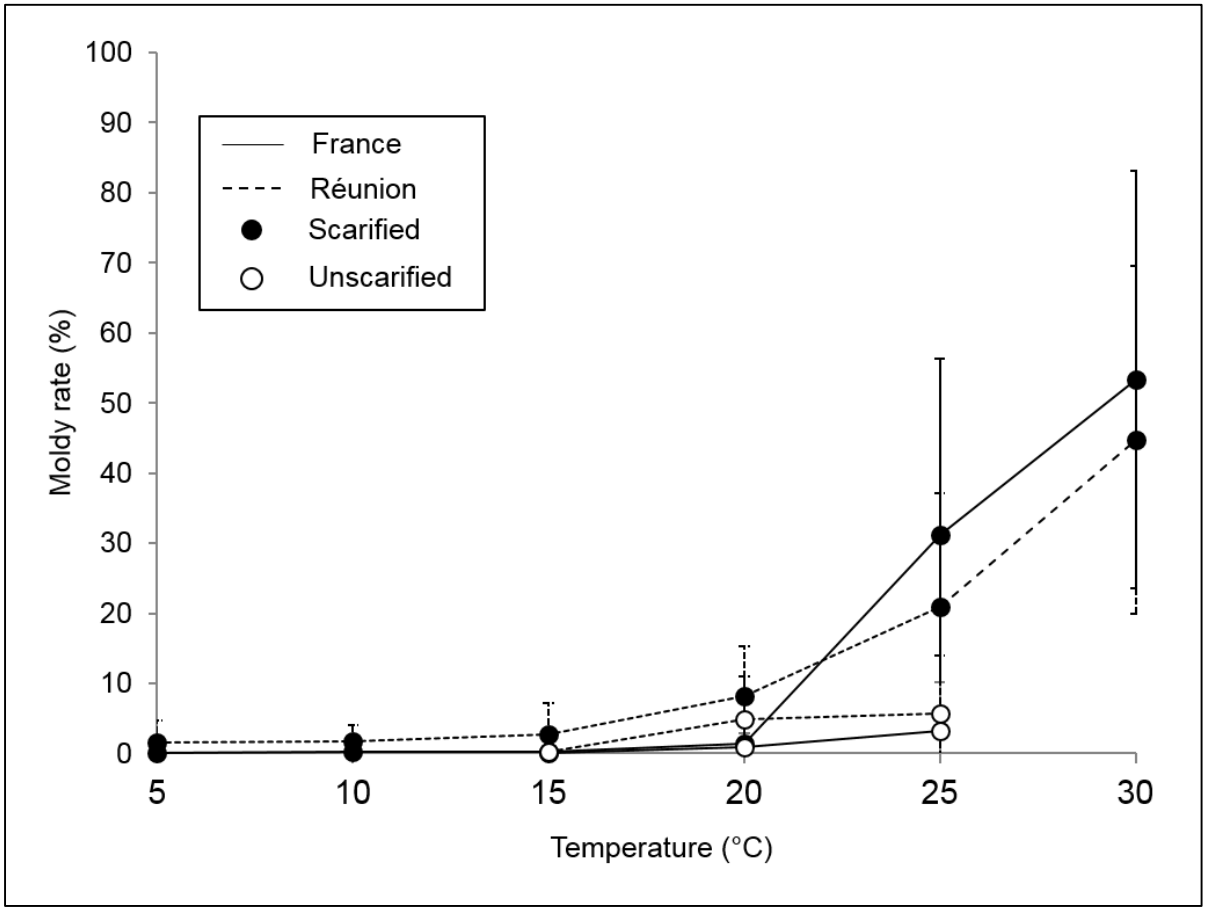

Figure 2-4 - Mouldy rate of *Ulex europaeus* seeds at 45 days from France and Réunion. Each point represents a population mean ±SD (6 populations per region).

4.3.2. Unscarified seeds

The mould rate of unscarified seeds was much lower than for scarified seeds. For France, it varied from 0±0% at 15°C to 3±7 % at 25°C; and for Reunion, it varied from 0.2±0.8 at 15°C to 6±8% at 25°C. The effect of temperature was significant (table 2-2): it increased when the temperature increased, although to a lesser extent than that recorded for scarified seeds (figure 2-4). Neither the regional effect nor the interaction between temperature and region was significant. However, the effect of population and the interaction between population and temperature were significant. When temperature increased, the variability of the mould rate between populations increased, in both regions.

3.4. Relationship between germination and mould rate

The correlation between germination rate and mould rate was tested at 20°C, which corresponded to the temperature where both rates were high and variable. The Pearson correlation coefficient between these two rates was positive and significant (N = 12, R = + 0.74, P = 0.006), showing that the populations that had a strong ability to germinate without scarifying were also those that exhibited the most mould when they were scarified. Specifically, two population groups appeared (figure 2-5). The first group included five of the six Reunion populations, with germination rates between 38 and 45 % and a high sensitivity to mould for scarified seed. The second group included all populations from France and one Reunion population (RPP) with germination rates between 5 and 14 % and a better resistance to mould for scarified seeds.

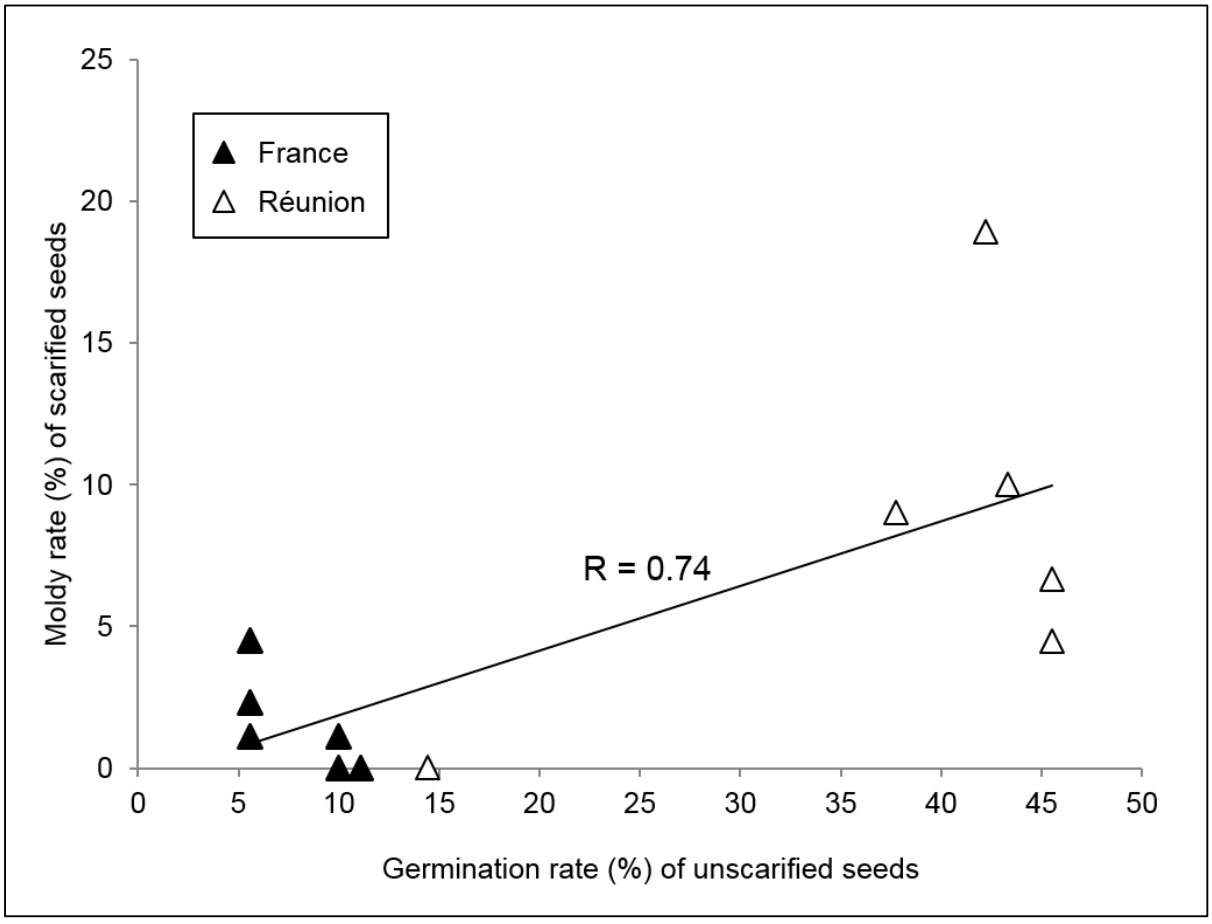

Figure 2-5 - Relationship between germination rates of unscarified seeds and mouldy rates of scarified seeds of *Ulex europaeus* after 45 days at 20 ° C. Each point represents a population mean (6 populations per region).

4. DISCUSSION

This study demonstrated a generally high germination rate for *U. europaeus* seeds which was diminished at high temperatures. Seeds from France and Reunion had similar germination capacities, but seeds from Reunion exhibited higher germination velocities at higher temperatures, and needed less scarification. This suggests that the seeds in Reunion have evolved by adapting to higher temperatures, including by modifying their germination strategy.

4.1. General germination pattern for *Ulex europaeus*

In all of the populations studied, more than 95% of the scarified gorse seeds were able to germinate when placed in optimal conditions, at temperatures between 5°C and 15°C. Germination rates declined below 15°C, but remained above 70% over a wide range of temperatures (5 to 25°C). A high germination rate is a characteristic feature of invasive species, enabling the swift colonisation of new environments (Baker 1974; Cervera & Parra-Tabla 2009; Flory & Clay 2009). The ability to germinate over a wide temperature range reinforces this invasive ability and permits rapid installation in differing environments (Cervera & Parra-Tabla 2009; Mihulka *et al.* 2003). Furthermore, under these optimum conditions, gorse has a particularly high germination rate, even for an invasive species, since the optimum rates described for invasive woody species show a variation of 20-30% (e.g.: *Acacia mearnsii*, Tassin 2002) up to 70-80% (e.g.: *Rhododendron ponticum*, Erfmeier & Bruelheide 2005 ; *Gleditsia triacanthos*, and *Solanum mauritianum*, Jordaan & Downs 2012). This superior capacity to germinate may be partially explained by our scarification protocol (cutting the integument with a scalpel) enabling total permeability for all the seeds. In fact, the germination rates we found are higher than those described above for gorse in experiments using other scarification methods (Gehu-Franck 1974; Sixtus *et al.* 2003). Our results show that the intrinsic germination capacity of gorse seeds is practically total, which, combined with very high seed production (Rees & Hill 2001) helps to explain its invasive capacity.

In the case of gorse, unscarified seeds do not germinate or germinate only at relatively low levels (0 to 40% depending on the temperature and the region). This strong physical dormancy complies with previous studies (Gehu-Franck 1974; Sixtus *et al*. 2003). Furthermore incubation in cold temperatures is not required for germination to begin since the seeds tested were kept at 20ºC from the time they were collected. Restrictions in the distribution of gorse at the highest

temperatures (Hornoy 2012) cannot be explained by the need to break dormancy by the cold in order to germinate (Baskin & Baskin 1998; Totterdell & Roberts 1979).

If both the rate and the speed of germination are taken into account, the optimal temperature range is reduced to between 10º and 15ºC. At lower temperatures (5ºC was the lowest temperature tested), the germination speed is reduced but the final germination rate is just as high. At higher temperatures, both the final rate of germination achieved and the speed are affected. This may partly result from the fact that, above 20°C, the rate of developing mouldy (and thus non-germinating) seeds strongly increased. The distribution of gorse at high altitudes, and thus its absence in lower and therefore hotter regions (Hornoy 2012), may thus be partially explained by lower germination and a greater tendency to develop mould at temperatures over 20ºC. Nevertheless, other factors probably play a part, such as the survival of seedlings (Delerue 2013) or the need for vernalisation to trigger flowering in adults (Bonner 2008).

4.2. Comparison between France and Réunion

Seeds from the two regions under study have a similar germination capacity: germination rates of scarified seeds are identical at all the temperatures tested. On the other hand, they differ in their need for scarification, germination velocity, tendency to develop mould and variability between populations.

Seeds in Reunion have the capacity to germinate without scarification (10 to 60% of seeds depending on the population and the temperature) which is rarely the case in France (0 to 10% of seeds). Furthermore, they are subjected to a wider range of germination temperatures, reaching much higher values: germination velocity after scarification is identical from 10 to 20ºC, whereas for those in France it diminishes beyond 15ºC. It is also at 20ºC that unscarified seeds in Reunion germinate in greater proportions. Gorse seeds in Reunion therefore germinate faster than those in France between 15 and 20ºC, as a result of their reduced need for scarification and their increased speed when scarified. Studies performed on the *Rhododendron ponticum* by Erfmeier and Bruelheide (2005) gave results which are partly similar: the maximum germination rate was identical between the regions of origin and those invaded, whilst differences in germination velocity were revealed without this being linked to temperature, as is the case in our study. A higher germination velocity reduces the period when the seed is sensitive to mould and constitutes an advantage where there is interspecific competition between seedlings (van Kleunen & Johnson 2007; Pérez-Fernández *et al.* 2000; Ross & Harper 1972). It is especially favourable in situations of colonisation (Vitalis *et al.*

2013). Germination pattern may therefore have evolved in Reunion, where gorse has been introduced since 1825 (Atlan *et al.* 2015b).

Variability in germination patterns is generally the result of genetic effects in combination with maternal and environmental effects (Erfmeier & Bruelheide 2005; Rossiter 1996; Skálová *et al.* 2011). In Fabaceae in particular, the expression of genes linked with dormancy may depend on environmental conditions during the maturation of the seeds (Egley 1989; Foley 2001). The seeds for our study were collected from natural populations; the differences observed between France and Reunion may therefore be due to environmental differences between the mother plants. Nevertheless, the physical dormancy of Fabaceae seeds has a genetic basis involving a reduced number of genes (Smykal *et al.* 2014), which may enable rapid evolution. Genetic evolution of physical dormancy in accordance with local climate conditions has in fact been observed in other tropical Fabaceae (Lacerda *et al.* 2004). For gorse, faster germination in invaded areas has also been detected in seeds originating from plants cultivated in a common garden (Atlan *et al.* 2015a). This suggests that the maternal effect is not the only cause of the differences observed and that genetic effects are also involved. The greater inter-population variability in germination patterns observed in Reunion could therefore be explained by the greater climatic heterogeneity on the island compared with the Atlantic Coast of France, and could just as well result from environmental effects as genetic evolution.

4.3. Evolution of physical dormancy

To our knowledge, our study is the only one to have revealed a reduction in physical dormancy in an area where introduction has taken place. Nevertheless, Kudoh *et al.* (2007) have already revealed an increase in this dormancy for the annual species *Cardamine hirusta* in the invaded areas, related to an increase of abscisic acid and leading the species to have a much wider dispersion in time and space. With gorse in Reunion, evolution towards a reduction of physical dormancy may have been facilitated by the reduced number of predators threatening the seeds. An impermeable integument helps to prevent predation by reducing the olfactory signals (Paulsen *et al.* 2013) received by small granivorous mammals, very few of which are found in Reunion (there are no field mice, harvest mice or water voles, which are the main granivores in the native habitat, Quéré & Louarn 2011; UICN France *et al.* 2010). A hard integument may also restrict predation by insects, yet in Reunion there is a complete absence of the granivorous insects present in the original habitat (Hornoy *et al.* 2011). Therefore, a reduction in the allocation of resources dedicated to defence (EICA hypothesis, Bossdorf *et al.*

2005) may have led to a reduction in the hardness and/or impermeability of the integument, reducing the occurrence of physical dormancy.

Absence of physical dormancy may be an advantage (Goodwin *et al.* 1999; Sakai *et al.* 2001), particularly during the colonisation stage by young populations (Theoharides & Dukes 2007; Vitalis *et al.* 2013). However, physical dormancy is a characteristic which favours endurance, dispersion and the successful establishment of invasive species in time and space (Presotto *et al.* 2014; Smykal *et al.* 2014; Venier *et al.* 2012); furthermore, it gives protection, not only against predators, but also against microbial attacks (Dalling *et al.* 2011; Paulsen *et al.* 2013) and the harmful effects of winter frost (Jurado & Flores 2005). In the case of gorse, its reduction is accompanied by an increased sensitivity to mould. The equilibrium between the advantages and disadvantages of physical dormancy therefore depends on the environmental conditions, and its variability may be interpreted as an evolutionary adaptation to climatic and biotic heterogeneity on the island (Allan & Pannell 2009; Donohue *et al.* 2010; Hahn *et al.* 2013; Hierro *et al.* 2009). Nevertheless, for a given population, the reduction of physical dormancy only affects a portion of the seeds in the population. These populations can therefore accumulate the advantages linked with strong physical dormancy (endurance, dispersion, protection against predators) and those linked with rapid germination (increased competitiveness in competitive situations), in a bet-hedging type of strategy (Olofsson *et al.* 2009; Venable 2007).

4.4. Conclusion

The germination pattern of gorse in Reunion is the result of a combination of preadaptation and post-introduction evolution, which have been favourable to its invasion success. This has been also highlighted in other polyploid species like *Centaurea stoebe* (Hahn *et al.* 2012, 2013) and *Centaurea maculosa* (Treier *et al.* 2009). Gorse has a very high germination capacity, the ability to germinate under a wide range of temperatures, and a physical dormancy which protects the seeds and leads to wide dispersion in time. Coupled with very high annual seed production, these characteristics are in part those which give gorse its high colonisation potential. Nevertheless, the germination capacity of gorse is reduced at high temperatures, which may explain why its distribution is restricted to high altitudes under tropical climates. Whilst preserving the advantages of the native habitat, gorse in Reunion has developed a strategy for establishment based on faster germination at higher temperatures, and the reduction

in physical dormancy for a proportion of the seeds, enabling maximum seizure of sites and stimulating geographic expansion (Vitalis *et al.* 2013).

The adaptive capacity of gorse in areas where it has been introduced, already revealed for other life-history traits (Atlan *et al.* 2015a; Hornoy *et al.* 2011, 2013), is thus also true for germination. In Reunion, the new germination pattern may have been selected as a result of selection pressures differing from those in the native habitat, particularly a higher temperature and a reduced number of seed predators. The worldwide distribution of gorse includes both temperate areas where seed predators have been introduced (e.g. New-Zealand and Oregon), and tropical areas with (Hawaii, St. Helene) or without (Africa and Madagascar) introduced seed predators. It would be valuable to undertake comparative studies in these regions.

Acknowledgments

We would like to thank M. Baker, S. Niollet and B. Hornoy for seed collection, L. Parize for technical assistance; T. Connen de Kerillis and J. Desplanques for their work on the experiments; the Conservatoire Botanique National de Mascarin, and especially L. Gigord, D. Lucas for their hospitality and equipment loan, and C. Fontaine, J. Hivert, C. Lavergne, F. Picot, T. Rochier for their helpful comments. We would also like to thank the French Society of Botany (SFB) and the OSUR-University of Rennes (France) for financial support.

CHAPITRE 3

Etudes complémentaires préliminaires : masse et téguments des graines d'ajonc d'Europe

Le **CHAPITRE 2** a mis en évidence l'importance d'étudier un ensemble de variables pour rendre compte des capacités et du potentiel adaptatif de l'ajonc sur le stade germination. L'étude des taux de germination, des vitesses de germination et des taux de moisissures pour des graines ayant été ou non scarifiées nous a permis de mettre en évidence l'évolution des capacités germinative des populations d'ajoncs à La Réunion. Par ces résultats et ceux des études précédentes de l'équipe de l'UMR ECOBIO (**CHAPITRE 1**) il a été mis en évidence que les jeunes stades de l'ajonc étaient tout particulièrement concernés par des adaptations génétiques dans les zones introduites. Ces différents éléments nous ont poussés à réaliser des études complémentaires sur les caractéristiques des graines d'ajonc visant à compléter la compréhension des patrons de germination observés : l'étude sur la masse des graines et de l'épaisseur des différentes couches tégumentaires. Ces deux volets ont été pour tout ou partie conduits sur les mêmes populations que celles étudiées pour l'analyse des patrons de germination.

Les résultats présentés dans ce chapitre sont préliminaires et nécessitent, pour conclure, d'être complétés par d'autres expérimentations et d'autres analyses.

1. MASSE DES GRAINES

La masse des graines est un trait important ayant une influence sur la « fitness* » des plantes (Du & Huang 2008 ; Hierro *et al.* 2013). En effet, ce trait peut être corrélé à différents attributs tels que la dispersion, la dormance et le stockage des ressources (Harper *et al.* 1970 ; Gehu-Franck 1974); il peut aussi expliquer des taux et vitesse de germination (Du & Huang 2008 ; Gardarin *et al.* 2011), des taux de croissance et la masse des plantules (Bretagnolle *et al.*, 1995; Daws *et al.* 2007 ; Leger *et al.* 2009), la capacité des plantules à tolérer différents types de situations à risque comme la défoliation, la sécheresse, une compétition interspécifique, ou encore des faibles conditions lumineuses (Daws *et al.* 2007). Une modification de la masse des graines peut potentiellement augmenter la compétitivité des espèces introduites et contribuer à l'*invasiveness* même si les types de relations sont différents en fonction des études. Dans une étude interspécifique portant sur 24 espèces de pins (12 invasives et 12 non invasives), Rejmánek (1996) a mis en évidence une relation positive entre des petites masses de graines et l'invasiveness ; relation qui a ensuite été confirmée pour 38 des 40 espèces d'angiospermes invasives étudiées. A l'inverse, Daws *et al.* (2007) ont révélé une masse des graines plus importante pour les espèces invasives par rapport aux natives cooccurrentes de la même famille pour 376 espèces d'Asteraceae et de Poaceae. Dans une comparaison intraspécifique (114 espèces, 31 familles), Daws *et al.* (2007) ont aussi démontré une tendance significative à l'augmentation de la masse des graines des zones natives vers les zones introduites. La même tendance a été trouvé par Hahn *et al.* (2013) pour *Centaurea stoebe* entre les populations d'Europe et les populations introduites en Amérique du Nord et par Hierro *et al.* (2013) pour *Centaurea solstitialis* entre les populations de Turquie et d'Argentine. La relation entre la masse des graines et les taux de germination n'est donc pas constante et varie en fonction des espèces (Gardarin *et al.* 2011) et en fonction des milieux (Hierro *et al.* 2013). En fait, les caractéristiques des graines sont le résultat d'un compromis adaptatif complexe, soit la dispersion facilitée – par des graines plutôt plus petites et plus légères –soit la germination et l'établissement des plantules sont favorisés par des graines plus grandes et plus lourdes (Westoby *et al.* 1996). Dans certains cas, une augmentation de la masse peut aussi augmenter des capacités de dispersion, selon les vecteurs de dispersion en jeu (Hahn *et al.* 2013).

A ce jour, selon les études et les protocoles employés, la masse des graines d'ajonc est un trait qui varie ou non entre zone natives et zones envahies. Buckley *et al.* (2003) et Hornoy *et al.* (2011) à partir de graines issues de pollinisation libre, respectivement en milieu naturel et

en jardin expérimental, n'ont pas mis en évidence de différences significatives. En revanche, (Atlan *et al.* 2015b) à partir de pollinisations contrôlées sur des individus cultivés en jardin expérimental ont mis en évidence une masse des graines plus importantes dans les zones envahies (Nouvelle-Zélande et Réunion) par rapport à la zone d'origine (France et Ecosse), suggérant une adaptation d'origine génétique. Compte tenu de ces résultats discordants, il nous a semblé essentiel de réaliser sur nos populations naturelles d'ajonc de France et de La Réunion, une nouvelle étude de la masse des graines.

L'étude a pour objectif de comparer la masse des graines d'ajonc entre les populations de France et de La Réunion. Elle contribuera à répondre aux deux questions suivantes : (i) La masse des graines des populations de La Réunion est-elle plus importante que celle des graines de France ? (ii) La masse des graines est-elle corrélée aux taux et/ou à la vitesse de germination ?

L'étude a été initiée au cours du stage de master 1 de Thomas Connen de Kerillis et Jérémy Desplanques, d'octobre à juin 2014, sous ma direction, au Conservatoire Botanique National de Mascarin à La Réunion.

1.2. Matériel et méthode

1.2.1. Echantillonnage

Les 12 populations d'ajoncs (6 en France et 6 à La Réunion) étudiées dans le **CHAPITRE 2** ont été étudiées pour l'étude de la masse des graines. Les graines ont été conservées dans des conditions sèches à 20°C (pour des précisions sur le choix et l'échantillonnage des populations d'ajonc, cf. la partie matériel et méthode du **CHAPITRE 2**).

1.2.2. Mesures

Quatre lots de 100 graines par population ont été pesés grâce à une balance OHAUS ® Pioneeer, avec une précision de 0,0001 g. La masse moyenne des graines d'ajonc par population a été mise en relation avec les indices de germinations étudiés dans le **CHAPITRE 2** : le taux de germination à 45 jours, le temps pour atteindre 25% de germination, le temps moyen de germination. Ces trois indices ont été calculés pour les graines scarifiées et pour des températures de 5 à 30°C par pas de 5°C. Pour les graines non scarifiées, seul le taux de

germination à 45 jours a pu être calculé et les expérimentations ont été conduites seulement de 15 à 25°C.

1.2.3. Analyses statistiques

Les analyses ont été effectuées avec SAS (2005). L'effet de l'origine des graines sur la masse des graines a été testé à l'aide d'une ANOVA hiérarchisée à deux niveaux, dans laquelle les populations ont été hiérarchisées dans les régions (proc GLM). La région a été considérée comme un effet fixe et les populations comme un effet aléatoire. La significativité des effets a été déterminée avec la statistique F de type III. Les corrélations entre la masse des graines et les indices de germinations ont été réalisées avec le coefficient de corrélation de Spearman (Proc CORR).

1.3. Résultats

1.3.1. Effet de la région et de la population sur la masse des graines

La région a un effet significatif sur la masse des graines (tableau 3-1) : les graines des populations d'ajonc de La Réunion sont significativement plus lourdes que les graines des populations de France (figure 3-1). Pour la France, la masse moyenne d'une graine est de 5,75±0,49 mg et pour La Réunion de 6,56±0,48 mg.

Tableau 3-1 - Résultat de l'ANOVA testant les effets de la région et des populations (hiérarchisées dans les régions) sur la masse des graines d'ajonc d'Europe, *Ulex europaeus* (N = 48).

	ddl	F	P
Région	1	8,20	**0,017**
pop (région)	10	37,18	**< 0,001**
R^2		0,95	

N = nombre de lots, ddl: degré de liberté; R^2: proportion de variance expliquée par le modèle. Les effets significatifs (P < 0.05) sont mis en gras.

La masse des graines varie également significativement en fonction des populations. Le degré de variation inter-populations est identique au sein des deux régions. La variance de la masse des graines d'ajonc s'explique à 95% par leur région et leur population d'origine (tableau 3-1).

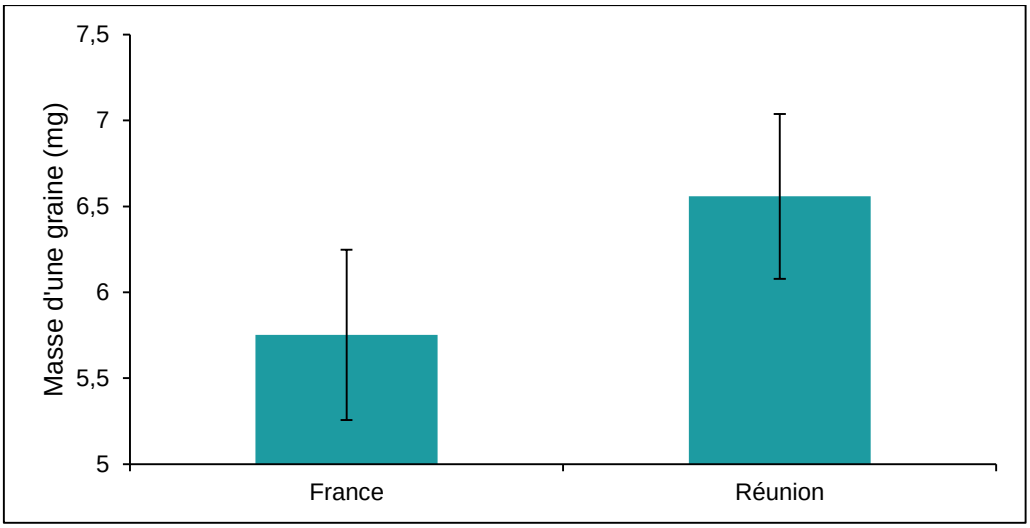

Figure 3-1 - Masse d'une graine d'ajonc d'Europe, *Ulex europaeus* (moyenne± écart-type) en France et à La Réunion

1.3.2. Corrélation entre masse des graines et indices de germination

Les corrélations entre la masse des graines et différents indices de germinations ont été effectuées à titre exploratoire afin de pouvoir être discutées au regard des travaux de Du & Huang (2008) et Gardarin *et al.* (2011) mettant en évidence des liens entre la masse des graines et le taux et la vitesse de germination pour différentes espèces invasives.

1.3.2.1. Graines scarifiées

Pour chacun des indices étudiés, le taux de germination (TG%), le temps nécessaire pour atteindre 25% de germination (Tg25%), le temps moyen de germination (TMG) et le taux de graines moisies (TM%), la corrélation avec la masse des graines est significative uniquement sous certaines températures de germination (tableau 3-2). Le taux de germination est négativement corrélé à la masse des graines aux températures les plus froides, 5 et 10°C. Aucune corrélation significative n'a été mise en évidence aux autres températures. La vitesse de germination, étudiée à travers le Tg25% est négativement corrélée à la masse des graines à 20°C : il faut moins de temps pour atteindre 25% de germination à 20°C pour les graines qui sont plus lourdes. La corrélation avec le TMG suit les mêmes tendances, même si elle n'est significative à 20°C qu'à 0.1%. Le taux de graines moisies est positivement corrélé à la masse des graines aux températures les plus froides, 5 et 10°C, aucune relation n'a été mise en évidence pour les autres températures.

Tableau 3-2 - Résultats des corrélations établies entre la masse des graines et le taux de germination ou le taux de moisissures des graines scarifiées d'ajonc d'Europe, *Ulex europaeus*.

		Masse des graines	
Indices	Température (°C)	R	P
Taux de germination (TG%)	5	**-0,607**	**0,036**
	10	**-0,620**	**0,032**
	15	-0,384	0,218
	20	-0,112	0,728
	25	0,174	0,589
	30	0,219	0,494
Vitesse de germination (Tg25%)	5	-0,196	0,541
	10	-0,481	0,113
	15	0,245	0,442
	20	**-0,639**	**0,025**
	25	-0,377	0,228
Vitesse de germination (TMG)	5	-0,130	0,688
	10	0,098	0,762
	15	0,315	0,318
	20	**-0,504**	0,094
	25	-0,066	0,837
	30	0,235	0,463
Taux de moisissures (TM%)	5	**0,736**	**0,006**
	10	**0,596**	**0,041**
	15	0,384	0,218
	20	0,429	0,164
	25	0,042	0,897
	30	-0,144	0,656

R = Coefficient de corrélation de Spearman. Les effets significatifs (P < 0,05) sont en gras.

1.2.1.1. Graines non scarifiées

La vitesse de germination n'a pas pu être calculée pour les graines non scarifiées, car pour certaines populations les taux de germination étaient nuls. De ce fait, nous avons uniquement pu établir des corrélations entre la masse des graines et les taux de germination et de moisissures. Les taux de germination des graines non scarifiées sont significativement corrélés à la masse des graines pour toutes les températures testées (15, 20 et 25°C) (tableau 3-3 et figure 3-2). En revanche, il n'y a pas de corrélation significative entre la masse des graines et le taux de moisissure.

Tableau 3-3 - Résultats des corrélations établies entre la masse des graines et le taux de germination ou le taux de moisissures des graines non scarifiées d'ajonc d'Europe, *Ulex europaeus*.

		Masse des graines	
Indices	Température (°C)	R	P
Taux de germination (TG%)	15	**0,582**	**0,047**
	20	**0,812**	**0,001**
	25	**0,735**	**0,006**
Taux de moisissures (TM%)	15	-0,044	0,893
	20	0,445	0,148
	25	0,108	0,739

R = Coefficient de corrélation de Spearman. Les effets significatifs (P < 0.05) sont en gras.

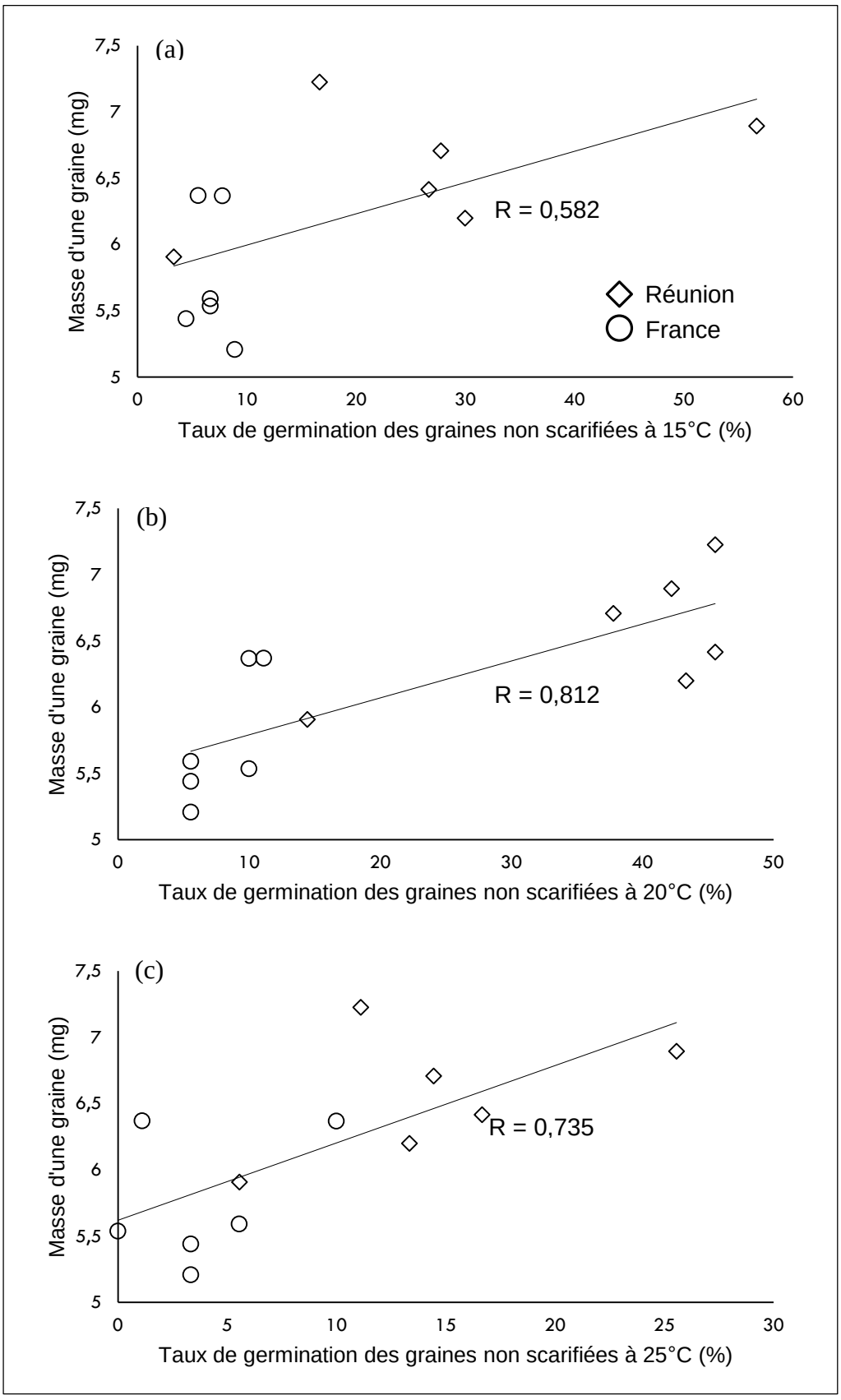

Figure 3-2 - Corrélations entre la masse des lots de 100 graines et le taux de germination des graines non scarifiées à 15°c (a), 20°c (b) et 25°C (c) de l'ajonc d'Europe, *Ulex europaeus,* pour 6 populations originaires de France et 6 populations originaires de La Réunion.

2. STRUCTURE TEGUMENTAIRE

Tout comme la masse des graines, la dormance tégumentaire (ou physique) des graines peut avoir un impact sur l'*invasiveness* des espèces dans les zones introduites. Cette dormance correspond à l'incapacité des graines à germer immédiatement après avoir quitté la plante mère pour des raisons mécaniques (Baskin & Baskin 1998). Elle peut maximiser le succès d'établissement des plantules en permettant d'étaler l'initiation de la germination dans le temps et en favorisant la dispersion dans l'espace. Elle est liée à des caractéristiques histologiques physiques et/ou chimique des téguments, limitant notamment l'entrée d'eau et d'oxygène dans la graine (Venier *et al.* 2012 ; Smykal *et al.* 2014). Dans une étude comparative sur cinq espèces néo-tropicales d'acacia, Venier *et al.* (2012) ont mis en évidence pour trois espèces une dormance physique attribuée à un tégument épais et compact, avec un parenchyme sclérifié épais et une entrée d'eau très localisée au niveau du hile ; et pour les deux autres espèces une absence de dormance et un parenchyme sclérifié beaucoup plus fin, ce qui permettait une entrée d'eau par le hile, mais également à travers toute la surface du tégument. A ce jour, à notre connaissance, une seule étude a porté sur le tégument des graines d'ajonc (Gehu-Franck 1974). Elle a fourni une description des différents types cellulaires et de leur organisation dans le tégument. Elle n'a cependant pas porté sur des comparaisons entre populations.

Notre étude a donc pour objectif de comparer l'épaisseur des téguments des graines d'ajonc entre des populations de France et de La Réunion. Elle contribuera à répondre aux deux questions suivantes : (i) Le tégument des graines de La Réunion est-il plus fin que celui des graines de France ? (ii) Existe-il une relation entre l'épaisseur des téguments et la capacité à germer sans scarification ?

Le protocole expérimental a été testé et la vérification de la faisabilité des mesures ont été vus avant mon départ à La Réunion en fin d'année 2012. Ensuite les mesures ont été effectuées à Rennes par Pascaline Séguy, en stage de Master 1 à l'UMR ECOBIO de mai à juin 2014 sous la direction d'A. Atlan et M. Tarayre et avec l'encadrement technique de MM. Gueguen du laboratoire IRSET (Institut de Recherche en Santé Environnement et Travail - Rennes).

3.1. Matériel et méthode

3.1.1. Echantillonnage des populations

Parmi les 12 populations d'ajonc étudiées dans le **CHAPITRE 2,** cinq populations ont pu être étudiées pour l'analyse de la structure tégumentaire des graines dans le temps imparti et compte tenu des difficultés rencontrées pour mettre en place le protocole nécessitant l'utilisation d'un microtome. Ces cinq populations ont été choisies en fonction de deux critères : leur origine géographique et leur taux de germination des graines non scarifiées. Ce choix s'est arrêté sur deux populations françaises, FCC et FGO et trois populations réunionnaises, RCF, RPE et RPP.

Aux vues des résultats du **CHAPITRE 2**, nous avons regroupé sous le type 1 les populations FCC, FGO et RPP qui ne germent pas sans scarification et qui moisissent rarement et sous le type 2 les populations RCF et RPE capables de germer sans scarification et qui moisissent facilement (figure 3-3). Notre hypothèse est que les graines des populations du type 1 ont un tégument plus épais que les graines des populations du type 2.

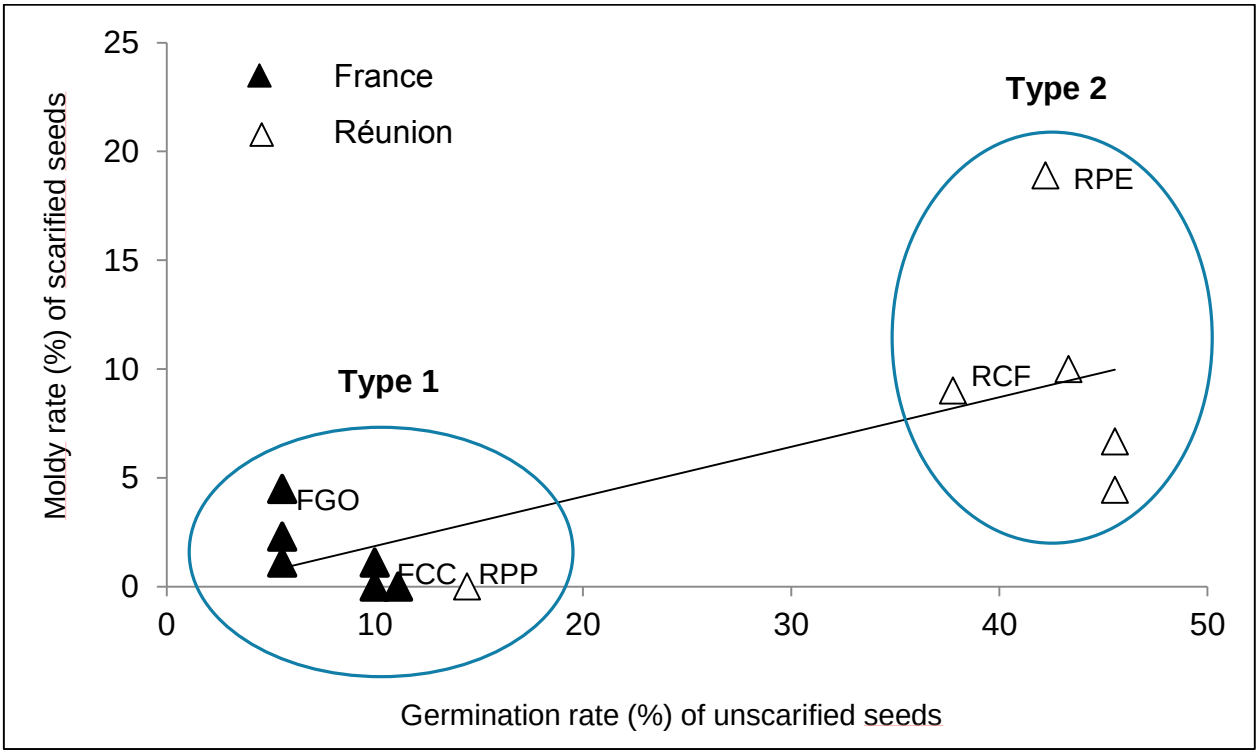

Figure 3-3 - (modifiées à partir de la Figure 3-5 du **CHAPITRE 2**) : Relation entre le taux de germination des graines non scarifiées et taux de moisissures des graines scarifiées d'*Ulex europaeus* après 45 jours à 20°C.

3.1.2. Protocole expérimental

Afin d'étudier la structure tégumentaire des graines d'ajonc, il est nécessaire d'obtenir des coupes ultrafines, permettant de distinguer les différentes assises cellulaires et de réaliser des mesures précises au microscope photonique. Ces coupes ont été effectuées au microtome au sein d'un cryostat sur des graines congelées ; les graines doivent auparavant être imbibées d'un cryoconservateur protégeant et préservant les tissus.

1.3.2.2. Préparation des graines

Les graines ont été scarifiées afin de les rendre perméables aux produits nécessaires à la coupe au cryostat. La technique de scarification sélectionnée a été un passage dans l'eau bouillante, suivi d'une immersion dans l'eau glacée (4°C). Cette technique de scarification permettait de préserver l'intégrité du tégument sur toute la graine, contrairement à la scarification au scalpel. Deux protocoles successifs ont été réalisés. Le premier n'ayant pas permis d'obtenir un taux de succès des coupes satisfaisant, nous avons essayé d'augmenter la pénétration des produits par une scarification plus importante dans un deuxième protocole.

- Le protocole "A" a consisté en un trempage successif de 50 secondes dans de l'eau portée à ébullition puis dans de l'eau glacée (4°C).
- Le protocole "B" a consisté en un trempage de 2 fois 50 secondes dans de l'eau portée à ébullition puis 50 secondes dans de l'eau glacée, complété par une scarification manuelle au niveau de l'élaoisome.

Suite à la scarification, les graines ont été trempées pendant environ 18h dans un fixateur (PAF 4%) puis ont été lavées deux fois 10 minutes dans un tampon (PBS 1X). Elles ont ensuite été mises à tremper pendant environ 18h dans un cryoprotecteur (solution de sucrose à 30%).

1.3.2.3. Coupes

Les graines incrustées dans un tissu d'inclusion (Tissu teck : Neg 50) ont été coupées au cryostat (Microm HM 560), avec une épaisseur de 14 µm.

Suite au protocole "A" de scarification, le taux de succès des coupes, en particulier pour les graines des populations du type 1, était très faible, vraisemblablement en raison d'une mauvaise pénétration du sucrose. Les coupes étaient difficiles à réaliser, souvent coupées en biais et

incomplète, empêchant toute mesure précise de l'épaisseur du tégument. Malgré ces difficultés, 29 graines ont pu être étudiées grâce à ce protocole.

Suite au protocole "B", le taux de succès des coupes a été légèrement supérieur, mais toujours difficile pour les graines de type 1 ; 16 graines ont pu être étudiées grâce à ce protocole. Ainsi, au total, des coupes de bonne qualité ont été obtenues pour 45 graines (tableau 3-3).

Tableau 3-3 - Nombre de graines d'*Ulex europaeus* étudié pour l'analyse de l'épaisseur tégumentaire en fonction des types, des régions et des populations.

Type	Type 1			Type 2	
Région	France		Réunion		
Population	FCC	FGO	RPP	RCF	RPE
Nbre de graines	5	10	8	11	11

1.3.2.4. Mesures

Les mesures ont été effectuées à partir de photographies prises par une caméra reliée au microscope (Olympus BX50). Le logiciel PegasePro^{TM} (version 3.0) a été utilisé afin d'estimer l'épaisseur des différentes couches constituant le tégument et sa largeur totale. Pour chaque graine trois mesures ont été effectuées pour chaque tissu.

3.1.3. Analyse statistique

Les analyses ont été effectuées avec SAS (2005). L'effet de l'origine des graines sur la masse des graines a été testé à l'aide d'ANOVA hiérarchisées à trois niveaux (proc GLM). Dans la première, les graines ont été hiérarchisées dans les populations et les populations dans les régions ; dans la seconde, les graines dans les populations et les populations dans les types (les graines ont été collectées par population, l'effet individu n'a pas été testé). La région et le type ont été considérés comme des effets fixes et les populations et les graines comme un effet aléatoire La significativité des effets a été déterminée avec la statistique F de type III. Les comparaisons par paire ont été réalisées avec un test de Duncan.

3.2. Résultats

3.2.1. Taux de succès des coupes

Le taux de succès des coupes a uniquement été étudié suite à l'application du protocole "A". Le taux de succès des coupes a été de 45% toutes populations confondues, il est de 34% pour les populations du type 1 (FCC, FGO et RPP) et de 64% pour les populations de type 2 (RPE,

RCF). Un test de khi2 a révélé que la différence de taux de succès entre ces deux types était significative ($X^2_{(1, 66)} = 6,51$; $p < 0,025$), ce qui suggère qu'il est plus difficile d'obtenir des coupes de bonne qualité sur les graines qui ne germent pas sans scarification et qui moisissent peu.

3.2.2. Description anatomique du tégument d'ajonc

Le tégument des graines d'ajonc est composé de trois couches de tissus différents et atteint une épaisseur moyenne de 79.41±1.91 µm (moyenne ± ET) (figure 3-4). Du plus externe au plus interne se trouve :

- Une couche de cellules palissadiques (ou cellules de Malpighi). Les cellules sont allongées, ont des parois épaisses et sont compactées entre elles. Elles sont recouvertes sur la face externe d'un très mince revêtement cuticulaire qui n'a pu être distingué. L'ensemble correspond au tissu le plus épais avec une moyenne de 56.81±6.44 µm.
- Une couche de cellules dites « en sablier » ou « en osselet » présentant de larges espaces intercellulaires de taille variable. Ce tissu a une épaisseur moyenne de 14.78±5.12 µm.
- Un tissu parenchymateux lacuneux constitué de cellules fuselées plus ou moins imbriquées ne permettant pas de définir le nombre d'assises cellulaires le composant. Il correspond au tissu le plus fin, avec une largeur moyenne de 7.19±1.91 µm.

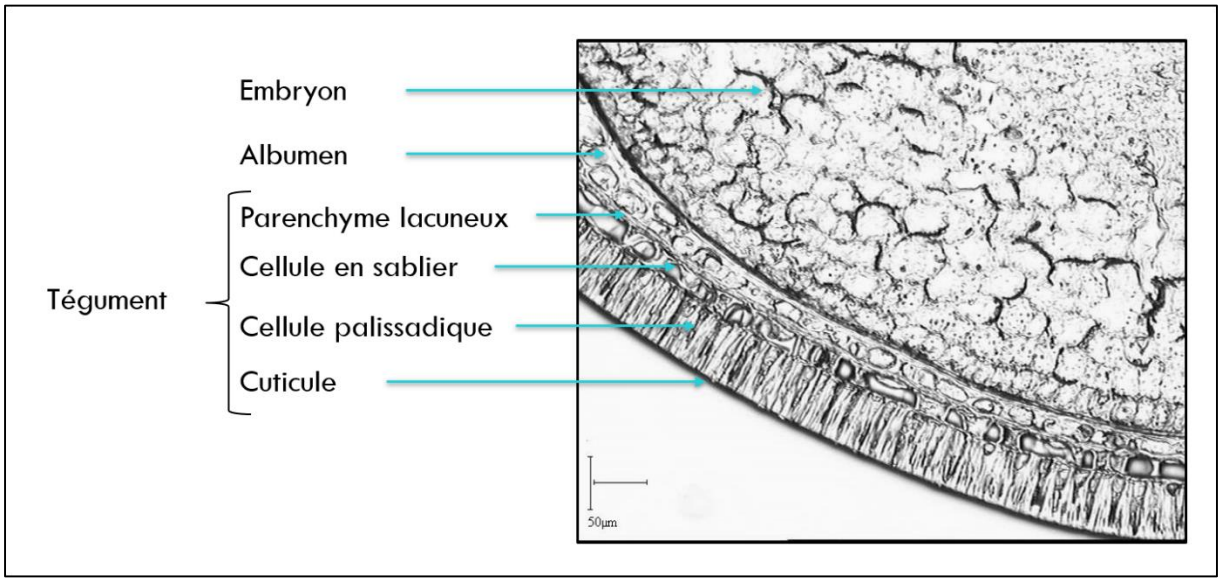

Figure 3-4 - Coupe transversale de graine d'ajonc (population RCF) observée au microscope photonique. (P. Séguy, 2014).

3.2.3. Effet de l'origine sur la structure tégumentaire

L'effet de la région et l'effet du type n'ont été significatifs ni sur l'épaisseur totale du tégument, ni sur les épaisseurs de chacune des couches tissulaires (tableau 3-4).

Tableau 3-4 - Résultat de l'ANOVA testant les effets hiérarchisés a) de la région, de la population et de la graine et b) du type, de la population et de la graine sur l'épaisseur des différents tissus tégumentaires des graines d'ajonc d'Europe, *Ulex europaeus* (N = 45).

a)		Parenchyme lacuneux		Cellules en sablier		Cellules palissadiques		Totale	
	ddl	F	P	F	P	F	P	F	P
Région	1	1,15	0,343	0,62	0,474	1,71	0,261	3,68	0,128
pop (région)	4	14,63	**$<10^{-3}$**	2,30	0,075	1,11	0,365	1,34	0,271
graine (pop (région))	40	1,36	0,113	5,12	**$<10^{-3}$**	7,07	**$<10^{-3}$**	5,12	**$<10^{-3}$**
R^2		0,60		0,74		0,78		0,73	

b)		Parenchyme lacuneux		Cellules en sablier		Cellules palissadiques		Totale	
	ddl	F	P	F	P	F	P	F	P
type	1	1.58	0.277	1.24	0.328	0.09	0.777	1.80	0.251
pop (type)	4	13.75	**$<10^{-3}$**	2.07	0.103	1.55	0.205	1.77	0.154
graine (pop (type))	40	1.36	0.113	5.12	**$<10^{-3}$**	7.07	**$<10^{-3}$**	5.12	**$<10^{-3}$**
R^2		0.60		0.74		0.78		0.73	

N = nombre de graines, ddl: degré de liberté; R^2: proportion de variance expliquée par le modèle. Les effets significatifs (P < 0.05) sont mis en gras.

La population a un effet significatif sur le tégument interne, c'est-à-dire sur le tissu parenchymateux. Pour l'épaisseur des autres tissus, ainsi que pour l'épaisseur totale du tégument, la variabilité inter-populations a également été observée (figure 3-5). Le niveau graine a un effet significatif sur la couche de cellule en sablier et sur la couche de cellules palissadiques et sur l'épaisseur totale du tégument (tableau 3-4).

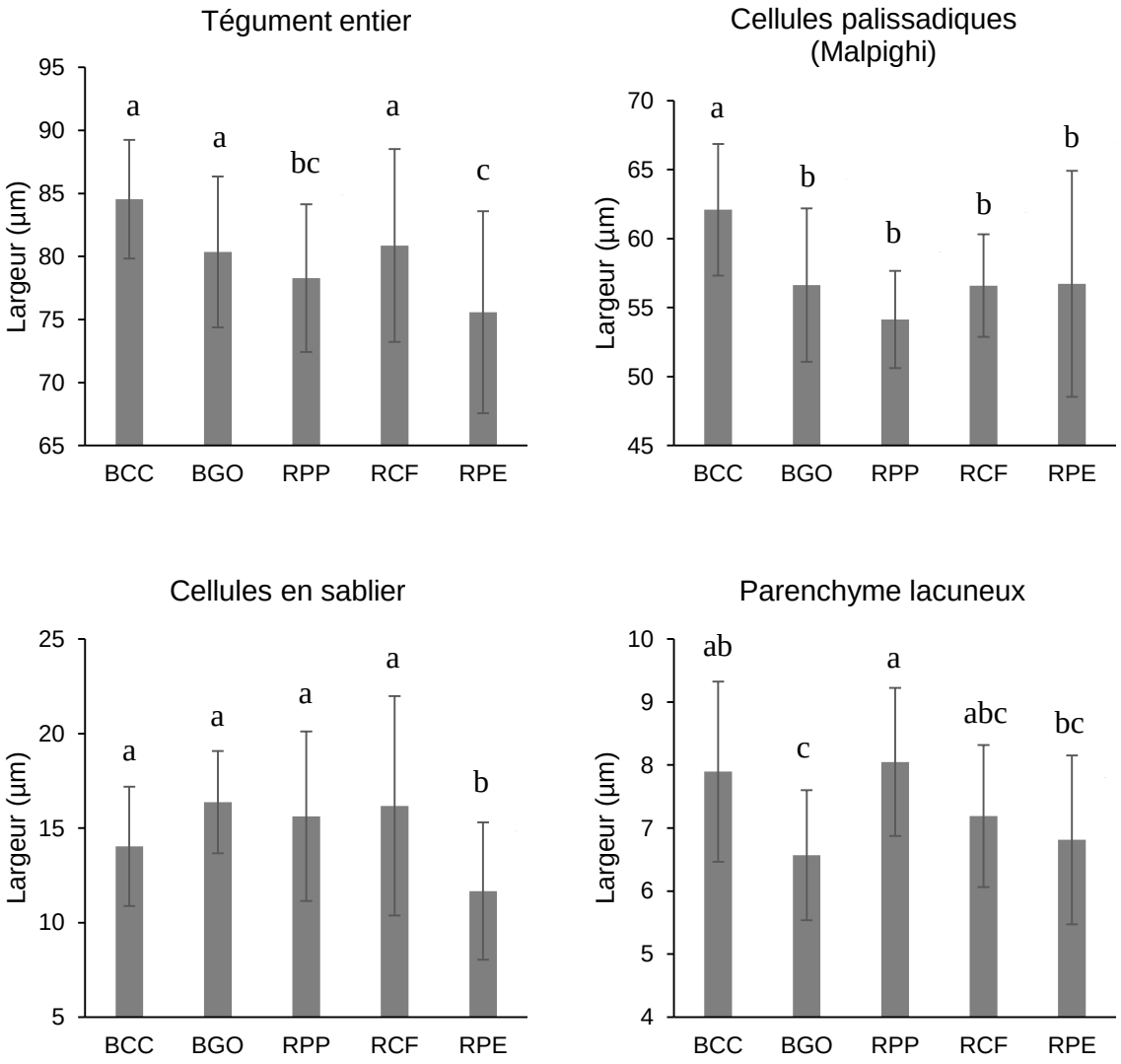

Figure 3-5 - Largeur totale du tégument et largeur des différents tissus en fonction des populations (moyenne ± écart-type). Les lettres indiquent les résultats du test de Duncan (p = 0,05)

3.3. Discussion

Ces deux analyses complémentaires ont permis de mettre en évidence d'autres caractéristiques des graines d'ajonc variables au sein et entre la France et La Réunion, ce qui permet d'étayer la stratégie de colonisation de l'ajonc dans la zone introduite. La masse des graines d'ajonc est plus importante à La Réunion qu'en France et pourrait être liée à la plus grande capacité des graines à germer sans scarification pour les populations réunionnaises. Les épaisseurs des différents tissus tégumentaires ne sont pas différentes en fonction des régions et ne semblent pas liées aux différences de taux de germination des graines non scarifiées. En revanche, l'existence de différences significatives entre populations montre que ce caractère a

probablement une variabilité d'origine génétique et peut donc être soumis à sélection. De plus, l'étude du taux de succès des coupes en fonction des taux de germination des graines non scarifiées suggère de façon indirecte une différence dans la structure ou la composition des parois cellulaires des tissus tégumentaires, les rendant plus ou moins perméables.

Les masses des graines d'ajonc de La Réunion sont significativement supérieures à celles de France et n'appartiennent pas à la même catégorie selon la classification de Gutiérrez *et al.* (1996) dédiée à cette espèce : les graines d'ajonc de France ont une masse dite moyenne, comprise entre 5 et 6 mg et celle de La Réunion, une masse dite élevée, supérieure à 6 mg. Ces résultats sont concordants avec ceux obtenus en jardin expérimental par Atlan *et al.* (2015) montrant une masse des graines plus importante dans les zones envahies (Réunion et Nouvelle-Zélande) par rapport à la zone d'origine (France et Ecosse). Puisqu'une différence de masse de graines a été observée en jardin expérimental, les adaptations observées sont, pour toute ou partie, d'origine génétique. Toutefois, nos résultats sont contradictoires avec ceux de Buckley *et al.* (2003) réalisés à partir de graines d'ajonc en provenance de 15 sites répartis dans 4 régions envahies (Nouvelle-Zélande, USA, Chili, Sri Lanka) et 4 sites en zone native (en Angleterre et en Ecosse) : ils n'ont mis en évidence aucune différences de masse entre les régions, ni entre zones d'origine et envahies ; même s'ils ont mis en évidence une variabilité intra et inter-sites. L'adaptation de ce trait n'est donc pas systématique dans les zones introduites. Elle dépend très probablement de l'histoire de l'introduction de l'ajonc dans les différentes régions (ex : introduction massive ou réduite, multi-origine ou non, effet de fondation) et des différents facteurs de sélection à l'œuvre dans les zones introduites, ce qui expliquerait aussi la forte significativité de l'effet population. En effet, outre les différences de conditions abiotiques entre les différentes régions envahies qui peuvent jouer un rôle majeur dans la modification des masses de graines (Wulff 1986 ; Easton & Kleindorfer 2009), dans au moins trois des quatre régions envahies étudiées par Buckley *et al.* (2003) des programmes de lutte biologiques avec plusieurs prédateurs spécifiques de graines d'ajonc ont été effectués (Hill *et al.* 2008), ce qui n'est pas le cas à La Réunion. Les ajoncs de La Réunion que nous étudions ici sont très particuliers, puisqu'ils ont subi une perte totale d'ennemis naturels sur près de 200 ans, ce qui a pu concourir à une évolution de la masse des graines sous l'hypothèse EICA (Blossey & Notzold 1995).

Des relations significatives entre la masse des graines et les patrons de germination (taux et vitesse) ont été mis en évidence uniquement sous certaines conditions. Dans le cas des graines

scarifiées, la masse est négativement corrélée aux taux de germination aux températures froides, mais est positivement corrélée à la vitesse de germination à 20°C. Ces résultats viennent compléter ceux de Gutiérrez *et al.* (1996) qui après 30 jours de suivi à 20°C n'avaient pas mis en évidence d'effet de la masse de la graine sur la probabilité de germination. En revanche, dans le cas des graines non scarifiées, la masse des graines semble positivement corrélée aux taux de germination à toutes les températures testées (15, 20 et 25°C). Cette relation pourrait s'expliquer soit par le fait que l'embryon dispose de plus de ressources lui permettant de percer le tégument (Gardarin *et al.* 2011) soit par l'augmentation de la zone de contact avec l'eau en raison de la corrélation probable surface-masse. Elle pourrait aussi être due à la corrélation de ces deux facteurs avec une troisième variable non étudiée ici. En outre, la masse des graines d'ajonc est positivement corrélée à la masse des plantules de 30 jours (Gutiérrez *et al.* 1996) et Hornoy *et al.* (2011) ont mis en évidence une différence de taille des plantules d'un an entre zones natives et zones introduites. Une masse des graines pourrait donc participer chez l'ajonc à la préemption rapide des sites envahis. Chez le *Cistus ladanifer*, les graines plus lourdes sont favorisées après le passage d'un feu (Delgado *et al.* 2001), l'ajonc étant une espèce pyrophile, il serait intéressant de voir si à La Réunion, la masse plus importante favorise aussi la germination, après le passage, plutôt fréquent, des incendies.

Concernant l'étude tégumentaire, les trois types de cellules mis en évidence dans notre étude sont identiques à ceux mis en évidence par Gehu-Franck (1974) : une couche de cellules palissadiques recouverte d'une très mince cuticule, une couche de cellules en osselets et un parenchyme lacuneux. Cette structure est classique pour les téguments de graines de fabacées. Une variabilité de l'épaisseur du parenchyme lacuneux en fonction des populations a été mise en évidence, mais sans dégager de tendances ni en fonction des régions, ni en fonction des taux de germination ou de moisissures. Aucune variabilité d'épaisseur n'a été mise en évidence au niveau de la couche de cellules palissadiques (cellules de Malpighi) considérée comme une couche particulièrement responsable de l'imperméabilité (Werker 1981 ; Venier *et al.* 2012 ; Smykal *et al.* 2014). Il apparaît donc que l'épaisseur des téguments n'est pas un facteur explicatif de la différence des taux de germination des graines non scarifiées entre les deux régions, même si c'est un trait qui varie entre les populations. En revanche, de façon exploratoire, à travers l'analyse du succès des micro-coupes de graines, nos résultats suggèrent une différence dans la structure et/ou la composition des parois cellulaires des téguments les rendant plus ou moins perméables. Une dureté plus importante du tégument pourrait être due à la modification des teneurs des composés phénoliques (subérine) de la paroi secondaire des

cellules palissadiques, à la teneur en eau du tégument, ou à une modification de la structure de la cuticule (teneur en cutine) (Thiery 1982 ; Egley 1989 ; Nawrath 2002 ; Smykal *et al.* 2014). De plus, plusieurs auteurs ont montré que la dureté du tégument avait un impact significatif sur la fréquence de pénétration des larves parasites en agissant comme une barrière (Thiery 1982 et Thiéry *et al.* 1994 sur *Phaseolus vulgaris* ; Boughdad 1986 sur *Vicia faba*). Chez l'ajonc, ce tégument pourrait aussi avoir ce rôle puisque les gousses sont parasitées jusqu'à 90% par des prédateurs spécifiques dans la zone d'origine, l'ayant d'ailleurs conduit à développer des stratégies d'évitement (échappement et défense) (Tarayre *et al.* 2007 ; Hornoy 2012 ; Hornoy *et al.* 2012). A La Réunion, ces parasites spécifiques ne sont pas présents et aucun autre parasite ne s'attaque aux graines d'ajonc. L'ajonc à La Réunion aurait pu évoluer vers une perte des défenses en réduisant la dureté des téguments.

Des études seraient à poursuivre pour établir l'existence ou non d'une différence de dureté du tégument entre les graines d'ajonc de zones natives et de zones introduites et en définir l'origine. La mise en évidence d'une couche cireuse hydrophobe sur la cuticule des graines d'ajonc par Gehu-Franck (1974) invite à étudier la variation de ce trait. Les travaux conduits sur d'autres espèces poussent également à étudier la variation mécanique ou physiologique au niveau des points d'entrée d'eau (hile, strophiole) (Egley 1989 ; Karaki *et al.* 2012 ; Smykal *et al.* 2014).

En conclusion, les graines d'ajonc de La Réunion ont une masse plus importante, avec un tégument nécessitant moins de scarification, aussi épais mais possiblement moins dur qu'en France, ce qui leur permet de germer plus vite une fois disséminées et favorise la croissance initiale des plantules. Dans la continuité des études précédentes, ces résultats préliminaires semblent confirmer le potentiel adaptatif de l'ajonc dans les zones introduites sur des traits pouvant favoriser son expansion rapide dans le milieu. Des études complémentaires permettraient d'affiner la compréhension des stratégies de germination de l'ajonc dans les zones envahies, où les forces de sélection sont différentes de la zone native, en particulier dues à l'absence de prédateurs.

CHAPITRE 4

Augmentation de la taille de la banque de graines d'ajonc dans les zones envahies par rapport à la zone d'origine.

Ce chapitre est un court extrait du manuscrit « *What can explain the large seed bank size of the invasive shrub Ulex europaeus in invaded regions ?* » par Bakker M.R., Udo N., Atlan A., Gire C., Gonzalez M., Graham D., Leckie A., Milin S., Niollet S., Xue J., Delerue F.

Le manuscrit de l'article soumis est disponible en **ANNEXE 2.**

1. INTRODUCTION

Une large banque de graines dans le sol peut jouer un rôle majeur dans le potentiel d'expansion géographique d'une espèce introduite en conduisant à de plus grandes capacités de dispersion dans le temps et dans l'espace. Afin de mettre en exergue le rôle de ce trait, deux types d'étude peuvent être conduites : certaines comparent des espèces apparentées invasives et non invasives dans une même région, et d'autres comparent des populations d'une même espèce entre zone d'origine et zone envahie. Suivant ce dernier dispositif, Mason *et al.* (2008), à travers une méta-analyse conduite sur 12 espèces, ont mis en évidence une tendance à une plus grande production de graines dans les régions envahies par rapport aux régions d'origine, mais les résultats ne sont pas significatifs. Dans le cas du genêt de Montpellier, *Genista monspessulana,* Herrera *et al.* (2011) ont en revanche clairement reporté une plus grande densité de graines dans le sol dans les régions envahies (Californie, USA) par rapport à la région d'origine (Bassin Méditerranéen, France). Cette augmentation de la banque de graines est corrélée à une plus grande hauteur des individus, une densité plus importante des tiges et un âge plus ancien des peuplements ; elle n'est pas en revanche pas liée à une plus grande production de graines par plante.

A partir de la littérature sur ces questions, quatre grandes hypothèses peuvent expliquer les différences de taille de banque de graines observée entre régions : (i) une production nette de

graines plus importante pouvant être due à des individus plus grands, une plus grande quantité de graines produites par unité de biomasse ou une plus grande allocation de ressources à la reproduction, (ii) une plus faible prédation des graines, (iii) une plus grande capacité à accumuler des graines dans le sol (par exemple par une meilleure résistance des graines), (iv) une capacité de dispersion différente.

Dans le cas de l'ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*), Gonzalez *et al.* (2010) ont révélé que la taille de la banque de graines dans un zone d'origine, en France (dans Les Landes), est systématiquement inférieure à celles mises en évidence dans de précédentes études en régions envahies (Moss 1959 ; Ivens 1978 ; Zabkiewicz & Gaskin 1978 ; Rees & Hill 2001). Il apparait par ailleurs que la taille des individus (hauteur, diamètre) en Nouvelle-Zélande, tout comme l'âge atteint par certains individus sont bien supérieurs à ce qui a pu être relevé dans la zone d'origine, ce qui peut soutenir l'hypothèse d'une production nette de graines plus importante en raison d'une plus grande biomasse, et d'une accumulation de graines dans le sol sur de plus longues durées (Moss 1959 ; Lee *et al.* 1986 ; Delerue 2013). L'absence des prédateurs spécifiques des graines *Exapion ulicis* et *Cydia succedana* ou leur activité moindre en régions envahies peut quant à elle soutenir l'hypothèse d'un plus faible taux de mortalité des graines produites.

Le premier objectif de cette étude a été de comparer entre des populations de la région d'origine et des populations de régions envahies (avec et sans prédateurs de graines) la taille de la banque de graines ainsi que la structure des peuplements (hauteur, nombre de tiges, surface basale, biomasse), la prédation pré-dispersion des graines et la viabilité des graines. Dans un second temps, la relation entre la taille de la banque de graines et la surface basale des peuplements a été étudiée (les résultats correspondants ne sont pas présentés dans ce chapitre mais peuvent être retrouvés en **ANNEXE 2)**.

2. MATERIEL ET METHODE

2.1. Choix des sites

Six sites ont été sélectionnés dans chacune des trois régions, France, Nouvelle-Zélande et La Réunion (tableau 4-1). La sélection des sites a été réalisée afin de s'assurer d'une certaine homogénéité entre l'âge des peuplements et les conditions topographiques (grands individus,

peuplement dense, pente inférieure à 5%, rupture franche entre une zone avec et une zone sans ajoncs).

Tableau 4-1 – Caractéristiques principales des peuplements d'ajonc d'Europe, *Ulex europaeus* en France, Nouvelle-Zélande et Réunion pour l'étude de la structure des peuplements et de la banque de graines.

Population (symbole)	Latitude	Longitude	Altitude (m)	Milieu†
France				
St Michel de Rieufret (FR1)	44.37°N	0.27°W	60	Forêt (bordure)
Salles - La Caplanne (FR2)	44.33°N	0.56°W	23	Forêt ouvert
St Pée sur Nivelle (FR3)	43.22°N	1.32°W	100	Bord de champs
Ascain (FR4)	43.20°N	1.35°W	219	Bord de champs
Monterfil (FR5)	48.03°N	2.00°W	90	Friche / lande
Paimpont (FR6)	47.59°N	2.13°W	157	Landes
Réunion				
Maido (LR1)	21.06°S	55.37°E	1836	Bord de route
Champs de Foire (LR2)	21.20°S	55.58°E	1640	Friche
Sicalait (LR3)	21.22°S	55.58°E	1618	Pâturage
Piton de l'eau (LR4)	21.18 °S	55.69 °E	1988	Pâturage
Montvert (LR5)	21.28°S	55.60°E	1579	Bord de chemin
Calistemon (LR6)	21.28°S	55.58°E	1330	Pâturage
New Zealand				
Matata (NZ1)	37.89°S	176.73°E	260	Pâturage
Mamuka (NZ2)	38.05°S	176.06°E	560	Pâturage
Pines beach_poplar (NZ3)	43.21°S	172.41°E	5	Pâturage
Pines beach_inside (NZ4)	43.21°S	172.41°E	5	Pâturage
Torless farm_S (NZ5)	43.17°S	171.54°E	519	Pâturage
Torless farm_N (NZ6)	43.17°S	171.54°E	550	Pâturage

† Usage du sol au moment de l'étude mais dans la plupart des cas inchangé au cours des dernières décennies (autant que nous ayons pu remonter l'histoire de ces usages)

2.2. Protocole de collecte

Sur chacun des sites, une zone de 18m² a été délimitée pour réaliser l'étude de la structure du peuplement (figure 4-1). Dans chacun des mètres carrés, toutes les tiges d'ajonc ont été inventoriées et classées en fonction de trois classes définies par Delerue *et al.* (2015) : plantules (hauteur inférieures à 12 cm), prématures (hauteur comprise entre 12 et 40 cm) et les adultes (hauteur supérieure à 40 cm). Tous les individus de chaque classe m² ont été comptés dans chaque m². Pour chaque individu adulte, le nombre de tiges a été dénombré, la hauteur de chaque tige a été mesurée de même que le diamètre à 10 cm au-dessus du sol (moyenne de deux mesures perpendiculaires). La mesure du diamètre permet d'estimer la surface basale.

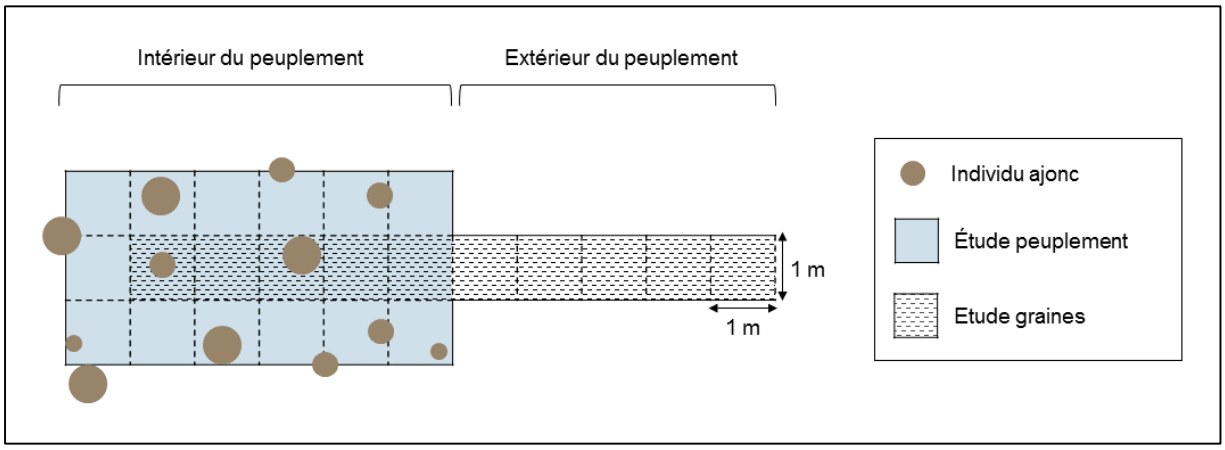

Figure 4-1 – Dispositif de terrain au sein et à l'extérieur des peuplements d'ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*)

La banque de graines a été étudiée le long d'un transect de 10 m: 5 m² au sein du peuplement d'ajonc, et 5 m² à l'extérieur du peuplement (figure 4-1). Dans chacun des mètres carrés, 30 prélèvements de sol ont été effectués grâce à un emporte-pièce (hauteur 5 cm, diamètre 2,1 cm, Niollet *et al.* 2014). Les 30 échantillons par m² ont été regroupés dans un sac plastique et conditionnés à des températures basses (1 à 4°C). Pour chaque population, le nombre de graines par gousse a été estimé sur 30 gousses non parasitées.

2.3. Mesures

Pour rendre compte de la structure des peuplements, les indicateurs retenus sont le nombre de tiges par m², la moyenne des hauteurs maximales de chaque individu (cm), la surface basale (mm²) par m², la taille de la banque de graines (nombre de graines) par m².Une estimation de la biomasse aérienne végétale a été calculée avec la formule établie pour l'ajonc par Delerue *et al.* (2013) :

$$BA\ (g) = 0{,}639 \times D10\ \hat{}\ 2{,}117$$

Avec *BA* pour biomasse totale et *D10* pour diamètre du tronc en mm à 10 cm du sol.

Pour rendre compte de la taille de la banque de graines, toutes les graines d'ajonc présentes dans les sacs ont été considérées, qu'elles aient germé ou non. L'indicateur est le nombre de graines par mètre carré sur 5 cm de profondeur. Il est obtenu en multipliant le nombre de graines trouvé dans l'échantillonnage réalisé par les 30 prélèvements avec tarière (soit une surface de 30 x 2,1mm²) par la valeur nécessaire pour arriver à une surface d'1m² (soit 158,73). Dans les cas où aucune graine n'a été trouvé dans ces 30 prélèvements, nous assumons qu'il est très

improbable qu'il n'y ait réellement aucune graine sous les peuplements d'ajonc sur une surface de 1 m². Ainsi, dans les quelques rares m² des populations d'ajonc de France où le prélèvement ne contenait aucune graine, nous avons choisi d'attribuer la plus petite densité de graines rencontrée dans des conditions similaires dans d'autres populations de France (66 graines par m², Gonzalez *et al.* 2010).

2.4. Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été effectuées avec SAS 9.4. Les comparaisons des différentes variables mesurées et calculées entre régions ont été testées avec un test non-paramétrique de Kruskal-Wallis. Les comparaisons par paire ont été réalisées avec un test de Duncan.

3. RESULTAT ET DISCUSSION

La densité moyenne du nombre de tiges par mètre carré n'est pas différente entre la France (3,7±1,14 tiges/m²) et la Nouvelle-Zélande (4,0±2,32 tiges/m²) (figure 4-2a). Elle est en moyenne beaucoup plus élevée à La Réunion (10,9±6,5 tiges par m²), même si la différence avec les autres régions n'est pas significative, probablement en raison de la faible puissance statistique de notre analyse (n=6 populations par région).

La hauteur moyenne des individus adultes est également similaire entre la France (205±49 cm) et la Nouvelle-Zélande (252±29 cm) (figure 4-2b). Elle est en revanche significativement plus faible à La Réunion, où les individus atteignent en moyenne 152±29 cm. Ces résultats confirment ceux de Hornoy (2012) qui n'a pas mis en évidence de différence significative sur la hauteur des plantes adultes d'ajonc entre zones d'origine et zones envahies. La plus petite taille des plantes de La Réunion peut s'expliquer par leur présence à des altitudes beaucoup plus élevées que dans les deux autres régions et par la corrélation fréquente trouvée entre altitude et hauteur de la végétation. Les hauteurs maximales des individus de chaque région sont 374, 392 et 341 cm respectivement pour la France, la Nouvelle-Zélande et La Réunion.

La surface basale n'est pas significativement différente entre La France (2164±677 $mm^2\ m^{-2}$) et La Réunion (2535±1542 $mm^2\ m^{-2}$) mais est près de deux fois supérieure en Nouvelle-Zélande (4542±1389 $mm^2\ m^{-2}$) (figure 4-3c). Les différences sont tout autant significatives pour la biomasse, calculée à partir de la surface basale. La Nouvelle-Zélande produit donc des plantes plus massives que celle des deux autres régions.

Le nombre de graines par gousse n'est pas significativement différent en fonction des régions (4,1±0,3 en France ; 3,6±0,8 en Nouvelle-Zélande ; 3,8±0,5 à La Réunion). Il est cependant difficile d'en déduire que l'ajonc d'Europe est aussi fécond entre la zone d'origine et la zone native car le nombre total de gousses par individu n'a pas été mesuré.

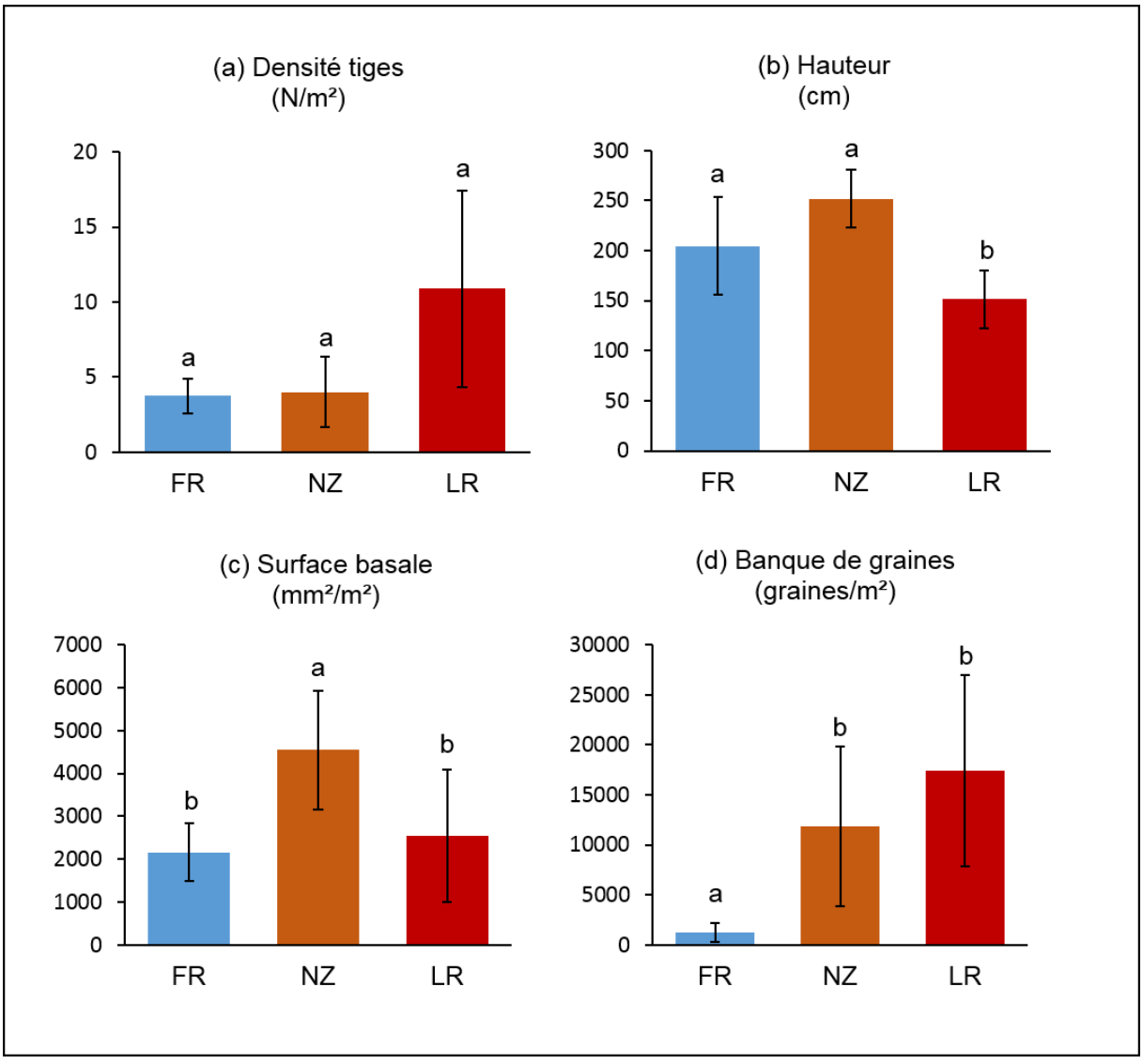

Figure 4-2 – Caractéristiques principales des peuplements et de la taille de la banque de graines d'ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*) en France (FR), Nouvelle-Zélande (NZ) et Réunion (LR). Les valeurs sont les moyennes ± écart-type des six populations par région. Les lettres indiquent les différences significatives entre région pour P<0,05.

La densité de graines dans le sol est significativement beaucoup plus élevée pour les deux régions envahies (respectivement 11870±7953 et 17404±9549 graines/m² pour la Nouvelle-Zélande et La Réunion) par rapport à la zone d'origine (1253±901 graines/m²). En d'autres

termes, le nombre de graines dans le sol est respectivement 13,9 fois plus élevé à La Réunion qu'en France et 9,5 fois plus élevé en Nouvelle-Zélande qu'en France (figure 4-2d). Les valeurs de densité de la banque de graines relevées sont cohérentes avec la gamme de valeurs reportées dans de précédentes études, à la fois dans les zones envahies i.e. 200–37000 graines/m² (Moss 1959 ; Ivens 1978 ; Zabkiewicz & Gaskin 1978 ; Rees & Hill 2001) et pour la zones d'origine, i.e. 503–1312 graines/m² (Puentes *et al.* 1988 ; Mitchell *et al.* 1998 ; Gonzalez *et al.* 2010). De façon similaire à notre étude, Herrera *et al.* (2011) ont observé que la taille de la banque de graines de *Genista monspessulana* est 15 fois supérieure dans la région envahie par rapport à la zone d'origine. Dans leur étude, la densité des graines dans le sol est corrélée à une plus grande hauteur des adultes, une plus grande densité des tiges et des diamètres de tige supérieurs. Dans le cas de l'ajonc, seules les populations de Nouvelle-Zélande ont une biomasse plus importante que dans la zone native, ce qui suggère que ce trait ne permet pas d'expliquer entièrement les différences de densité de banque de graines. En revanche, la densité de la banque de graines semble corrélée aux taux de prédations de graines moyens rencontrés dans les trois régions. Le taux de prédation est en effet de l'ordre de 60-80% en France, 35% en Nouvelle-Zélande et nul à La Réunion (Hill *et al.* 1991, 1996, 2001 ; Atlan *et al.* 2010 ; Delerue *et al.* 2014). La productivité totale de chaque plante n'a pas été mesurée, mais elle peut également entrer en ligne de compte. Notons enfin que la présence des graines dans le sol résulte à la fois de la production de graines et de leur persistance, et que ce deuxième trait peut également varier entre les régions.

En conclusion, les populations d'ajonc des zones envahies étudiées, la Nouvelle-Zélande et La Réunion, possèdent des banques de graines de densité bien plus élevées que dans la zone native étudiée, la France métropolitaine. Aucun paramètre mesuré sur la structure des peuplements (densité des tiges, hauteur, biomasse) n'est apparu significativement différent entre zones native et envahies, même si ces traits varient entre régions et entre populations. Ainsi, même si des analyses statistiques complémentaires sont nécessaires pour conclure, ces éléments ne semblent pas soutenir l'hypothèse d'une production nette de graines plus importante due à des individus plus grands ou plus nombreux. A l'inverse, l'absence totale (à La Réunion) ou la moindre efficacité (en Nouvelle-Zélande) des prédateurs de graines contribue plus probablement à expliquer cette forte présence de graines dans le sol. D'autres hypothèses ne peuvent toutefois à ce stade pas être rejetées, notamment la production d'une plus grande quantité de graines par unité de biomasse et des capacités d'accumulation dans le sol ou de dispersion différentes.

SYNTHESE DES DIFFERENCES OBSERVEES ENTRE LA FRANCE ET LA REUNION

Les études conduites ont permis de faire ressortir à la fois les préadaptations de l'ajonc et des adaptations post-introduction à La Réunion sur plusieurs caractéristiques biologiques favorisant sa capacité à coloniser rapidement de nouveaux sites.

Les traits biologiques liés à la reproduction et à la défense contre la prédation ne sont pas significativement différents entre la France et La Réunion. En revanche, il existe des différences significatives au niveau de plusieurs caractéristiques des graines et de leur densité dans le sol (tableau Synthèse Partie 1). En effet, nous avons mis en évidence une forte densité de graines d'ajonc dans le sol sous les peuplements de La Réunion de l'ordre de 17 000 graines par m² en moyenne, ce qui représente presque quatorze fois plus qu'en France. De plus, les graines d'ajoncs de la majorité des populations de La Réunion ont de très bonnes capacités de germination (taux et vitesse) sur une plus large gamme de températures par rapport aux populations de France et possède une dormance tégumentaire moins importante peut-être liée à une plus faible dureté du tégument, qui leur permettent de germer beaucoup plus rapidement dans les conditions favorables. Ces adaptations pourraient participer à une germination à la fois plus importante et plus rapide et donc à la capacité de colonisation rapide de nouveaux sites.

Certains traits biologiques liés à la croissance varient également entre les deux régions. La hauteur des plantules d'un an est plus importante pour les populations de La Réunion, ce qui peut aussi favoriser une meilleure compétitivité lors de la préemption de sites nouvellement ouverts. Ce trait est reconnu pour être corrélé à la masse des graines, dont la moyenne est aussi plus importante pour les populations de La Réunion. Les plantes adultes de La Réunion sont d'une taille inférieure à celles de France, mais les peuplements pourraient avoir une plus forte densité de tiges.

Tableau Synthèse Partie 1 – Comparaisons de caractéristiques biologiques de l'ajonc d'Europe *Ulex europaeus* entre la France (FR) et la Réunion (LR).

Trait d'histoire de vie	Jardin / laboratoire	Pop. naturelles
Reproduction		
Début de floraison	LR = FR	*
Durée de floraison	LR = FR	*
Durée de fructification	LR = FR	*
Densité de gousses	LR = FR	LR = FR
Autofécondation	LR = FR	
Graines et dispersion		
Graines par gousse	LR = FR	LR = FR
Masse des graines	LR > FR	LR > FR
Capacité germinative	LR = FR	
Gamme de température de germination optimale	LR > FR	
Vitesse de germination	LR > FR [1]	
Dormance tégumentaire	LR < FR	
Sensibilité à la moisissure	LR < FR [1]	
Banque de graines dans le sol		LR > FR
Croissance		
Largeur des plants adultes	LR = FR	LR max > FR max
Hauteur des plants adultes	LR = FR	LR < FR
Hauteur des plantules (1 an)	LR > FR	
Densité des tiges		LR = FR
Surface basale		LR = FR
Biomasse		LR = FR
Parasitisme		
Parasitisme des gousses	LR = FR	LR < FR
Parasitisme des tiges	LR = FR	LR < FR
Concentration en alcaloïdes quinolizidiniques (défense)	LR = FR	
Sites de ponte par *E. ulicis*	LR > FR	
Génétique		
Diversité génétique		LR = FR
Dépression de consanguinité	LR = FR	
Corrélation		
Phénotypique	LR > FR	
Génétiques	LR > FR	

FR max, LR max = valeurs maximales observées à La Réunion et en France
* : forte variabilité en fonction des populations
[1] : Résultats variables selon les températures de germination
Les éléments étudiés dans le cadre de cette thèse sont en bleu.

Sources : Tarayre *et al.* 2007 ; Atlan *et al.* 2010, 2015b ; Hornoy *et al.* 2011, 2012, 2013a, 2013b ; Hornoy 2012

La perte complète des ennemis naturels prédateurs de graines de l'ajonc à La Réunion est apparue comme un dénominateur partagé dans le processus évolutif de plusieurs traits biologiques à travers plusieurs types de mécanismes. Elle agit en effet directement sur la densité de graines dans le sol (*Enemy Release and Enemy Reduction Hypothesis*), elle permet une diminution des corrélations génétiques (*Relaxation of Genetic Correlations Hypothesis*) et elle pourrait aussi être impliquée dans l'augmentation de la hauteur des plantules, de la masse des graines et des taux de germination via une réallocation des ressources non utilisées pour la défense (*Evolution of Increased Competitive Ability Hypothesis*).

Une des questions qui anime tant les scientifiques que les gestionnaires d'espaces naturels et les agriculteurs de La Réunion est de savoir si l'ajonc, aujourd'hui restreint à des altitudes supérieures à 1000 m, a la capacité ou non de s'établir à de plus basses altitudes. Une descente vers de plus basses altitudes est envisageable si l'ajonc y rencontre les conditions favorables à son établissement ou, si ce n'est pas le cas, s'il a la capacité de s'adapter aux nouvelles conditions climatiques rencontrées. Concernant le premier point, le travail de modélisation de la niche climatique de l'ajonc réalisé par Limbada (2015) met en évidence qu'en dessous de 1000 m d'altitude à La Réunion, la probabilité pour l'ajonc de rencontrer des conditions climatiques propices à son établissement est très faible. Concernant le second point, Limbada (2015) met en évidence que les conditions climatiques requises pour l'établissement de l'ajonc sont identiques entre la France et La Réunion, ce qui suggère qu'il ne s'est pas ou peu adapté à de nouvelles conditions climatiques locales. De même, notre étude sur la germination ne soulève l'adaptation que d'un seul trait qui pourrait participer à un établissement à de plus basses altitudes, une germination plus rapide à des températures un peu plus chaudes (20°C). Ces éléments suggèrent qu'il est peu probable que l'ajonc puisse s'adapter à des températures plus chaudes à court ou moyen terme. En conséquence, dans les zones où ce sont les températures qui limitent l'expansion de l'ajonc vers de plus basses altitudes, il est peu probable qu'il descende.

Les caractéristiques biologiques différentes de l'ajonc entre la France et La Réunion conduisent à des dynamiques d'expansion géographique différentes. Dans l'île, du fait de la grande quantité de graines produites, de la rapidité de germination et de la croissance plus rapide des individus, l'ajonc s'étend géographiquement très probablement plus densément et plus rapidement. Par voie de conséquence, ceci peut contribuer à rendre le contrôle de la plante plus

difficile à La Réunion par rapport à la France. Ces éléments pourraient participer à expliquer les différences de discours publics portés sur l'ajonc entre les deux régions.

PARTIE 2

SYNERGIE DE FACTEURS NATURELS ET HUMAINS DANS L'EXPANSION GEOGRAPHIQUE DE L'AJONC A LA REUNION

Cette partie a pour objectif d'analyser l'histoire de la dynamique d'invasion de l'ajonc sur l'île de La Réunion depuis ces usages dans la zone d'origine, en France jusqu'à son expansion actuelle. Elle vise à mettre en relation à la fois ses caractéristiques biologiques et ses exigences écologiques, les caractéristiques physiques des milieux naturels, les usages et pratiques humaines et les modifications successives des statuts politiques et économiques des espaces envahis.

CHAPITRE 5

Evolution des usages de l'ajonc en zones native et envahie : quels sont les impacts sur sa dynamique et sa gestion ?

Ce chapitre a fait l'objet d'une publication : Atlan A., Udo N., Hornoy B., Darrot C. (2015) *Evolution of the uses of gorse in native and invaded regions : what are the impacts on its dynamics and management*. Revue d'écologie (Terre et Vie), Vol. 70 (suppt 12 « Espèces invasives », pp. 191-206

Résumé

L'introduction, et l'expansion géographique des espèces invasives, comme leur régression, suivent souvent des processus où le rôle de l'Homme est central. C'est le cas de l'ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*) qui a été introduit volontairement dans plus de 30 pays différents, et est considéré comme l'une des *"100 of the world's worst invasive species"* par l'UICN. Dans sa zone d'origine (principalement Grande-Bretagne, Bretagne, et Galice), il n'est pas perçu comme problématique car il fait l'objet d'une gestion régulière et efficace. L'ajonc y a longtemps servi d'auxiliaire agricole, fournissant notamment du fourrage, et les pratiques de gestion se sont développées parallèlement à ces usages. Cependant, la plupart de ces pratiques et usages n'ont pas été transposés dans les zones introduites. Notre étude a pour but de décrire l'évolution des usages et pratiques de gestions traditionnels et contemporains des ajoncs dans les zones d'origine comme dans les zones envahies, afin d'une part de retracer l'histoire et les motivations de son introduction de par le monde, d'autre part de proposer des pratiques de gestion novatrices et durables. Pour cela, nous avons été amenés à reparcourir les représentations et usages de la plante en zone d'origine comme en zones envahies. Les données historiques et contemporaines ont été recueillies par des recherches bibliographiques et documentaires. Nous avons également effectué un focus sur une zone d'origine (la Bretagne), et une zone envahie (l'île de La Réunion), à l'aide d'enquêtes par entretiens semi-directifs*. Nous avons ainsi pu retracer le panorama des usages agricoles des ajoncs, les motivations de son introduction dans l'empire colonial

européen, la perte progressive de ces usages, et les techniques contemporaines de contrôle. Nous avons également montré que les usages traditionnels de la plante et ses vertus demeurent connues dans la zone d'origine : les agriculteurs témoignent d'un intérêt pour tenter de recycler ses qualités fourragères, et les partenaires institutionnels et industriels pour en faire une ressource commercialisable (combustible, fourrage, fertilisant). On observe également des essais pour des innovations de gestion, dans les espaces naturels, comme dans les espaces agricoles. Ces travaux suggèrent des innovations possibles, ainsi que leurs limites, pour les zones envahies.

1. INTRODUCTION

Invasive alien species are often regarded as a major cause of biodiversity loss, and a disturbance for human activities; their management can result in high economic costs (Mack *et al*. 2000). Yet generally, they pose little or no problem in their native range, and only acquire an invasive status in the introduced regions. This status is justified by their capacity for geographic expansion, their ability to outcompete local species, and their actual or potential negative impacts (Mack *et al*. 2000). Many animal and plant species that are now considered as invasive, were originally introduced intentionally, either for economic purposes (most often for agriculture or forestry), aesthetics, or for cultural reasons such as nostalgia, traditional medicine or religion (Bingelli 2001). The introduction of a species is therefore initially associated with a positive perception, which is often related to these uses.

There are several possible reasons for the change in status observed in the introduced region. Firstly, their ecological and climatic conditions may be particularly suitable for the introduced species, or natural enemies (predators, parasites, pathogens) that limit its spread in its native range may be lacking (Keane & Crawley 2002). Secondly, the biological characteristics of the species may evolve in the introduced region towards increased competitive ability, better reproduction, or faster growth, as demonstrated in many cases, particularly for plants (reviewed in (Müller-Schärer *et al*. 2004; Bossdorf *et al*. 2005). Thirdly, agricultural and forestry practices, or the type and frequency of the disturbances, may differ from those in the native range and encourage the spread of the species (Mack 2001). In addition to these biological factors, the species might be perceived differently, given its exotic origin. In the global perspective for biodiversity conservation which has emerged since the 1980s, the stakeholders involved in nature protection give priority to native and endemic species. However, these perceptions are highly variable depending on the social group, and it is not at all unusual to find

that an alien species considered as invasive by ecologists and managers, is highly valued by the local population (Bernardina 2010). If an invasive species does not pose any problems and/or is under control in its native region, this could be due to biological reasons, because its expansion dynamics are lower, and to societal reasons, because its presence is accepted and its management benefits from many years of practice. It is these aspects that we studied for gorse, *Ulex europaeus*, a shrub that is native to Europe, which was intentionally introduced into every continent for agricultural purposes (Holm *et al*. 1997) and was later considered to be among the "*100 of the world's worst invasive species*" by the International Union for Conservation of Nature (Lowe *et al*. 2000).

Many studies have identified the biological and ecological factors that help to explain the invasive success of gorse, such as the ability to grow in poor soils, high growth rate, seed production and seed longevity, a wide climatic niche, and a large evolutionary potential (Hill *et al*. 1996; Atlan *et al*. 2010; Hornoy *et al*. 2011; Hornoy 2012; Hornoy *et al*. 2013). The expansion of gorse has negative socio-economic impacts, particularly on agricultural land. In addition, it can form dense thickets that restrict movement and limit the development of other species. Lastly, it is a pyrophilous species that encourages the spread of fires. Gorse was introduced outside Europe mainly in the 19th century, into several countries colonised by Europeans, such as Reunion, New Zealand, Australia, the United States, Hawaii, and Chile (Hornoy 2012), where it is currently considered as a major invasive species and a noxious weed (Holm *et al*. 1997; Lowe *et al*. 2000). The current management of gorse involves physical, chemical and/or biological control. These methods are often expensive and not always effective (Hill *et al*. 2008), in contrast to the situation in the native regions. Therefore, it is likely that economic, social and technical developments play an important role in gorse invasiveness as well as the difficulty in controlling it.

By listing the management methods and perception of the plant over time, researching whether knowledge and traditional practices were introduced at the same time as the plant, and if not, analysing why, it may be possible to gain a better understanding of the introduction and expansion dynamics of gorse, and thus find innovative and sustainable management practices. To this end, we focused on one native region, Brittany (Western France), and one invaded region, Reunion (Indian Ocean), for which we carried out documentary research, a bibliographic search, and survey interviews. We broadened this study to other native and invasive regions, using digitised documentary sources.

First, we describe the traditional uses of the plant in its native range, as well as the management and control methods that were linked to these uses at the time when gorse was exported to the colonies, by studying the case of Brittany (Western France) in particular. Then, we present the main uses that motivated the introduction of gorse in Reunion (Indian Ocean), and explore the extent to which these motivations are found in other colonies. We then study the actual uses of gorse in the introduced regions, and the problems encountered in managing and monitoring its geographical expansion. This leads us to question the transfer of traditional practices and knowledge from native to introduced ranges. Lastly, we describe the historical developments in Breton agriculture, the abandonment of traditional uses and the development of modern control techniques. This study has encouraged us to take a fresh look at innovative management methods. We conclude with the lessons that can be learnt, cautiously, for a more global perspective.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Gorse

Ulex europaeus, the common gorse, also named furze but hereafter referred to as "gorse", is a perennial, evergreen thorny shrub (figure 5-1).

Figure 5-1 - Gorse (*Ulex europaeus*): a very thorny shrub (Atlan, 2008).

Gorse is a nitrogen-fixing Fabaceae and is very high in protein. This pioneer species mainly occupies open environments on acidic soils. It reaches its adult height of 1 to 4 metres between

the ages of 5 and 7 years. It is also a pyrophilous species: its presence contributes to fires because it is highly flammable, and seed germination is triggered by fire. Its flowering period lasts for a very long time (2 to 10 months) and one single plant can produce tens of thousands of seeds per year, and these seeds can remain viable for more than 20 years (Hill *et al*. 2001).

2.2. Brittany

Brittany is a region located in western France, with a low lying topography (altitudes up to 380 metres), and a strong maritime influence. Until the 1960s, the inland region was essentially agricultural, and fairly poor. Gorse is very common there, and is primarily found in open environments, such as heathlands, abandoned land, and along the edges of fields and forests. Brittany is essentially a maritime area where fishing and deep sea navigation have been and are still traditional practices, and many settlers and immigrants have moved from this region to French overseas territories, including Reunion (Bourde de la Rogerie 1998).

The data collected about Brittany were obtained from literature searches and two surveys based on about 30 semi-structured interviews with people involved in the management, history, or improvement of natural or agricultural Breton areas. The first survey was carried out in 2004, and its goal was to determine traditional and contemporary uses and management methods. The second was carried out in 2010 and its goal was to add to the information on traditional uses and practices, and to research present or potential management innovations.

2.3. Réunion

Reunion is one of the French overseas departments. It is a small tropical island, located in the Indian Ocean, with altitudes up to 3000 m. The island was uninhabited before it was settled by the French in 1665. Agriculture was first developed on the coastal ring, and then at medium altitudes. The higher altitudes of the island are areas with little anthropogenic impact, and the flora there is predominantly comprised of indigenous and endemic species (Strasberg *et al*. 2005). Gorse is found between 1,000 and 2,500 metres in cultivated high plains as well as protected natural environments, where it is considered a major invasive species and a threat to native biodiversity (Triolo 2005).

The data collected about Reunion were obtained from literature searches (books on geography, botany, agronomy, agriculture, engineering and land-use planning, maritime and colonial records) and local archives (departmental archives, bishopric archives, and Reunion Rural Development Association archives). These data were supplemented with a survey based on semi-structured interviews (carried out in 2013/2014) with 40 people (agricultural

stakeholders, residents and users of regions with gorse, and managers or experts of natural sites).

2.4. Other native and invaded regions

Other native regions of gorse include the European Atlantic coast, particularly countries that formed colonies: United Kingdom, Spain and Portugal. Gorse was introduced into every continent. It is found at sea level in cold or temperate latitudes, between 1000 and 2500 metres in the tropics, and between 2000 and 3500 metres near the equator. The data collected in these areas are literature-based: scientific articles and books, reports and digitised archives. The available data on the uses of gorse in the invaded range vary from country to country. A lot of data can be found in New Zealand and Australia, where the control of gorse has been ongoing for a long time; data are more fragmented in North and South America and on oceanic islands. Documents that can be used to at least determine the introduction dates have also been found for many other regions.

For non-English citations, the book excerpts and the verbatim were translated into English by the authors.

3. RESULTS AND DISCUSSION

3.1. Uses and management of gorse in its native regions

In Europe, the ties between gorse and human activities are very old and date back to the Neolithic period. In fact, the species Ulex europaeus (and the genus Ulex) originated from the Iberian Peninsula, and it probably colonised north-western Europe during Neolithic times, when the ice was melting (van Zeist 1964; Hornoy *et al*. 2013). The development of agriculture indirectly helped this process, because man opened up the environment by clearing the forests (Webb 1998). Gorse has been used in Western Europe for a long time, at least since the 12th century (Chevalier 1941; Lucas 1960).

3.1.1. The main traditional uses of gorse in Europe

Gorse was widely used for agricultural purposes in western France (primarily in Brittany), in the north-western part of the Iberian Peninsula (Galicia, and the Basque Country) and in the British Isles. It was used in several ways: as a quickset hedge, fencing, fodder, fuel, fertilizer, animal bedding, a soil stabilizer, building material for mud houses and roofs, a source of dye, for chimney sweeping and folk medicine (Lucas 1960; Beaulieu & Pouëdras 2014). The use and cultivation of gorse are mentioned in many publications from the 18th and 19th centuries. We

illustrate these uses using examples taken primarily from Brittany, and indicate their equivalents in other regions.

3.1.1.1. Fodder

Because gorse is very high in proteins and nitrogen and is evergreen, it was an especially valuable fodder plant during the winter. It even improved the condition of horses (Desrez 1842; Adrian 1904) and the quantity and quality of milk from sheep and cows (Calvel 1809). In France, the use of gorse as fodder was first recommended by a Breton agronomist in 1666 for horse breeding (Desrez 1842), which was of prime economic importance before mechanisation. Over the following centuries, many French publications extolled the qualities of gorse and described the techniques used to cultivate it (Calvel 1809; Heuzé 1856; Adrian 1904). In its simplest form, gorse was grazed directly by animals in heathlands, but this was only suitable for goats and sheep. For horses and cattle, it was used as fodder in the stable or barn, and it either had to be harvested from the heathlands or hedges, or cultivated in real gorse fields (Calvel 1809; Adrian 1904). It was a key fodder crop which "played a very considerable role in the rural economy" in Brittany and other poor agricultural regions (Lucas 1960; Sigout 1999).

3.1.1.2. Fertilizer and animal bedding

The use of gorse as animal bedding and fertilizer has been described since the 18th century (Tessier *et al*. 1787; Calvel 1809). Gorse was used to fertilize soil in different forms: as green fertilizer, inorganic fertilizer, or manure. On cultivated land, it could be grown between two rotations to enrich the soil with nitrogen (Antoine 1999). After clearing a gorse field or heathland, gorse could be burned and its ashes made a good fertilizer. Through the cultivation of gorse fields, and their eventual burning, it was possible to reuse infertile soil to grow "*more interesting crops*" (Tessier *et al*. 1787), such as cereals. Branches of gorse were used as the first layer of cattle bedding: it gave structure to the bedding and enriched it, and made it possible to save straw. Mixed with animal urine and faeces, it became a nutrient-rich manure used to fertilize fields.

3.1.1.3. Hedges and fences

Because of its thorns, dense nature, and rapid growth, gorse forms impenetrable hedges. Planted on banks surrounding farmlands, it was used to fence in cattle, protect livestock and crops from the wind, and to keep intruders (human or animal) out (Calvel 1809; Heuzé 1856). Gorse was considered by some as "*the ultimate fence*" (Bixio 1841). However, it seems that the

use of gorse as quickset hedges was less widespread than its other uses in Brittany. When mentioned, hedging was not as well described as its use as fodder (Tessier *et al*. 1787) and it was often criticised because gorse hedges frequently invaded neighbouring lands or tended to thin out at the bottom (Amoreux 1787; Calvel 1809; Bixio 1841). The frequent reference to the ubiquity and size of gorse hedges in England implies a contrasting situation to that in France (Tessier *et al*. 1787; Calvel 1809).

3.1.1.4. Firewood

As it burns fast and produces a lot of heat, gorse was a valuable source of fuel, especially in regions where wood was scarce, such as the windswept coasts of small islands. Gorse branches were harvested from hedges or heathland and incorporated into faggots made from various thorny plants (Darrot 2005) for use as fuel in homes, bakers' ovens, lime kilns, or plaster kilns (Despommiers 1770; Giraudon 2008). Sometimes gorse was specifically sown for this purpose (Duhamel du Monceau 1761).

3.1.1.5. Cultural heritage

Gorse has a high patrimonial value; it is regarded by many as the emblematic plant of Brittany, and the gorse flower ("chorima" in Galician) is the national flower of Galicia. Gorse was an important part of the daily life of farmers; it was linked to certain superstitions and magical properties, and was cited in many tales, poems and songs (Lucas 1960; Giraudon 2008; Beaulieu & Pouëdras 2014).

Gorse was thus regarded as a wealth, and had real economic importance: without being subject to a real business: it was possible to buy seeds from certain merchants (Calvel 1809; Miège 1920); its cultivation and cutting were subject to regulations (Giraudon 2008; Beaulieu & Pouëdras 2014); and areas where gorse was damaged could become subject to claims (Adrian 1904).

3.1.2. Management constraints and difficulties

The various uses of gorse required a certain set of skills and knowledge (described for example by (Lucas 1960; Howkins 1997), for the British Isles; and Beaulieu & Pouëdras, 2014 for Brittany). The main challenges posed by gorse lie in its thorny nature and its ability to spread quickly. Cutting gorse twigs required specific cutting tools and protective equipment for the body, hand, and legs, made out of goatskin or leather (Heuzé, 1856; Lucas, 1960; Beaulieu & Pouëdras, 2014).

3.1.2.1. Preparation of gorse for fodder

To use it as fodder, gorse had to be cut before full bloom and the increase in alkaloid levels, and then ground or 'bruised' to remove its thorns. Different grinding techniques were used depending on the region (Heuzé, 1856). Twigs were ground either with simple tools (between two stones or using a mallet and trough), by diverting the use of another type of mill (cider mills, water mills), or by building dedicated machines (at least after 1666; Desrez, 1842) (figure 5-2). These machines were constantly improved during the 19th century, and were the object of contests in fairs and articles in agronomic publications (Barral 1860). Despite this, grinding was still very time consuming and was almost a full-time job for male farmers in the winter (Howkins, 1997; Beaulieu & Pouëdras, 2014).

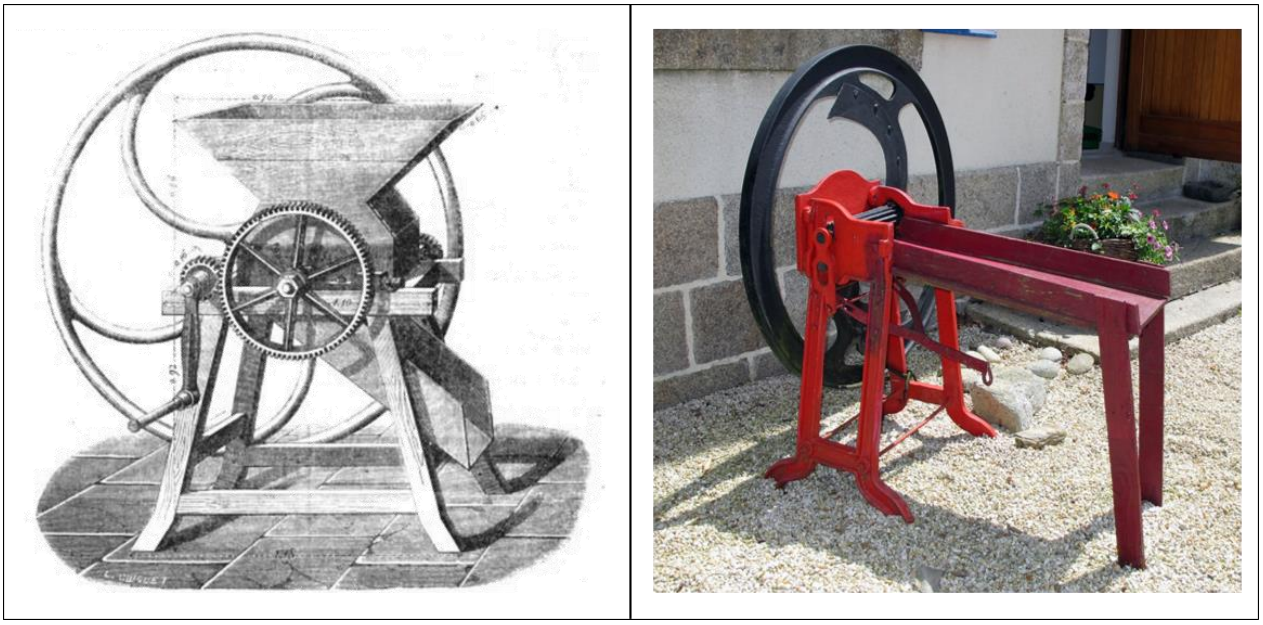

Figure 5-2 - Gorse grinder. Left, drawing from the 19th century (in (Lecouteux 1893); right, Museum Piece in the Ecomuseum of Traditions and Heritage "Skolig Al Louarn" in Plouvien, Brittany (Atlan, 2015)

How finely gorse was ground depended on the livestock: it had to be coarse for horses and sheep, but it had to be made into a good gruel for cattle (Loudon 1826; Lecouteux 1893; Howkins 1997). Because gruel quickly turned black in colour and became less appetising to livestock, gorse had to be prepared daily, making its use as fodder even more challenging. These constraints limited the use of gorse outside Brittany, as noticed by the Mayor of a Breton municipality in 1840: "*I attempted to encourage the cultivation of this plant outside Brittany [...], the obligation to grind it, upsetting local customs, was met with opposition and unwillingness by the servants on the farms*" (De la Boëssiere 1840).

3.1.2.2. Expansion control

As gorse grows quickly and produces large amounts of seeds, it can colonise abandoned areas very quickly. In particular, when used as a hedge, it is necessary to ensure strict management so that it does not spread into neighbouring fields. In some regions of France where gorse was introduced in the 19th century, its tendency to invade farmland led to the avoidance of its use as hedges (Crévelier 1896).

We have not found any written records of the methods used by Breton farmers in the 19th century to limit this undesirable spread, but our surveys in Brittany show that farmers are well aware that if gorse in hedges or heathland is not managed, it will spread. They use routine and well-established practices, adapted from those inherited from the pre-modernisation period and learnt from fathers and/or grand-fathers: they trim the hedges at regular time intervals, and mow meadows (every year) and heathlands (every 2-5 years). In terrains that are more difficult to access, the frequency and method of trimming is adapted to the terrain: for example, they could be trimmed using a brushcutter (approximately every 4 years) or a chainsaw (every 6-7 years).

Due to these uses and management constraints, gorse acquired an ambivalent status: it was both useful, and a symbol of a certain wildness that needed to be controlled. It was not cultivated in fertile soil where other crops could grow, given that it required tedious preparation and was difficult to remove completely from a field (Clément 1856). In these soils, it was considered as a weed that had to be eradicted (Despommiers 1770; Clément 1856). In the rest of Europe, gorse was associated with infertile soil and its value or perception depended on the context. For example in England, it "*deserved to be encouraged and propagated*" in the wild and in pastures, but "*ought to be completely eradicated as a nuisance*" in arable and fertile soil (Walker 1808).

3.2. Introduction of gorse to the European colonies

Gorse was a valuable ally for European settlers, given its multiple uses, its ability to grow in poor soil, and its deep roots in the traditions and culture of Western Europe. Most introductions outside Europe took place during the 19th century in the colonies (figure 5-3). The introduction dates are known for many countries, but it is more difficult to retrace the motives behind the introduction of gorse and its actual usage in the introduced areas.

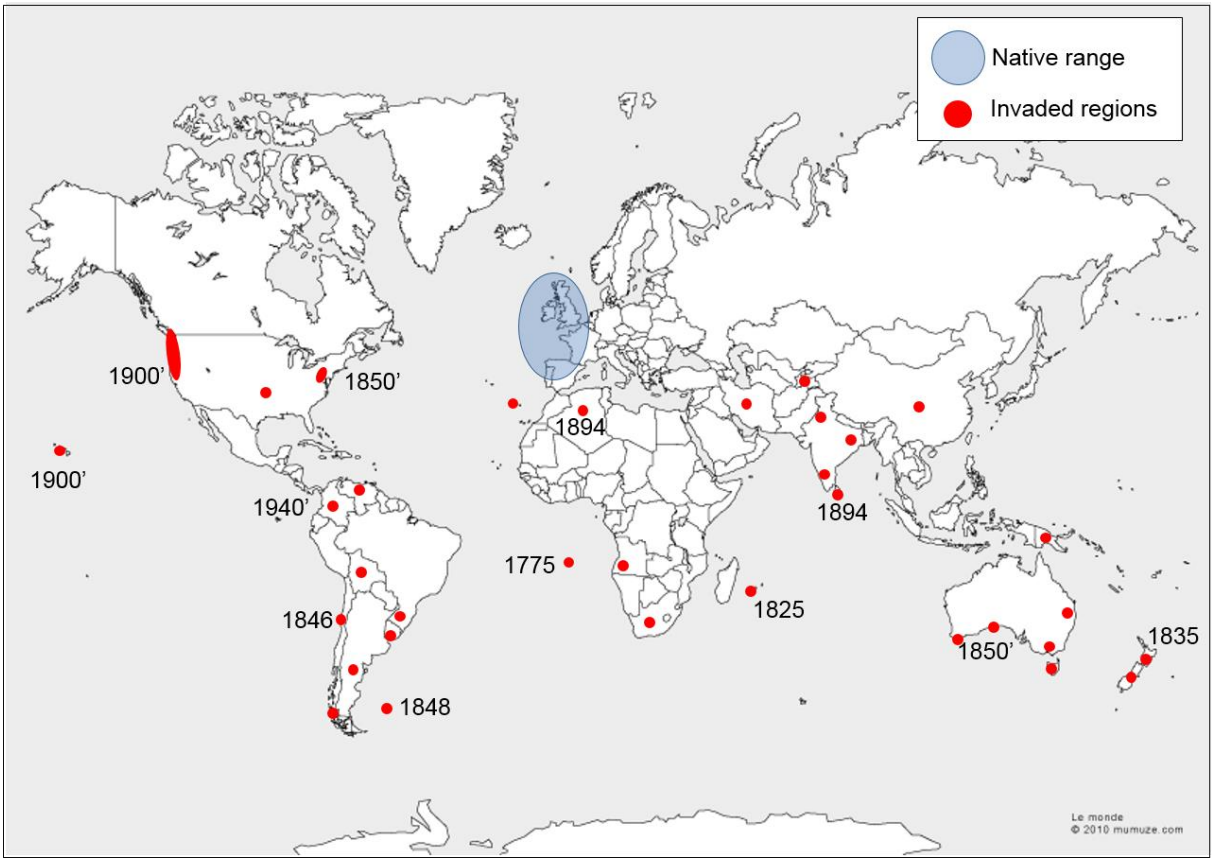

Figure 5-3 - Gorse distribution (not exhaustive) with the main localities and dates of first introduction (Forster 1777; Bréon 1825; Darwin 1839; Gay 1846; Dawson 1890; Debeaux 1894; Trimen 1894; Low 1986; Mack 1991; Markin *et al*. 1996; Parson & Cuthbertson 2001; Leon & Vargas Rios 2009; Hornoy 2012).

3.2.1. Motivations for the introduction and use in Reunion

Gorse is rarely mentioned in the digitised volumes of the French *Maritime and Colonial Annals* (more than 40 volumes covering the years 1809 to 1847). Despite this, several elements taken together suggest that animal feed was one of main reasons for its export from France. In the official General Customs Tariff documents (1844, 1857, 1870), gorse seeds were classified in the fodder category, and then under the "*grassland seeds*" section, like clover or alfalfa. Exports to the French colonies could have also been motivated by its use as firewood, fencing (for example, on Saint Pierre and Miquelon; (Bajot 1832), or fertilizer (Chevalier 1941). In Reunion, it was described as being introduced for "*economic purposes*" in 1825 (Bréon 1825) and as widespread in the main agricultural high plain (La Plaine des Cafres) in 1895 (Jacob de Cordemoy 1895). Agricultural uses of this period are mentioned in recent documents (e.g. (Lavergne 1980) for fodder, (Carayol 1984) for hedges), but not in period documents. The precise motives for its introduction and its initial uses were retraced by cross-checking documentary research and semi-structured interviews.

3.2.1.1. Animal feed

Many of the stock farmers who were interviewed in the agricultural high plains of "La Plaine des Cafres", where gorse is still currently found, recalled their parents or grandparents talking about gorse as a source of food for animals: "*The donkeys were fond of it"*, "*food for sheep"*, "*it was introduced for the goats*". However, the need to grind gorse or the existence of a grinder was mentioned only in one document (Hanens 1937), suggesting that gorse was not commonly used as prepared fodder, as in the native areas. In fact, although people still remember that it was introduced as a food source, its actual use has been limited to direct grazing, mainly for sheep, the principal animal raised on the plain during the first half of the 20th century, and sometimes for goats. Gorse is considered as unsuitable food for cattle: "*Our own cows, they don't eat that*".

3.2.1.2. Hedges and fences

Another use frequently mentioned by the survey respondents was the use of gorse to create quickset hedges or protective fences, notably "*to prevent people from entering the farm, [...]or the fields*" or "*to keep animals from getting out and grazing in the common areas*". This corresponds to the regulatory environment in the mid-19th century. In 1851, when concessions were granted for La Plaine des Cafres, the farmers had to fence their land otherwise it would be reassigned (Textor De Ravisi 1852). However, Reunion does not have any indigenous or endemic thorny plants that can be used as protective fences and gorse was one of the rare introduced plant species able to fill this role effectively.

3.2.1.3. Aesthetics and nostalgia

Among the authors giving their views as to why gorse was introduced to Reunion, some authors (Benda 1956; Vailland 1964; Lavergne 1980) said that it was for aesthetic and emotional reasons (nostalgia for the homeland): "*It is said that it was introduced by a Breton priest trying to evoke his native land.*"; "*A Breton settler who was nostalgic for his native land had some gorse seedlings brought here which he planted in front of his door.*" The motivations relating to agricultural or emotional reasons given by the survey responders, are not contradictory. Responders who mentioned both aspects almost always ended by emphasising the aesthetics of the plant: *"gorse was introduced because, after all, it was pretty*" [a farmer of La Plaine des Cafres].

3.2.2. Motives for the introduction and use of gorse in other regions

The three major motives behind the introduction of gorse to Reunion (hedges, animal feed, and aesthetics) were found in varying degrees throughout the whole of the introduced range. Use as hedges or fences was found most frequently in documents that mention why gorse was introduced. This was the case in Australia (Ewart & Tovey 1909), New Zealand (Darwin 1839; Hargreaves 1965), the Falklands (Dallimore 1919), Colombia (Leon & Vargas Rios 2009), and Chile (Norambuena *et al*. 2000), and possibly also in Java (Backer 1963) and Argentina (Manganaro 1919). Gorse was used to make quick and cheap fences, especially in regions where wood and stone were rare (Bagge 2014), and this use was initially encouraged in New Zealand and Australia, where gorse was distributed and sold (Lee *et al*. 1986; Myers & Bazely 2003; Isern 2007). In sales advertisements of the 1840s in New Zealand, it was sometimes classified amongst fodder, and sometimes as a hedge plant (e.g. *New Zealander*, 10 January 1846 p. 1; *Wellington Independent*, 5 July 1851, p. 2). In other countries, the introduction of gorse as fodder is also mentioned, for example in Chile (Norambuena *et al*. 2000), Australia (Parson & Cuthbertson 2001) and New Zealand (Thomson 1922).

Besides agricultural uses, gorse was used to respond to other local issues, such as setting property boundaries within cities in New Zealand (Myers & Bazely 2003), enclosing the lands of the Chisaca water reservoir in the 1840s in Colombia (Leon & Vargas Rios 2009), camouflaging and protecting military installations in the USA (Bingelli 2001), or stabilising coastal dunes in Chile (FAO 2011). Aesthetics or nostalgia also motivated gorse introduction in the USA (Hill 1955; Mack 1991), Tierra del Fuego (Moore 1983), and the Bermudas (Britton 1918). Overall, the motives and the actual uses of gorse depended both on the local needs of the receiving country (which changed over time, and varied in different socio-economic contexts), and on the practices and knowledge passed on from the country of origin. In some countries, voluntary introduction could have been supplemented with unintentional introductions. This was the case on the island of Tenerife (Canary Islands) where gorse has been naturalized since at least 1803 (Bory de Saint-Vincent 1803; Smith *et al*. 2002) and where the seeds were also inadvertently introduced in the middle of 20th century as part of pine plantation program (Kundel 1976; San Elorza *et al*. 2004).

3.2.3. A partial transfer of knowledge and practices

Although the reasons for importing gorse into the colonies echoed the agricultural uses at the same time in Europe, it seems that some of the knowledge and practices were not passed on to the introduced regions, and that its capacity to invade pastures and open areas was poorly anticipated.

Why was use of gorse so marginal for fodder in introduced regions? Our first hypothesis is that knowledge relating to how to prepare gorse for fodder was not always transferred. Agronomists who encouraged the export of gorse to the colonies as fodder emphasised its protein content, its low cost, and its ability to grow on poor soils. They sometimes described the cultivation methods (sowing, terrain, trimming), but they rarely described the time and method needed to grind gorse. When these methods were mentioned, it was only briefly. In Reunion, current farmers are not aware that gorse needs to be ground before it can be given to livestock, particularly cattle. In New Zealand, the need to grind gorse was mentioned in some texts, but the way to prepare the fodder depending on the type of animal for which the feed was intended was not dealt with. Our second – not exclusive - hypothesis is that the use of gorse as fodder was incompatible with the way farms were organised and structured in the colonies. Furthermore, in Reunion and in New Zealand, the main type of livestock farming practiced from the 19th century to the 1970s was extensive free-range farming, both for cattle and sheep. This practice is not compatible with the technical preparation of fodder that requires a high amount of labour and has to be given daily in stable and barns.

Traditional knowledge about how to control gorse expansion (mowing, regular trimming and ploughing), does not seem to have been transferred. We did not find any mention of these practices in any of the period documents, either in France or in the other native regions of gorse. Agronomists who encouraged the use of gorse and its export did not mention that gorse thickets and hedges had to be maintained to prevent gorse spread. They did not even warn that gorse might escape from the hedgerows and invade fields. Thus, most of the farmers' practical know-how was not passed on. This knowledge could have been transferred orally if the farmers in the introduced areas had come from farms in the native region, but in Reunion at least, this was not the case. Farmers who founded the high plains farms had been in Reunion for several generations (Lavaux 1998). We do not have similar information regarding other invaded countries, but it is likely that this is also true in many colonies. The lands where gorse grows have poor soils, and are in elevated regions in the tropics. Therefore, they are not the type of lands that were cultivated by the first settlers.

3.3. Evolution of the management of gorse in native and invaded regions

The transformation of a peasant agricultural model towards modern agriculture took place throughout Europe at about the same time, but the trajectories followed and the resulting situations were somewhat different, depending on the countries. Therefore in this section, we focus exclusively on the two French regions, Brittany and Reunion.

3.3.1. Abandonment of traditional uses in Brittany

After the Second World War, the peasant farming model in which gorse had its rightful place no longer corresponded to the needs of the period: France and Europe needed to rebuild themselves. Agriculture contributed to this in two ways: firstly by providing a large workforce to secondary and tertiary sectors, leading to a rural exodus (Pisani 2004); and secondly by becoming major consumers of industrial products (fuel, fertilisers and treatments, seeds, and building materials) and exporting much higher volumes of food (Mendras 1967; Hervieu & Purseigle 2013). Thus, self-produced fodder, fertiliser and fuel using local natural resources gave way to inputs manufactured outside the region. Hedges were destroyed and levelled in order to open up large plots that could be worked with machines (Périchon 2004), fences were replaced by barbed-wire or electric fences, and draft horses were permanently replaced by tractors. Carried away by these changes, gorse was no longer used for any agricultural purpose on farms and only its negative properties (see above) remained, despite the recognition of its aesthetic and cultural values *"Gorse, it's pretty but it's a pain in the neck"*, summed up a Breton farmer in 2009. Gorse was confined to residual hedgerows and became a specific marker for uncultivated regions: heathland and abandoned fields. *"We set this plot aside as fallow land: after two or three years, it was full of gorse again! Gorse has a hard life!*" [a Breton farmer, 2005, in (Darrot 2005)], *"Look at that, they put gorse in the replanted hedge. As if we needed gorse! Gorse is prickly, it's useless. We have electric fences for that!*" [A Breton farmer, 2015]. As far as the farmers were concerned, gorse was unwelcome.

3.3.2. Criticism of this modernisation and opening up of innovation space

In a movement that started in the 1970s, and then considerably intensified in the years 1990-2000, environmental concerns, raised mostly by non-agricultural stakeholders shook the foundations of French agriculture (Mathieu & Jollivet 1989; Billaud 2009). The side effects of the modernised model and their public cost in terms of negative environmental consequences (Mollard *et al*. 2014) were transferred to the public stage: water pollution, animal welfare, food scandals, etc. This context of criticism instigated reactions by sections of the agricultural world:

the range of technical models was gradually expanded, and innovative practices based on the idea of "sustainability" began to emerge (Deléage 2005; Hervieu & Purseigle 2013). In this context, new societal debates emerged on how to preserve natural resources in rural areas. The declaration of areas designated as protected sites due to their high natural value gradually became more structured and more common (e.g. Natura 2000 areas, national and regional parks, coastline conservation; (Aubertin *et al*. 2006).

Today, rural areas appear as a mosaic, made up of areas of intensive agriculture, areas of agriculture said to be more "sustainable", and protected natural areas, where farming activity is either tolerated (with constraints) or not, depending on the situation. In this modern ensemble, gorse is managed in a variety of ways. In protected natural spaces, gorse is maintained. It some places, it is managed to evoke the heathland landscapes of the 19th century, where they were exploited as a sub-spontaneous natural resource by farmers (Jarnoux 2008; SYMEL 2008). This is done by clearcutting heathland using mechanical methods and/or controlled grazing. In other places, especially on the coast, it is fully developed over large areas where the landscape is marked by the presence of this patrimonial plant.

In agricultural areas that are intensively and conventionally managed, gorse is still not welcome, except in some hedgerows, where it is closely controlled. On the other hand, farmers who have heavily invested in alternative practices might once again be interested in gorse, as a free local natural resource. Similarly, gorse might have a useful economic value in natural protected areas managed by public institutions or by farmers working in cooperation with these institutions. Local experiments are being carried out on how to incorporate gorse into dry greenfuels for wood-fired burners, into animal feed as dehydrated pellets, and into farm or industrial compost. However, these techniques must evolve significantly in order to make them profitable. Until now, this scenario has not been possible due to several combined factors. Firstly, in comparison with the past, farms today have fewer workers per hectare: at present, the amount of time and work needed to prepare gorse as fodder instead of commercially available feed pellets is still too demanding (Darrot & Beuret 2010). Secondly, the advisory and research system that produces and disseminates technical references is still dominated by the heteronomous model, in which production is dependent on upstream and downstream activities, and is not very open to this type of development. Thirdly, and resulting from the second point, there are no major industries or machinery for the production and valorisation of gorse. The land on which gorse grows is often rocky and may have a steep relief. Although some farmers have developed or even created equipment suitable for these conditions, these useful

experiments are only seldom heard of today, partly because they fall within solutions that have been “cobbled together” depending on the local needs.

The situation is different for public managers of natural areas. As long as they are not required to earn income from their products, they are given some leeway to perform experiments. In these areas it is now possible to observe interesting experimental situations, and technical references are being produced that may interest future managers as well as farmers. In this way, the Association of Local Initiatives in the field of Energy and Environment (AILE), financed by the public Agency for the Environment and Energy Management (ADEME), produced references on the heat capacity of fuels made from heathland wood, including gorse. The Regional Natural Park of Armorique and the General Council of the Ille-et-Vilaine department are carrying out experiments in the transformation of gorse heathland into pasture. The experiments carried out at the Nivot agricultural secondary school on making compost piles out of material cut from heathland should also be mentioned.

3.3.3. Management in Reunion and other invaded countries

It is possible to gain insight into areas invaded by gorse in Reunion using the same principle of spatial partitioning: agricultural regions on the one hand, and protected natural regions that are publicly managed, on the other hand. In agricultural regions affected by gorse, i.e. cattle rearing regions in the high plains, there are two categories of situations: (i) the workforce, level of mechanisation and animal density are high enough to maintain significant grazing pressure, confining gorse to the edges of fields, hedges, or abandoned areas, where it is controlled annually using mechanical or chemical means; (ii) grazing pressure is too low and gorse quickly takes over the pastures, rendering them impassable, which entails the mobilisation of considerable resources to recover them. The latter situation is particularly seen when there is a small workforce on the agricultural holding. It is also seen in hard-to-access areas where it is difficult, and sometimes impossible, to carry out mechanical interventions.

Two situations can also be distinguished in natural areas, depending on the importance of the biodiversity concerns. In natural areas without specific biodiversity challenges (which is rare on Réunion), it could be possible to transfer Breton management experiments using innovative techniques conducted in protected natural areas, or on sustainable farms: the use of a roller chopper followed by treading on pastures, the use of a motorised and innovative gorse grinder for fodder, etc. However, on Réunion, most natural areas having major biodiversity issues are protected areas under public management (Atlan & Darrot 2012). When gorse has a

strong presence, it becomes embedded within a plant mosaic consisting of native and protected species; in this case, mechanised grinding techniques could not be used as they would damage the neighbouring flora. Although gorse is cut by hand, in combination with targeted chemical treatments, the magnitude of the task seems overwhelming, giving the impression of *"the Danaïds' jars" or "the myth of Sisyphus"* [managers, 2010]. Institutions on Réunion are still searching for solutions.

This spatialisation of management problems is not specific to Réunion. In their analysis on a wide range of invaded regions (including Australia, New Zealand, the USA and Chili), (Hill *et al*. 2008) proposed the same typology between productive regions, in which the classical mechanical and chemical methods are able to contain gorse, and *"lands that provide low economic return, land that is managed for biodiversity value"* in which the same methods fail to control gorse. In many of these countries (but not in Réunion), biological control agents have been introduced. When combined with mechanical and chemical techniques, they helped to reduce the spread of gorse, but their efficiency remained limited.

3.4. Conclusion and perspectives

By retracing the historical evolution of the uses of gorse in native and invaded regions, we were able to understand why this plant was introduced, sometimes on a large scale, in so many parts of the world and we identified the factors explaining why its introduction has often resulted in an uncontrolled geographical expansion.

The main qualities of gorse are its ability to grow on poor soils, and its physical and chemical properties (e.g. thorns, protein, nitrogen), which led people to use it for multiple purposes. However, transposition was far from straightforward between native and introduced regions and the predominant uses were not identical across regions. This is partly due to different needs, different socio-economic, socio-cultural and geographical situations, but also to the non-transfer of practices for usage and control techniques to prevent expansion. These elements, combined with biological features such as the evolution of gorse toward faster growth and competitive ability, help explain why this species, which does not pose a problem in its native region, has become a major invasive species in both agricultural and natural areas in many countries.

Nowadays, certain problems due to the expansion of gorse in invaded regions might be solved by using the machines created in Brittany for the management of heathland, the rehabilitation of abandoned fields, or to control the spread of gorse. The use of gorse as

industrial or farm compost fits well with these maintenance methods. This raises the question of the potential economic development of gorse based on modern adaptations of the ancient uses (fuel, fertiliser, fodder), as soon as large volumes are available and mechanic harvesting is possible. In agricultural areas, the development of gorse as an agricultural product could constitute a real incentive for its management. It could be introduced as sustainable development, on the one hand by reducing the use of herbicides, and creating an economic resource and jobs, and on the other hand, as an approach to regional autonomy, which is fundamental in times of global changes. However, several points need to be improved and prior knowledge of technical information is essential: yield, detailed fodder values, economic advantages compared with other dietary supplements (including soybeans), number of working hours required, etc. In natural areas, the economic development of gorse products could potentially reduce management costs and facilitate the sustainability of the initiatives. However, the difficulty of using machines and undertaking large-scale actions in protected natural areas limits the possibilities of harvesting it.

In invaded countries, considering gorse as useful or even economically profitable also poses a political problem. For environmental stakeholders who focus on the conservation of native species, the economic development of an invasive species could actually have a converse effect to that intended: the creation of a commercial sector, plantations, increased risk of spreading and the beginning of controversies (Nuñez *et al*. 2012). In the regulation adopted by the European Union on 29 September 2014, it is stipulated that Invasive Alien Species shall not be intentionally placed on the market, used or exchanged. Although these provisions may be amended, they do not create a favourable environment for the implementation of management methods that integrate the valuation of gorse. However, the risk may depend on the species and could possibly be prevented by appropriate measures. The factors that encourage or hinder the integration of traditional uses of gorse into management techniques are likely to evolve over time. In any case, this study shows that a better knowledge of the motivations and practices that led to the introduction of a species that has since become invasive, could help to expand the potential fields of management innovations.

Acknowledgments

We thank Michèle Tarayre for her help in the initial stage of this work, William Morvan and students of AgroCampus Ouest for conducting some of the interviews and analysis, all the people who were interviewed, the Ecomuseum of Rennes for setting up the framework of early surveys in Brittany, and Sara Mullin for the translation into English. We are grateful to the scientific team of the The National Conservatory of Botanics of Mascareigne for their help during the field work in Reunion. We thank the French Society of Botany and the Observatory OSUR of Rennes for their financial support.

CHAPITRE 6
Histoire naturelle et humaine d'une invasion biologique : l'ajonc d'Europe sur l'île de La Réunion

Ce chapitre fait l'objet d'un manuscrit par Udo N., Darrot C., Tarayre M., Atlan A. « *Histoire naturelle et humaine d'une invasion biologique : l'ajonc d'Europe à l'île de La Réunion* » (soumis)

1. INTRODUCTION

La dynamique des espèces invasives, depuis leur introduction jusqu'à leur expansion géographique - et parfois leur régression - peut être difficile à appréhender dans son intégralité avec les méthodes classiques utilisées en écologie. Pourtant, connaître leurs dynamiques spatio-temporelles représente un élément central dans la compréhension globale des processus invasifs pour les biologistes et les écologues, tout comme pour les gestionnaires et les décideurs qui doivent prioriser et organiser leurs actions en vue de la préservation des milieux (Hierro *et al*. 2005 ; Vilà & Ibáñez 2011). C'est aussi une connaissance précieuse pour les chercheurs en sciences humaines qui cherchent à comprendre comment et sur la base de quels arguments se construit le statut social de ces espèces. Par ailleurs, les raisons pour lesquelles certaines plantes prolifèrent et deviennent envahissantes dans les régions où elles sont introduites n'ont pas été entièrement élucidées. En particulier, peu d'études se sont intéressées au rôle joué par le système social dans les différentes phases de la dynamique spatio-temporelle des plantes envahissantes. Pourtant, à l'ère de l'anthropocène (Bonneuil & Fressoz 2013), la compréhension de ces processus invasifs sans la prise en compte des facteurs humains demeure limitée. Compte tenu de ces enjeux, la présente étude vise un double objectif : d'une part retracer la dynamique d'un processus invasif et d'autre part contribuer à élucider la part jouée respectivement – et parfois dans un tissu sans coutures - par les facteurs naturels et par le système social à l'œuvre lors des différentes étapes de l'invasion (transport, introduction, établissement, expansion spatiale, Blackburn *et al*. 2011). La réflexion proposée ici s'inscrit dans le courant de l'écologie historique tel que défini par Girel (2006), pour qui la biodiversité

et l'homme sont liées par des interrelations complexes, et dans celui de l'écologie contemporaine tel que défini par Larrère & Larrère (2012) pour qui la nature a une histoire, et co-évolue avec les sociétés humaines. On pose l'hypothèse que chacune des grandes étapes du processus invasif d'une plante est profondément ancrée dans l'histoire particulière des milieux et de la société dans lesquels il s'opère, autrement dit dans une histoire de leur environnement, appréhendée comme une composition inextricable d'éléments naturels et sociaux. Cette hypothèse sera explorée à la lumière de l'étude monographique de l'invasion biologique par l'ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*) sur l'île de la Réunion (Océan Indien).

Les écologues ont abordé le sujet à travers deux questions principales : « *quelles espèces peuvent devenir envahissantes ?* » et « *quelles caractéristiques des écosystèmes peuvent les rendre vulnérables ou résistants aux invasions ?* » (Pyšek & Richardson 2006). Les études ont porté sur les caractéristiques des espèces, en particulier la croissance et la reproduction, sur les caractéristiques écologiques des milieux et les communautés d'accueil, par exemple la richesse et l'abondance spécifique, ou simultanément sur les deux aspects (Hierro *et al*. 2005). Une production de graines importantes, une aptitude à la reproduction végétative, une forte abondance dans la zone d'origine sont des traits favorables pour qu'une espèce devienne envahissante. Parallèlement, l'absence de prédateurs de l'espèce introduite, la faible richesse spécifique et une fréquence élevée de perturbations rendent des écosystèmes davantage propices à accueillir des espèces invasives. Toutefois, malgré le nombre important de caractéristiques et de milieux étudiés, aucune généralisation ne s'avère possible : le succès d'une invasion dépend de l'adéquation entre l'espèce et le milieu récepteur (Facon *et al*. 2006), sans compter la part de hasard (Keller & Taylor 2008). De plus, le succès de l'invasion dépend de l'histoire entre la plante et les sociétés humaines : une espèce dont l'histoire est associée à celle des sociétés a une plus grande probabilité de devenir envahissante car elle a plus de chances d'être transportée volontairement et en grande quantité, et qu'elle peut être pré-adaptée aux perturbations d'origine anthropique (Suarez & Tsutsui 2008).

Une grande partie des travaux en écologie abordent le rôle des humains dans le processus invasif au moment du transport et de l'introduction. Ils sont alors analysés comme un facteur qui augmente la pression de propagule, une étape qui est considérée comme primordiale dans le succès des invasions (Colautti *et al*. 2006). Au cours de la phase d'expansion, de nombreuses pratiques humaines et usages du sol sont désignés comme des facteurs facilitateurs majeurs dans le succès de l'invasion (Rejmánek 2005; Hierro *et al*. 2006; Manier *et al*. 2014; Aung and Koike 2015). Ainsi, les usages du sol (agriculture intensive, urbanisation), les changements

d'usage des terres (nombre, trajectoire et direction des changements), de régimes de propriétés foncières (surface, gestion, …) ou encore une mobilité plus importante ont été identifiés comme des facteurs explicatifs du succès des invasions à plusieurs reprises (Vilà & Pujadas 2001 ; Head & Muir 2004 ; Domènech *et al*. 2005 ; Brunzel *et al*. 2009 ; Klepeis *et al*. 2009 ; Vilà & Ibáñez 2011 ; Jahangir Alam 2012). Toutefois, rares sont les cas où ces changements, ces modifications sont mis en relation avec les contextes socio-économiques dans lesquels ils se produisent. Pourtant, quand cela est fait, les moteurs des processus invasif apparaissent à des échelles beaucoup plus vastes et conduisent à repenser les invasions comme des passagères de changements très globaux. L'expansion de l'ambroisie par exemple a été mise en relation avec les transitions politiques en Europe de l'Est à partir des années 1990 : ces transitions ont participé à une modification de la gouvernance de gestion des espaces agricoles et urbains, entrainant de larges espaces perturbés propice à l'ambroisie (Chauvel *et al*. 2006 ; Kiss & Béres 2006). A travers une approche historique de 1956 à 2003, Domènech *et al*. (2005) ont montré que le pattern actuel de l'invasion par l'herbe de la Pampa (*Cortaderia selloana)* en Catalogne (Espagne) peut s'expliquer par l'héritage historique de l'utilisation des terres entre mise en place de pâture, le nombre de modifications d'usages du sol, la subdivision des fermes, la durée d'abandon des terres et la pression d'urbanisation.

Les processus d'invasion ne peuvent donc s'appréhender dans l'ensemble qu'au travers de l'histoire de l'invasion, de l'introduction jusqu'à l'expansion (Lonsdale 1999 ; Chérubini 2006; Harris *et al*. 2007 ; Vilà & Ibáñez 2011) et dans le prolongement de l'histoire de la plante dans la zone d'origine où le processus a commencé (Hierro *et al*. 2005). Cette compréhension globale constitue une aide importante pour la réflexion et le choix de l'action (Williams *et al*. 2005). Elle pourra permettre de connaître les différentes voies d'introduction, d'identifier les facteurs favorisant l'expansion, et de connaître les voies de dispersion. Or, ces processus temporels sont très complexes et les données incomplètes (Vilà & Ibáñez 2011) : il y a souvent des introductions multiples, volontaires ou involontaires; l'histoire du milieu récepteur peut évoluer au fil du temps, etc. De plus les espèces introduites, avant de devenir envahissantes, connaissent une phase de latence qui peut s'étendre de quelques années à plus de cent ans (Mack *et al*. 2000), ce qui renforce l'idée que chaque histoire est particulière. Les méthodologies classiques mobilisées pour retracer l'histoire des invasions (comparaison de parts d'herbier, d'inventaires, de cartographies, analyses génétiques) ne sont pas toujours applicables : soit que l'échelle de temps soit incompatible avec la résolution temporelle de ces techniques, soit que les

cartographies ou les parts d'herbiers soient trop parcellaires ou hétérogènes, soit que l'espèce présente une structure génétique inadaptée aux analyses phylogéographiques.

A ce jour, à notre connaissance l'analyse fine de la dynamique spatio-temporelle d'une espèce végétale invasive au regard des interrelations entre le contexte socio-économique et les caractéristiques écologiques de la plante tout au long du processus invasif n'a jamais été fait ou de façon parcellaire (Chérubini 2006 ; Javelle *et al*. 2006 ; Javelle *et al*. 2010). Ce travail nécessite une approche méthodologique foncièrement interdisciplinaire et par là même hybride, une approche bricolée pour une meilleure élucidation du réel (Odin *et al*. 2010). En effet, des données de nature très variées (sociétales, écologiques, géographiques), souvent parcellaires et à des échelles spatiales variables doivent être collectées, et ce sur une large période historique (plusieurs centaine d'années). Dès lors, les cartes de répartitions côtoient les archives du 19ème siècle disponibles, les entretiens auprès des acteurs concernés par l'ajonc joignent des observations de terrains, et des inventaires floristiques sont mis en relation avec des articles d'anthropologie et de sociologie. Ces informations éclectiques contribuent à constituer « *un ensemble à chaque instant fini d'outils et de matériaux, […] contingent de toutes les occasions qui se sont présentées de renouveler ou d'enrichir le stock […] en vertu du principe que ça peut toujours servir* » (Lévi-Strauss 1962). Les données ainsi recueillies ont été croisées par lieu et par époque de manière systématique, ce qui nous a conduits à poursuivre une méthodologie cohérente permettant d'atteindre nos deux objectifs : retracer la dynamique spatio-temporelle de l'ajonc sur l'île de la Réunion et expliciter l'interaction entre les facteurs naturels et humains. L'ajonc, tout comme l'île de La Réunion possèdent les caractéristiques nécessaires à la conduite d'une telle approche théorique et méthodologique.

2. PRESENTATION DE L'OBJET D'ETUDE

2.1. L'ajonc d'Europe

Une espèce historiquement liée à l'humain. L'ajonc est une espèce très liée à l'histoire des sociétés humaines. Dans sa zone d'origine, les pays celtiques d'Europe de l'Ouest, il était utilisé en tant qu'auxiliaire agricole multi-usages (clôture, fourrage, engrais vert, litière). Dans les régions où il était cultivé, et notamment en Bretagne, il avait une grande importance économique et culturelle au 19ème siècle allant parfois jusqu'à être considéré comme une espèce emblématique (Beaulieu & Pouëdras 2014). Durant la constituions des grands empires coloniaux Européen, il a été introduit volontairement, essentiellement pour ses usages de

fourrage et de clôture, mais aussi pour des raisons affectives, sur tous les continents, et dans plus d'une vingtaine d'îles océaniques, dont l'île de La Réunion (Kueffer *et al*. 2010 ; Hornoy 2012 ; Atlan *et al*. 2015c). Dans la majorité des régions où il a été introduit, il est aujourd'hui considéré comme une espèce invasive majeure (Holm *et al*. 1997 ; Lowe *et al*. 2000 ; Giorgis 2015).

Une espèce pionnière. L'ajonc est un buisson épineux pouvant vivre jusqu'à 30 ans (Lee *et al*. 1986). A partir de 2 à 3 ans, l'ajonc fleurit plusieurs mois par an, et la production annuelle de graines -bien que très variable- peut atteindre plus de 10 000 graines par individu et par an. Ces graines conservent leur capacité germinative pendant plusieurs années voire dizaine d'années (Zabkiewicz 1976 ; Rees & Hill 2001). L'ajonc affectionne essentiellement les milieux ouverts (lande et friche), sur lesquels il peut former des fourrés denses et impénétrables (Richardson & Hill 1998). De plus, l'ajonc est une espèce pyrophile : sa présence favorise les incendies du fait de son fort pouvoir de combustion, et le passage du feu déclenche la germination de ses graines (Zabkiewicz & Gaskin 1978 ; Hely & Forgeard 1998). Toutes ces caractéristiques biologiques font de l'ajonc une espèce qui peut rapidement coloniser des espaces perturbés. Dans la zone d'origine, les pratiques culturales telles que les incendies volontaires, les fauchaisons, les défrichements ont ainsi joué un rôle important dans l'évolution des landes et la dynamique de l'ajonc (Bourlet 1980).

Une espèce facilement reconnaissable. Les populations d'ajonc sont en fleur presque toute l'année (Tarayre *et al*. 2007); leurs fleurs jaunes sont visibles de loin et se remarquent nettement dans le paysage réunionnais d'altitude, dont la végétation indigène est majoritairement composée de petites fleurs discrètes. Du fait de sa morphologie particulière (plante très épineuse), et de l'odeur caractéristique de ces fleurs (coco), les confusions avec d'autres espèces exotiques ou indigènes sont très peu probables. De plus, l'ajonc étant historiquement un auxiliaire agricole et une plante emblématique dans sa région d'origine (Beaulieu & Pouëdras 2014) sa reconnaissance par les explorateurs, botanistes, et agronomes en provenance d'Europe est rapide et quasi-certaine.

2.2. Contexte géo-historique de l'île de La Réunion

La Réunion est une île tropicale française dans le sud-ouest de l'Océan Indien. C'est une île volcanique, montagneuse, avec un point culminant à 3069 m d'altitude. De ce fait, malgré une petite superficie (2512 km²), elle comporte une multitude de climats et d'habitats différents, et présente un relief très accidenté travaillé par une érosion importante (Strasberg *et al*. 2005). Les

pentes sont sillonnées par de nombreux cours d'eau et encaissés allant des sommets jusqu'à la mer formant des « ravines » pouvant atteindre plusieurs dizaines de mètres de largeur et de hauteur. Traditionnellement deux grands ensembles sont distingués à la Réunion. Les Bas (< 400-600 m d'altitude) sont davantage cultivés, notamment en canne à sucre, sur des pentes à peu près régulières des bas de planèzes et concentrent les zones urbaines. Les Hauts (> 600-3000 m d'altitude) sont plus naturels et plus sauvages d'aspect, présentent des reliefs plus importants, disposent de terres plus boisées et accueillent les zones d'élevage ; c'est à cet étage, entre 1000 à 2500 mètres d'altitude que se développe l'ajonc (Hornoy 2012). Dans les Hauts du nord-ouest, trois cirques sculptent l'espace de l'île. Le cirque de Mafate, qui n'est accessible qu'à pied, est dominé par le Massif du Maïdo; ces deux régions étant séparées d'un rempart quasi-vertical de plus de 1000 m de hauteur. Dans les Hauts du sud Est, s'étend le Massif du volcan. Ces espaces naturels des Hauts de l'île ont été classés en 2007 en Parc National (40% de la superficie de l'île) et inscrits au patrimoine mondial de l'Unesco en 2012. Entre les trois cirques et le Massif du volcan s'établissent deux plaines d'altitudes, aux pentes plus douces et au climat tempéré. La plus grande, la plaine des Cafres, est une zone aujourd'hui majoritairement consacrée à l'élevage bovin. L'ajonc s'étend dans les Hauts à la fois dans des paysages agricoles comme la Plaine des Cafres et dans la végétation altimontaine du Massif du Maïdo reconnue comme l'une des plus riches en espèces endémiques de l'île. Ces deux sites constituent les sites d'observation privilégiés dans cette étude.

La Réunion a été découverte dès le XV^{ème} siècle mais elle n'a été habitée de façon pérenne qu'à partir de 1663, d'abord par des colons français et des malgaches. A partir du 18ème siècle, de nombreux esclaves sont débarqués sur l'île pour satisfaire le besoin en main d'œuvre particulièrement dans les plantations de café, puis, plus tard, pour les plantations de canne à sucre dans les Bas de l'île. Dès le 17ème, des esclaves ont fui les plantations pour se réfugier dans les Hauts de l'île et cultiver la terre, et en particulier dans les cirques du centre de l'île en raison de leur difficulté d'accès offrant une protection relative aux fuyards, souvent activement traqués. L'esclavage est aboli en 1848. Aux côtés des esclaves, les colons européens sont répartis en deux catégories, d'un côté « les gros blancs » qui sont des grands propriétaires terriens, et de l'autre, les « petits blancs des Hauts », dont le statut social est peu élevé. Ces derniers ont aussi cultivé les terres des Hauts (cirques et plaines d'altitude). La paupérisation d'une partie des colons européens distingue La Réunion de nombreuses autres colonies. L'île de La Réunion devient un département français en 1946, elle est aujourd'hui soumise aux

législations et administrations françaises et européennes, dont elle concentre toutes les institutions (Atlan & Darrot 2012).

L'île de La Réunion, de part ces caractéristiques historiques, géographiques et politiques constitue un laboratoire idéal pour une étude d'écologie historique fondée sur un jeu de données hybride : (i) elle est habitée de façon pérenne seulement depuis 350 ans, et l'a quasi toujours été par une seule nation, (ii) la transformation des paysages par les humains est récente et bien documentée, (iii) des archives sont disponibles sur la quasi-intégralité de l'histoire de colonisation, (iv) sa taille réduite permet d'appréhender les phénomènes naturels et sociaux dans leur ensemble et (v) elle concentre sur un espace restreint un jeu d'acteurs sur la gestion des milieux naturels, caractérisé par une superposition d'institutions et de législations aux échelles locale, nationale et européenne (Atlan & Darrot 2012).

3. DEMARCHE METHODOLOGIQUE

La démarche méthodologique employée a cherché à mettre en évidence conjointement la dynamique de l'ajonc et les facteurs explicatifs socio-naturels des différentes étapes du processus. Les différents types de données ont été collectés en simultané au fil d'aller-retour constants, et analysés par recoupements méthodiques par espace et par époque.

3.1. Cartographie de la répartition actuelle

Un élément essentiel afin de pouvoir décrire la dynamique spatio-temporelle de progression des populations d'ajoncs est d'établir la carte de répartition actuelle de l'ajonc sur l'île. Cette carte a été effectuée en compilant plusieurs bases de données géo-référencées établies par l'Office National des Forêts (ONF), le Parc National de La Réunion (massif du Maïdo, contours des patchs d'ajonc, Payet 2012 et Massif du Volcan, maille de 1 km², Beltran 2011) et le Conservatoire Botanique National de Mascarin (base de données Mascarine Cadetiana). Ces organismes prospectent régulièrement les milieux naturels protégés et actualisent en permanence leurs bases de données, ce qui nous conduit à considérer la cartographie actuelle de l'ajonc dans ces milieux comme exhaustive. Les contours des populations d'ajoncs ont été affinés par une prospection sur le terrain. Dans les zones non prospectées par ces organismes (*i.e.* les zones non protégées), la carte a été complétée en effectuant des prospections de terrain. Dans les plaines agricoles d'altitudes, une prospection par maille de 200 x 200 m le long des routes et des sentiers a été effectuée. Bien que toutes les mailles de cette zone n'aient pas été prospectées (certaines étaient situées dans des propriétés privées), le contour de la zone avec

ajoncs a pu être précisément délimité. Dans le reste de l'île, la présence éventuelle passée ou présente de l'ajonc a été documentée par les experts botanistes de La Réunion des structures mentionnées ci-dessus, et par les experts agricoles. Du fait de la diversité des méthodes de collectes, il a été décidé de représenter uniquement le contour des zones avec ajoncs pour les foyers étendus, et de signaler par des points la localisation des petits foyers et des pieds isolés.

3.2. Sources documentaires

Les documents historiques consultés ont contribué à décrire et expliquer la dynamique de l'ajonc sur l'île de La Réunion. Nous avons consulté des documents bibliographiques et autobiographiques des botanistes, jardiniers et explorateurs du 17ème au 19ème siècle (plus de 20 documents) dans lesquels nous avons cherché les traces des premières descriptions de l'ajonc. Nous avons parcouru des documents de littérature académique et grise (revues et ouvrages en géographie, botanique, agronomie, agriculture, ingénierie et aménagement du territoire) du 19ème siècle à aujourd'hui (plus de 500 documents), à travers lesquels nous avons cherché à la fois des mentions de l'ajonc à La Réunion, et des éléments de contextes socio-économiques ayant agi en synergie avec les caractéristiques biologiques de l'ajonc en faveur de son expansion géographique. Pour les même raisons, nous avons étudié de nombreux dossiers des archives disponibles (archives départementales de Saint-Denis, archives des évêchés, archive de l'Association Développement Rural Réunion). Enfin, les fiches d'inventaires de Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique (ZNIEFF) réalisées de 1980 à 2000, décrivant le milieu et les espèces végétales, nous ont permis d'identifier des zones où l'ajonc a été présent mais ne l'est plus aujourd'hui, et de mettre en relation l'expansion de l'ajonc avec des perturbations du milieu (255 fiches). Parmi les documents consultés, 141 documents (6 avant 1900, 12 entre 1900 et 1949, 99 entre 1950 et 2010, 24 entre 2011 et 2014) mentionnent directement l'ajonc.

3.3. Entretiens semi-directifs

Des entretiens semi-directifs* ont été conduits auprès des usagers des espaces constituant les principales populations actuelles d'ajonc mis en évidence par la carte de répartition. Tout comme pour les documents, les principaux thèmes abordés dans les entretiens visent à apporter des éléments pour les deux objectifs, ils concernent l'introduction de l'ajonc sur l'île, la dynamique paysagère du lieu de vie et/ou de travail de l'enquêté de son enfance à aujourd'hui, le contexte social, économique et technique. Les individus enquêtés ont été choisis en fonction de leur expérience en lien avec des végétaux sur toute ou partie de La Réunion, et sur une large

gamme d'âge, de 28 à 94 ans. Au total, 48 entretiens ont été réalisés entre 2013 et 2014 : 15 éleveurs, 15 agents de l'ONF ou du Parc National, 7 habitants et usagers, 5 botanistes, 6 experts du territoire et de l'aménagement rural. Parmi les enquêtés, il y a 45 hommes et 3 femmes, ce déséquilibre est important mais semble refléter la situation dans le monde agricole et de la foresterie.

L'ajonc fait l'objet d'un nombre important d'autres dénominations à La Réunion. Il peut être appelé *ajonc (épineux), ajonc marin, genêt (épineux), z'épine, z'épinard (des Hauts), épinard, sapan*. Tout ce vocabulaire a été pris en compte dans les recherches documentaires comme dans les entretiens. Dans la suite du document nous avons employé le terme ajonc, en dehors des citations d'enquêtés où nous préservons le vocabulaire original.

4. RESULTATS

Les résultats sont structurés en quatre grandes parties : la répartition actuelle de l'ajonc à La Réunion, le contexte des premières introductions sur l'île, l'histoire de la dynamique dans l'espace agricole de la Plaine des Cafres, et enfin celle dans le Massif du Maïdo. Dans chacun de ces espaces sont présentés successivement la dynamique spatiale de l'ajonc et les facteurs naturels et sociétaux explicatifs

4.1. Répartition actuelle

L'ajonc et présent dans trois foyers principaux et dans des petits foyers isolés à leur périphérie (figure 6-1). Premièrement, sur la zone agricole de la Plaine des Cafres, il est présent sur une surface de l'ordre de 80 km² et forme des fourrés denses continus sur une surface de l'ordre de 10 km². Deuxièmement, l'ajonc est présent dans la zone hybride milieu naturel/agricole nommée Piton de l'eau (massif du volcan) sur une surface de l'ordre de 15 km² et forme des fourrés denses sur une surface de 5 km². Ces fourrés denses se concentrent principalement au sein et aux abords des concessions agricoles (enclaves cultivées louées par l'ONF à des éleveurs de bovin en pâturage extensif). Troisièmement dans le Massif du Maido, il est présent sur une surface de l'ordre 14 km² et forme des fourrés denses continus sur une surface de 2,5 km². Les foyers en milieu naturel protégé se sont avérés nettement plus petits que celui de la zone agricole de la Plaine des Cafres. Ce dernier avait jusqu'à présent échappé aux efforts de cartographie des gestionnaires, principalement parce que les zones agricoles ne sont pas sous leur responsabilité administrative.

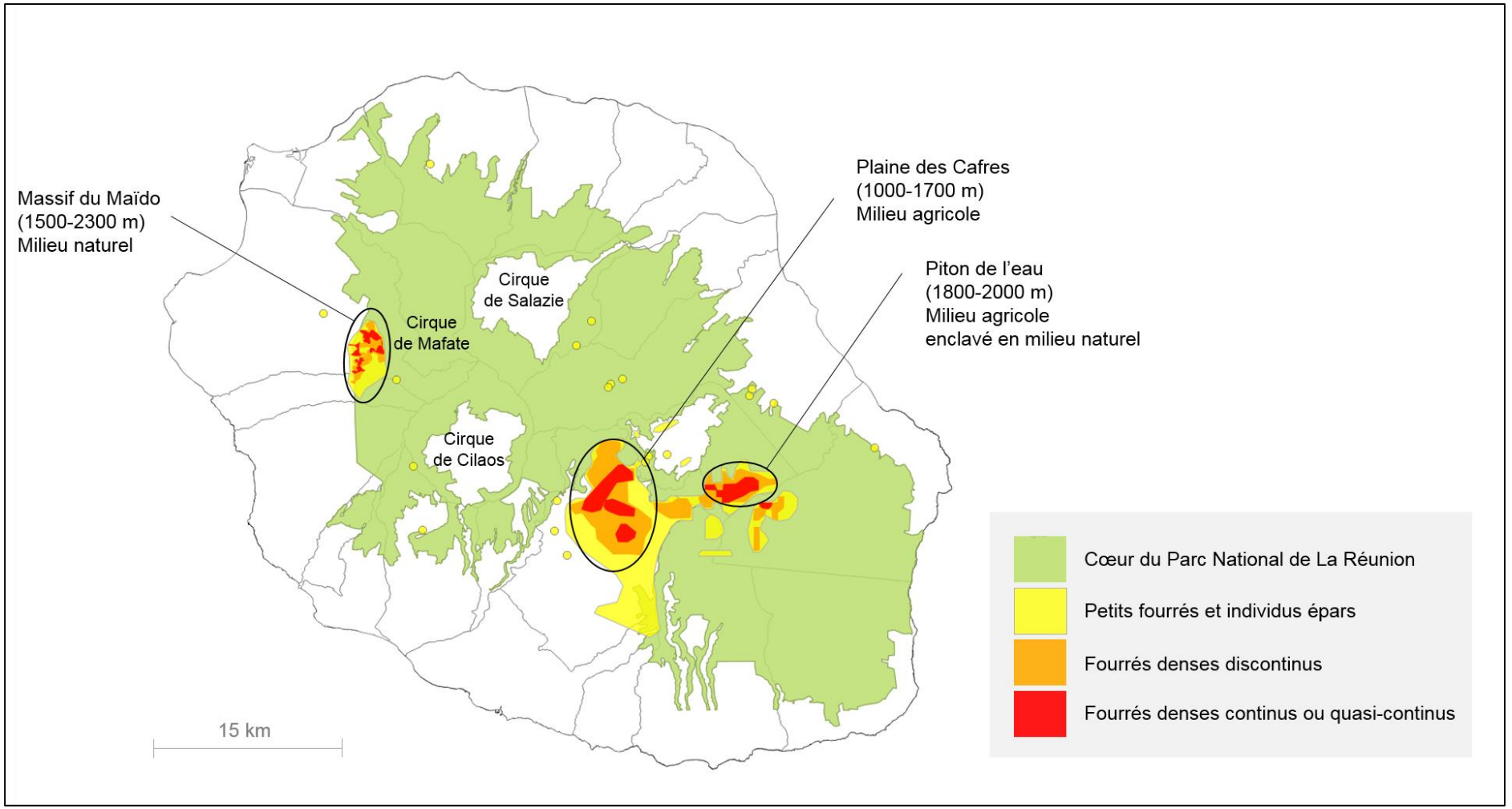

Figure 6-1 – Répartition actuelle de l'ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*) sur l'île de La Réunion en fonction de la densité des foyers (2014)

4.2. Une présence sur l'île vieille de plus de 190 ans

La première mention de l'ajonc à La Réunion date de 1825 : il est présent au jardin de naturalisation de Saint-Denis. Le botaniste-jardinier qui tient un catalogue des espèces cultivées précise que l'ajonc est originaire de France. Toutes les espèces originaires de France plantés dans ce jardin venaient sous forme de graines du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris, ce qui est donc sans doute le cas de l'ajonc. Il a été introduit à La Réunion pour un « usage économique » (Bréon 1825), ce qui, au 19ème, était souvent synonyme d'usage agricole, car l'agriculture était la base économique de l'île (Cadet 1977). En 1856, l'ajonc est de nouveau cité dans le *Catalogue des végétaux cultivés au jardin du Gouvernement à l'île de La Réunion* (Richard 1856). En 1853, il a été présenté à l'exposition agricole et industrielle de Saint-Denis (Moreau [1858] 1975). Ainsi, l'ajonc a été cultivé au jardin de Saint-Denis au moins de 1825 à 1856, soit pendant plus de 30 ans en vue de sa naturalisation pour un usage économique agricole. A l'altitude du jardin (578 m), et sous les conditions climatiques en résultant, la naturalisation de l'ajonc n'est pas possible (Hornoy 2012; Limbada 2015).

L'ajonc est présent sur l'île depuis plus de 190 ans, ce qui représente plus de la moitié de sa période d'habitation (350 ans). Dans les deux parties suivantes, nous allons voir pourquoi et comment l'ajonc a été introduit et s'est installé et étendu dans deux des foyers actuels principaux, d'une part dans un milieu agricole, la Plaine des Cafres et d'autre part dans un milieu naturel, le Massif du Maïdo.

4.3. L'ajonc et les agriculteurs de la Plaine des Cafres

La plus ancienne description de l'ajonc naturalisé concerne la Plaine des Cafres, elle remonte à 1862 par C. Jacob de Cordemoy (Jacob de Cordemoy 2004). Les textes plus anciens (de 1800 à 1850), écrits par des botanistes, voyageurs ou ingénieurs européens listent des plantes européennes (avec un certain patriotisme) (Bory de Saint-Vincent 1804 ; Textor De Ravisi 1850), mais l'ajonc n'est jamais mentionné. A partir de 1862, l'ajonc est décrit de manière récurrente sur la plaine, jusqu'à aujourd'hui.

4.3.1. Phase d'introductions de l'ajonc à La Plaine des Cafres

4.3.1.1. Une localisation et une datation précises dans les mémoires

Plusieurs enquêtés de la Plaine des Cafres, habitants et éleveurs, ont donné des informations concordantes sur une localisation précise du lieu d'introduction de l'ajonc, dans une Ferme

Modèle créée en 1849 par un célèbre Bois Joly Potier[1] et exploitée pour l'élevage jusqu'en 1889 (propriété de 382 ha) (Bois Joli Potier 1871). Un couple d'éleveurs racontent « *nos parents disaient que c'était il y a longtemps. Un ancien régisseur des esclaves, Bois Joly Potier, c'est lui qui aurait introduit l'ajonc* », et un habitant « m*oi, j'ai toujours entendu que c'était Bois Joly Potier qui a introduit les zépines à la Plaine des Cafres, dans la ferme modèle* » (2013). Actuellement, cette zone est exploitée par une coopérative agricole dont les terrains sont très envahis par l'ajonc. Les écrits confirment que dans sa volonté de coloniser la plaine, de lancer et de développer la culture et l'élevage, Bois Joly Potier a introduit plusieurs espèces exotiques (Revue coloniale 1857 ; Mahy 1891 ; Patu de Rosemont 1956 ; Lavaux 1998), bien que l'ajonc ne soit pas explicitement mentionné. Il est donc très probable que l'ajonc ait été planté pour la première fois autour de 1850 sur la Ferme Modèle, et il est certain qu'il s'est naturalisé peu de temps avant 1862. Dans l'encyclopédie de La Réunion (Chaudenson 1980, tome 3, la vie rurale), l'introduction de l'ajonc est imputée à Lépervanche, sous-inspecteur des Forêts et propriétaire de terrain sur la Plaine, et est datée en 1883. Il s'agirait d'une seconde introduction sur la plaine. L'ajonc aurait donc été introduit au 19ème dans deux fermes de la Plaine des Cafres (figure 6-2, a).

[1] Bois Joli Potier (de son vrai nom Henri-Laurent Potier) : en sus de son métier d'agriculteur, il est également syndic de la Plaine des Cafres de 1855 à 1872, ce qui consiste a effectué le travail de maire-adjoint, de commissaire de police, de conservateur des eaux et forêts, de juge de paix et d'agent de l'administration (Fontaine 1988).

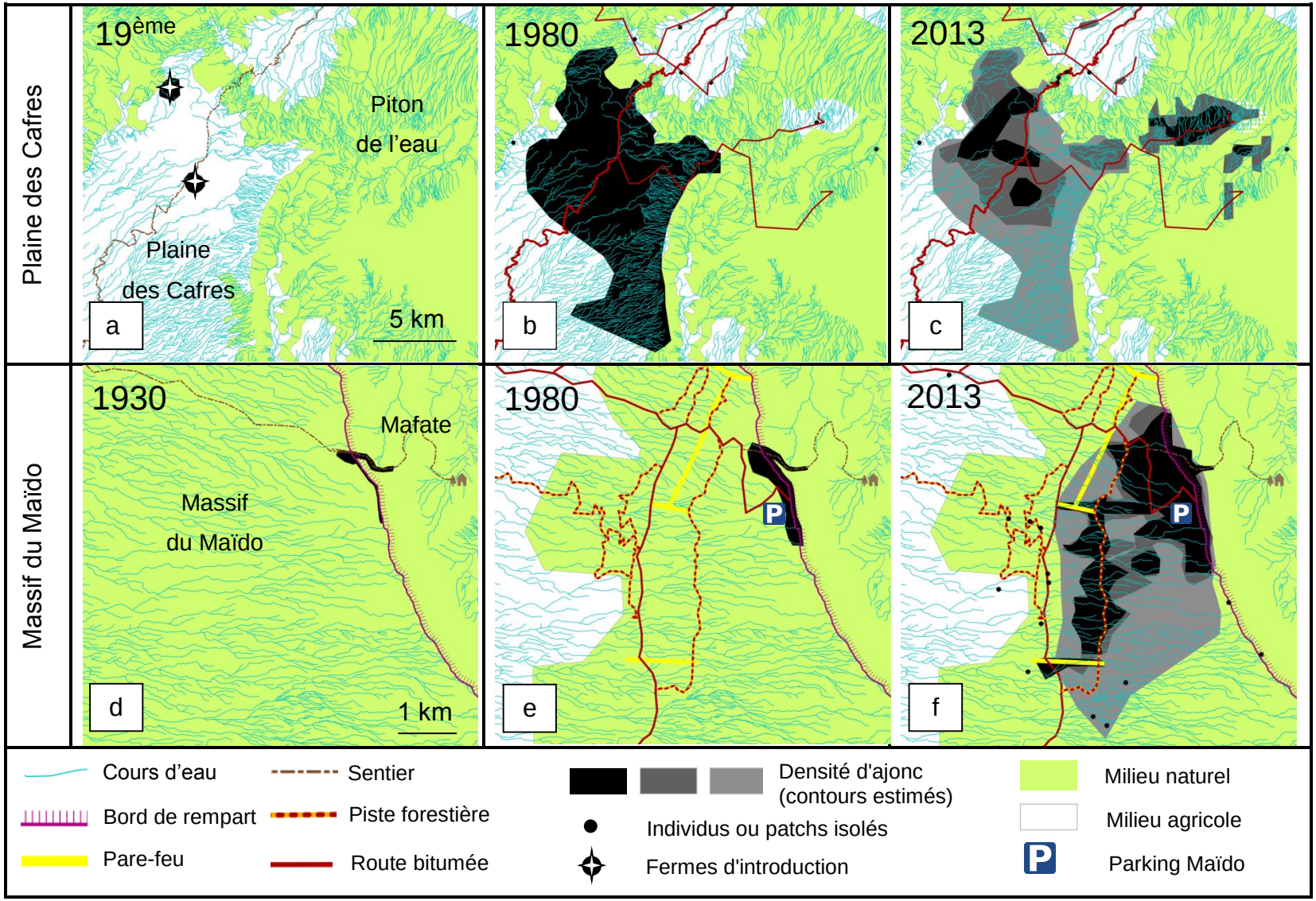

Figure 6-2 – Dynamique d'expansion de l'ajonc à la Plaine des Cafres (a, b, c) et sur le Massif du Maïdo (d, e, f)

4.3.1.2. Des motivations utiles et esthétiques de l'introduction

Le fait que la Plaine des Cafres soit une zone agricole suggère que l'ajonc y a été introduit pour un usage agricole. De plus, le 19ème siècle est aussi l'époque où l'ajonc était utilisé et promu en France, au point que plusieurs documents de ce siècle encouragent la culture de l'ajonc dans les colonies pour des usages liés à l'agriculture (Hornoy 2012). Cependant, la « *légende créole* » réunionnaise fréquemment invoquée raconte que l'ajonc aurait été introduit par un curé breton pour lui rappeler son pays natal.

L'alimentation animale - Les éleveurs enquêtés sont nombreux à citer comme explication de l'introduction de l'ajonc son usage dans l'alimentation animale. La quasi-totalité des animaux élevés sur la plaine des Cafres ont été mentionné (âne, moutons, cabris, chevaux, bovins). Cet usage est également mentionné par les éleveurs racontant en détail l'introduction de l'ajonc à la « *Ferme Modèle* », tenue par Bois Joly Potier : « l'*alimentation des bourriques* », « *la nourriture des animaux* » (des éleveurs 2013). Un article de 1937 portant sur l'élevage rationnel dans l'île de La Réunion (Hanens 1937) indique que « *l'ajonc joue, dans l'alimentation du bétail à La Réunion, un rôle de premier plan* », notamment par le fait qu'il est le seul fourrage disponible toute l'année, mais l'auteur ne précise pas si c'est là la raison d'introduction. Deux documents plus récents (Lavergne 1978, 1980) mentionnent une introduction de l'ajonc à la Plaine des Cafres au cours du 19ème comme fourrage[2], usage qui aurait notamment été testé par Lépervanche. Cependant, aucun enquêté ne mentionne ni l'introduction ni l'existence à La Réunion de broyeurs utilisés en France et indispensable à la préparation de l'ajonc ; et seul l'article de (Hanens 1937) fait état de « *broyeur* » et d' « *ajonc broyé* » sur l'île, mais « *préparés sans soin et distribué irrégulièrement* ». A La Réunion, l'ajonc a davantage été utilisé comme aliment animal sans préparation, et pour les moutons et les chèvres qui peuvent se nourrir de l'ajonc sur pied (jeunes pousses) que comme dans la zone d'origine en tant que fourrage pour les bovins à l'étable. Deux hypothèses ont été formulées pour expliquer le non transfert des savoir-faire de préparation fourragère de l'ajonc de France vers La Réunion : l'inadéquation entre préparation fourragère et type d'agriculture pratiqué à La Réunion (très extensive), et l'absence d'écrits sur le savoir-faire paysans bretons (Atlan *et al*. 2015c).

Les clôtures défensives- Un autre usage fréquemment mentionné par les enquêtés, et cité dans l'*Atlas linguistique et ethnographique de la Réunion* de Carayol (1984) est l'utilisation de

[2] Aucun document d'époque (XIXème) ne mentionnent en revanche les contextes et motivations de l'introduction de l'ajonc à la Plaine des Cafres, ni en tant que fourrage, ni en tant que clôture, ni en tant que plante ornementale

l'ajonc afin de constituer des haies vives ou clôtures défensives, notamment, « *pour empêcher les gens de rentrer dans la ferme, […] dans les champs* », ou « *pour empêcher les animaux de sortir et pâturer dans les espaces communs* ». De nombreux champs sont encore bordés d'ajoncs aujourd'hui (figure 6-3). La constitution de clôture répond au contexte règlementaire du milieu du 19ème siècle. En effet en 1851, lorsque les concessions de la Plaine des Cafres sont attribuées, les bénéficiaires devaient obligatoirement les enclore « *soit par des haies ou tout autre moyen de défense dans les quatre ans, à compter du jour de la mise en possession, et par quart d'année en année* », sous peine de se voir confisquer « *toutes les parties qui ne seraient pas closes* » (Textor De Ravisi 1852). Or l'île de La Réunion ne compte aucune plante indigène ou endémique épineuse pouvant constituer des clôtures défensives (com. pers. J. Dupont, Société Réunionnaise pour l'Étude et la Protection de la Nature). L'ajonc constituait lui une plante pouvant efficacement remplir ce rôle, rôle qu'il remplissait par ailleurs bien en Europe et dans de nombreuses autres colonies européennes (Atlan *et al*. 2015)

Figure 6-3 - L'ajonc dans les bords de champs à la Plaine des Cafres (Udo, 2014)

La nostalgie- A l'image de la légende locale, des auteurs lient l'introduction de l'ajonc à des motivations de l'ordre de l'esthétique, l'affectif et la nostalgie. Il s'agit toujours d'ouvrages rédigés bien après que l'introduction ait effectivement eu lieu. L'introduction est alors toujours liée à la Bretagne, et imputée tantôt à un religieux, « *introduit, dit-on, par un prêtre breton*

soucieux d'évoquer sa lande natale » (Benda 1956), tantôt à des colons : « *un colon breton qui avait la nostalgie de la lande natale fit venir quelques plants d'ajonc qu'il planta devant sa porte* » (Vailland 1964 ; Lavergne 1980 ; Bonniol & Benoist 1994). Certains enquêtés font également état de cette introduction sentimentale. Certes une introduction par les bretons est vraisemblable, en effet, ils sont nombreux à être venus s'installer à La Réunion, et notamment à la Plaine des Cafres (Blache 1949 ; Bourde de la Rogerie 1998). De plus, l'ajonc est une plante très emblématique en Bretagne au 19ème siècle. En revanche, une introduction initiale par un curé breton semble en fait très peu probable : la paroisse la plus proche de La Plaine des Cafres a ouvert en 1859 et se situe dans le bourg du Tampon à plus de 25 km, et le premier curé breton n'est arrivé qu'en 1864, soit après que l'ajonc soit naturalisé. Ce curé n'a donc pas pu être à l'origine de la première introduction. Les motivations liées à l'agriculture, et à l'affectif ne s'opposent pas, bien au contraire. Certains enquêtés mentionnent bien les deux aspects, et finissent presque toujours par dire que l'ajonc a été « *introduit parce qu'ils trouvaient ça joli tout compte fait* » (un éleveur, 2013).

4.3.2. Dynamique spatio-temporelle à la Plaine des Cafres

4.3.2.1. Une longue phase d'expansion suivie d'une récente phase de régression

Aucun document consulté ne compare la répartition de l'ajonc avec une situation précédente. Toutefois, une lecture chronologique des descriptions permet de mettre en évidence l'évolution d'un ajonc « *aux allures de plante indigène* » (Jacob de Cordemoy 1895) vers une espèce dominante dans les milieux ouverts, jusqu'à s'étendre dans les années 1970 sur 7000 ha (Université de la Réunion 1973) (tableau 6-1 et figure 6-2, b). Ainsi, en à peine plus de 100 ans, il s'est installé sur toute la Plaine des Cafres de 1000 à 1700 m d'altitude environ, soit dans les conditions climatiques qui lui sont favorables dans les régions tropicales (Hornoy 2012). A partir de 1980-1990, la répartition de l'ajonc est beaucoup moins décrite dans les documents concernant la Plaine des Cafres, hormis dans les itinéraires techniques mis en place pour le supprimer ou le contrôler (ONF 1987 ; Blanfort 1996 ; Barbet-Massin *et al*. 2003), ce qui nous informe sur le fait qu'il était toujours présent et abondant, mais géré. Ainsi, ce sont davantage les entretiens auprès des éleveurs et des responsables agricoles (Association Réunionnaise de Pastoralisme ARP, Chambre d'agriculture CA974, Groupement de Défense Sanitaire GDS, ONF) qui ont permis d'avoir des informations sur la dynamique de l'ajonc pendant les 35 dernières années. La quasi-totalité des enquêtés s'accordent sur le fait qu'il y a moins d'ajoncs aujourd'hui que dans le passé, et que cette diminution des « *landes à ajoncs* » a commencé dans les années 1980-1990.

Tableau 6-1 Les différentes étapes de la dynamique des ajoncs à La Plaine des Cafres

1850	Introduction (localisation précise, ferme modèle) [1]	Introduction
1862	« *naturalisé depuis peu* »[2]	Etablissement
1895	« *allure de plante indigène* » [3]	
1904	« *abonde sur la Plaine des Cafres* »[4]	Expansion
1925	« *des champs immenses* »[5]	
1931	« *de vastes espaces sont couverts d'ajonc* »[6]	
1956	« *la presque totalité de la plaine est occupée par des ajoncs* » [7] « *caractère gravement envahissant* »[8]	
1973	« *les quelques 7000 hectares de parcours domaniaux sont soumis aux atteintes de la flore arbustive parasite (ajoncs)* »[9]	
1978	« *des landes* [d'ajoncs] *presque continues* »[10]	
1991	« *Il y a aussi de vastes pâturages naturels à moutons, piquetés d'ajoncs, de joncs et de quelques « branles »*. »[11]	Régression
1990 2010	« *beaucoup moins d'ajonc qu'avant* »[1]	

Sources : 1 : entretiens semi-directifs auprès des éleveurs et des responsables agricoles ; 2 : Jacob de Cordemoy [1862] 2004; 3 : Jacob de Cordemoy 1895; 4 : Musée colonial de Marseille (France) 1904 ; 5 : Société nationale d'acclimatation de France 1925 ; 6 : May & Verdat 1931 ; 7 : Institut de recherche scientifique de Madagascar 1956; 8 : Benda 1956 ; 9 : Université de la Réunion 1973 ; 10 : Lavergne 1978; 11 : Raunet 1991.

Le processus d'invasion de l'ajonc sur la Plaine des Cafres comprend donc une phase d'introduction entre 1850-1883, une phase de naturalisation entre 1850-1895, une phase d'expansion entre 1900-1980 concomitante dans les dernières décennies à l'apparition de nouveaux foyers, suivie d'une phase de régression des densités sur la Plaine des Cafres entre 1980-2010 mais d'une augmentation des surfaces colonisées dans les foyers plus récents (figure 6-2, a, b et c). Le pic de présence de l'ajonc sur la Plaine semble donc avoir été atteint dans les années 1970-1980, ce qui est confirmé par les entretiens auprès des habitants, éleveurs et responsables agricoles. Un responsable agricole se souvient de son arrivée sur l'île en 1980 : « *Le premier jour où je débarquais à la Plaine des Cafres* […], *je voyais des ajoncs partout de part et d'autre de la route, c'était tout jaune* » (2013). De même, un habitant témoigne « *le moment où il y avait le plus d' zépines, c'était dans les années 70, 80, avant il y en avait pas autant* » (2013).

4.3.2.2. Facteurs explicatifs de la phase d'expansion (1900-1980)

L'expansion de l'ajonc à la Plaine des Cafres est possible parce que les conditions climatiques et pédologiques lui sont favorables et d'autant plus parce qu'il a subit une relâche de ses ennemis naturels et notamment les prédateurs de graines (**PARTIE 2**). Elle a aussi été

favorisé parce qu'il n'y a pas eu de transfert de savoir-faire entre la France et La Réunion pour la valorisation et la gestion agricole de l'ajonc. Nous allons voir dans cette partie que l'expansion est aussi due aux modifications d'usages du sol et à l'apparition croissante de friches ou « *vieilles jachères* », favorables au caractère pionnier et rudéral de l'ajonc, qui apprécie les milieux ouverts et est compétitif sur les sols pauvres voir stérile. Le développement de ces friches, dû à des défrichements et des abandons de terres agricoles, a des causes sociales multiples, émanant de mesures socio-politiques, prises à l'échelle régionale et nationale et remontant pour certaines à plusieurs siècles (figure 6-4).

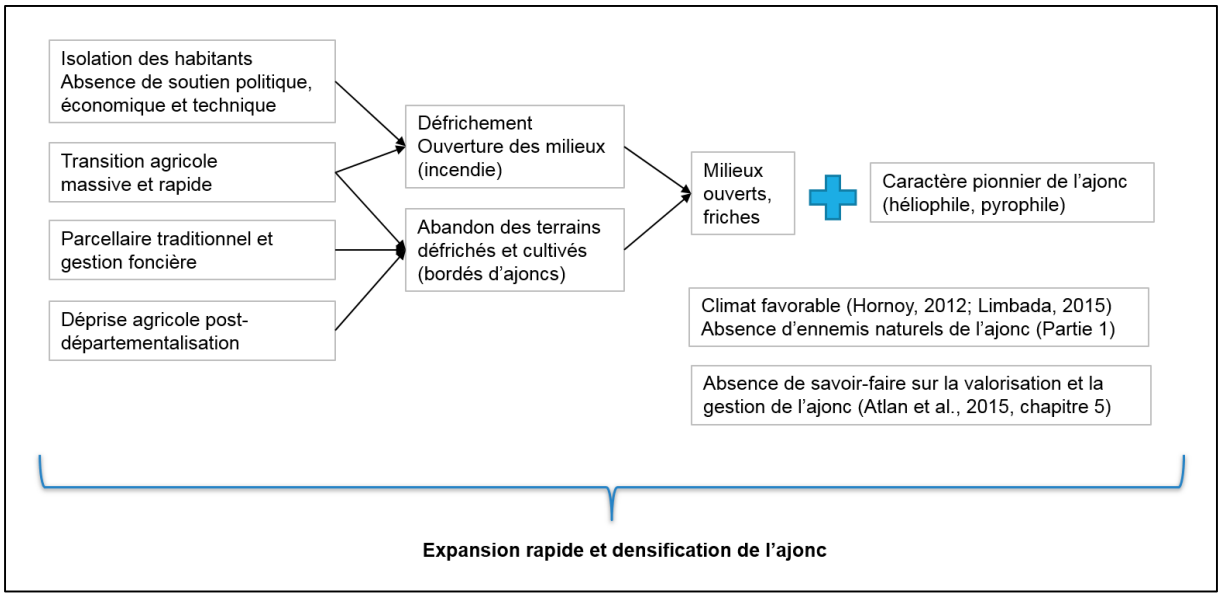

Figure 6-4 Facteurs explicatifs de l'expansion de l'ajonc à La Plaine des Cafres entre 1900 et 1980

Défrichement et incendies **–**Le climat rude (hiver froid et humide), la pauvreté du sol et les difficultés techniques et économique à la conduite d'un élevage à la plaine des Cafres ont conduit à l'abandon des terres agricoles très peu de temps après l'attribution des concessions (Bois Joli Potier 1871 ; Defos de Rau 1960 ; Bertile 1978 ; Fontaine 1988). La population restante, les « petits blancs des Hauts», est majoritairement désargentée et paupérisée (Dalama 2006). Oubliés des politiques de développement de l'île jusqu'aux années 1980, ils n'ont souvent eu d'autres solution, devant la pauvreté des sols et le manque de moyens techniques et économiques, que de multiplier les défrichés, par coupe ou brulis, pour pouvoir cultiver leurs aliments de subsistance. Les incendies en particulier ont été très fréquents au moins depuis le 19ème siècle et jusqu'à récemment (Textor De Ravisi 1850 ; Defos de Rau 1960 ; Lechartier

2009[3]). Ils permettaient de créer des zones de pâturage pour l'élevage extensif (ONF 1987 ; Delcour 1993). Les incendies ont contribués à ouvrir le milieu mais ont aussi contribué à lever la dormance des graines des ajoncs, qui sont parmi les premières à germer. L'ajonc a ainsi pleinement profité des pratiques de culture pour s'étendre sur la plaine (Blanfort 1996).

Les transitions agricoles- A partir de la fin du 19ème, la transition agricole rapide et massive de l'élevage extensif à la culture et distillation du géranium (Defos de Rau 1960) a conduit à l'apparition de friches par au moins deux voies. Premièrement, les terrains ouverts utilisés pour l'élevage, bordés d'ajoncs, se retrouvent à l'abandon (Defos de Rau 1960). Deuxièmement, la culture même du géranium a entraîné des défrichements considérables dans les hauts pour la plantation et pour la collecte de combustible à alambics (Kopp 1937). En 1970-1975, l'arrêt de la culture du géranium accentue encore l'expansion de l'ajonc : les terrains défrichés pour la culture du géranium ou pour la collecte de bois ont été laissé à l'abandon (Defos de Rau 1960; Benoit 1991).

Le parcellaire traditionnel et la gestion du foncier- Depuis le début de la colonisation de La Réunion (17ème siècle), l'île a été découpée « *du battant des lames au sommet des montagnes* », et ces lanières ont été attribuées à de grands propriétaires (Lavaux 1998). Au fil des générations ces lanières ont été divisées par héritage dans le sens de la longueur, ce qui a conduit à des terrains en bande très fines (parfois de quelques mètres de large). Malgré un redécoupage des terrains agricole au moment de l'attribution des concessions au 19ème siècle (Textor De Ravisi 1850, 1852), certaines de ces lanières subsistent et, n'étant adaptées ni à une mise en culture ni au pâturage, conduisent souvent à l'abandon et l'enfrichement (Dalama 2006). En 1990, d'autres facteurs liés à la gestion du foncier maintiennent voir favorisent l'abandon des terres: l'indivision des terrains depuis deux à trois générations, la non identification des propriétaires, les difficultés de suivi de foncier et les erreurs de cadastre (Guellec 1992).

La grande déprise agricole- La départementalisation de La Réunion en 1946 apportent des moyens humains et financiers considérables, mais les premières étapes du développement apparaissent à partir des années 1960 exclusivement sur la frange littorale de l'île, les Bas, et aucunement dans les Hauts (dont la plaine des Cafres) (Benoit 1991 ; Dalama 2006). Ces masses financières et la main d'œuvre nécessaire dans les Bas vont bouleverser les structures sociales

[3] Un suivi des incendies réalisé par l'ONF de 1954 à 1957 répertorie 10 incendies de surface variée (2,65 à 638 ha) pour un total de 1300 ha brûlés (Lechartier 2009).

et économiques, notamment en créant un exode rural important des Hauts de l'île vers les Bas de l'île et donc une déprise agricole dans les Hauts (Defos de Rau 1960).

4.3.2.3. Facteurs explicatifs de la phase de régression (1980-2010)

La régression de l'ajonc sur la période 1980-2010 est majoritairement liée à la reconquête des Hauts pour un élevage plus productif basé sur le modèle européen. Cette modernisation de l'élevage a été une des mesures phare du Plan d'Aménagement des Hauts (PAH) de La Réunion, qui a pris son essor à partir des années 80 suite à une forte implication des élus, des administrations, des collectivités locales, de l'ONF, des socioprofessionnels sur le terrain (Guellec 1992 ; Dalama 2006). Le développement de l'élevage est alors reconnu comme un enjeu clé dans l'aménagement du territoire et dans la structure socio-économique de l'île (Benoit 1991). Les friches précédemment délaissées et abandonnées sont revalorisées et sous contrôle. L'ajonc est arraché, détruit. Les jeunes plants n'atteignent que rarement l'âge adulte et n'ont pas le temps de se reproduire (reproduction à partir de 2, 3 ans) (figure 6-5).

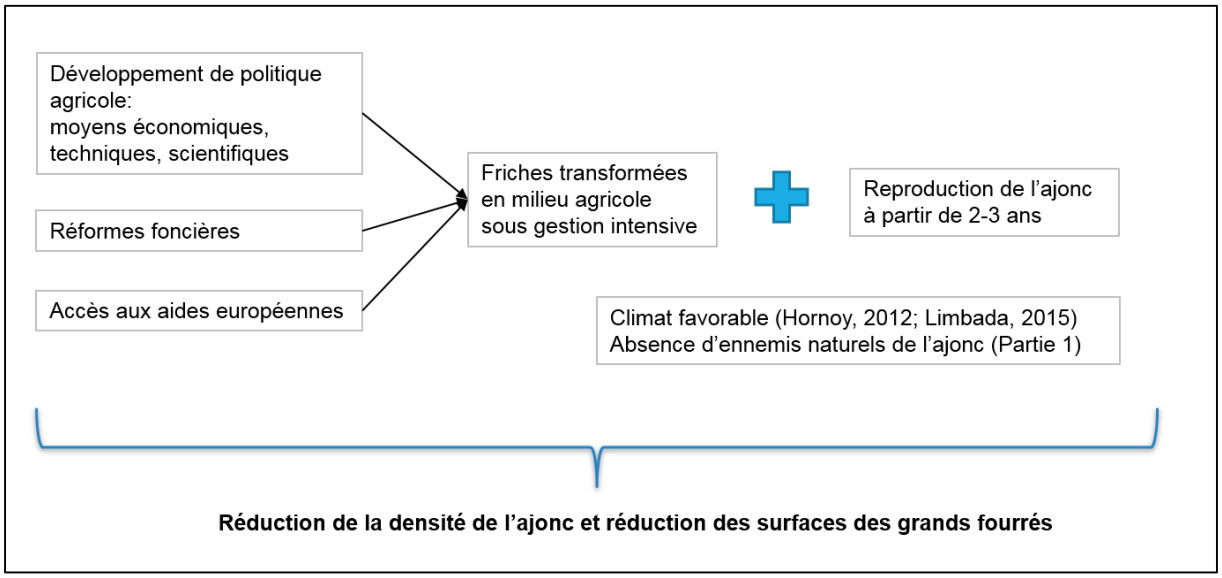

Figure 6-5 Facteurs explicatifs de la réduction de la densité de l'ajonc à La Plaine des Cafres entre 1980 et 2010

Une efficacité technique croissante et un accès aux aides agricoles européennes - Le développement de l'élevage sur les plans techniques et économiques bénéficie du soutien de politiques volontaristes et des financements importants de l'Europe, l'Etat, la Région, etc. A partir des années 1980, des études technico-économiques vont être conduites par différents acteurs du monde agricole (ARP, CA974, Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement CIRAD), soutenus par les collectivités locales et des banques afin de mettre en place des itinéraires techniques, et permettre les travaux de

mécanisation sur de grandes surfaces pour la mise en place de prairies. Le directeur de l'ARP illustre par ces propos le lien entre cette efficacité technique et la diminution de l'ajonc dès les années 1980 « *les bulldozers sont arrivés, et en quelques années, en deux décennies, on a tout foutu par terre. A cette époque, sur l'ensemble des Hauts, on créait 600-700 ha de prairies chaque année, c'est pas mal. De l'ajonc, il y en a beaucoup moins qu'avant, on peut encore en trouver dans quelques friches, mais il y en a bien moins qu'avant, il y a eu beaucoup de défrichements, de mise en place de pâturages, donc l'ajonc c'est plus vraiment un problème* » (2013). Dès les années 1990, la majorité des zones ayant une vocation pastorale est mise en valeur et exploitée. Aujourd'hui, pour les éleveurs enquêtés, la régression des ajoncs résulte clairement de leur action technique et « *acharnée* » pour réduire la surface occupée par cette espèce : « *C'est un travail de 30 ans quand même. […] on les surveille de près*" » (un éleveur, 2013). Les associations (ARP) et institutions agricoles (CA974, Direction de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Forêt DAAF) ont un discours concordant pour lesquels l'ajonc n'est pas ou plus un problème sur la plaine depuis au moins 10-15 ans du fait des itinéraires techniques mis en place (ex: Blanfort 1996 ; Barbet-Massin *et al*. 2003), des moyens techniques disponibles et du travail des éleveurs. Pour le directeur de l'ARP, l'ajonc « *fait partie des ligneux qu'ils* [les éleveurs] *ont l'habitude de gérer* », le responsable élevage de la chambre d'agriculture conclue qu' « *ils le maitrisent* […] *seul et individuellement* », enfin pour un responsable phytosanitaire de la DAAF, « *l'ajonc est sous contrôle* » (2013).

Par ailleurs, au cours des années 1980, le passage du statut de « *propriétaire d'animaux* » à celui « *d'éleveur individuel* » permet à ces derniers un accès aux aides financières et techniques nationales et européennes en particulier pour les défrichements mécaniques (Raunet 1991).

Une réforme foncière favorable - Le PAH a reposé sur la mise en valeur pastorale de « terres incultes ou/et dégradées », souvent colonisées par l'ajonc. Après une législation en 1981, la politique des terres incultes se développe dans les années 85-88, et se renforce suite au décret du 26 juin 1990: les terres qui ne sont pas cultivées seront rachetées par la Société d'aménagement foncier et d'établissement rural (Safer) et redistribuées à des personnes souhaitant se lancer dans la culture ou l'élevage ou agrandir leurs exploitations (Guellec 1992). Par ailleurs, sur les terrains qu'elle attribuait aux éleveurs, la Safer apportait un soutien logistique et financier : elle pouvait financer la location d'engins agricoles pour aplanir les terrains, et le désherbant visant à détruire les repousses d'ajoncs. Un éleveur témoigne du lien entre cette politique, et la diminution des ajoncs : « *Les terrains étaient abandonnés, les*

propriétaires faisaient rien, mais ou pouvait rien faire dessus non plus, c'était pas à nous. Après la Safer a pris ces terrains-là, a revendu aux agriculteurs. Le terrain où est mon frère là, c'était un grand terrain qui était abandonné depuis je ne sais combien d'années, était en zépine, et la Safer a partagé, en 4-5 éleveurs […]. *Avec les pâturages que nous a fait, au piton bleu n'avait que ça, mais ça a été détruit* » (2013).

4.3.2.4. Dispersions et apparition de nouvelles populations

Il existe actuellement une dizaine de foyers d'ajonc autour de la Plaine des Cafres en dehors de l'expansion du foyer mère (figure 6-2, c). Les introductions dans ces foyers apparaissent toutes comme postérieures aux années 1960-1970, ce qui correspond à la phase d'expansion maximale des ajoncs sur la Plaine des Cafres. Les témoignages et l'analyse des activités anthropiques pendant cette période permettent de formuler des hypothèses sur les modes de dissémination des graines d'ajonc caractérisés par une très petite taille, une grande résistante aux chocs et une durée de vie de plusieurs années (figure 6-6).

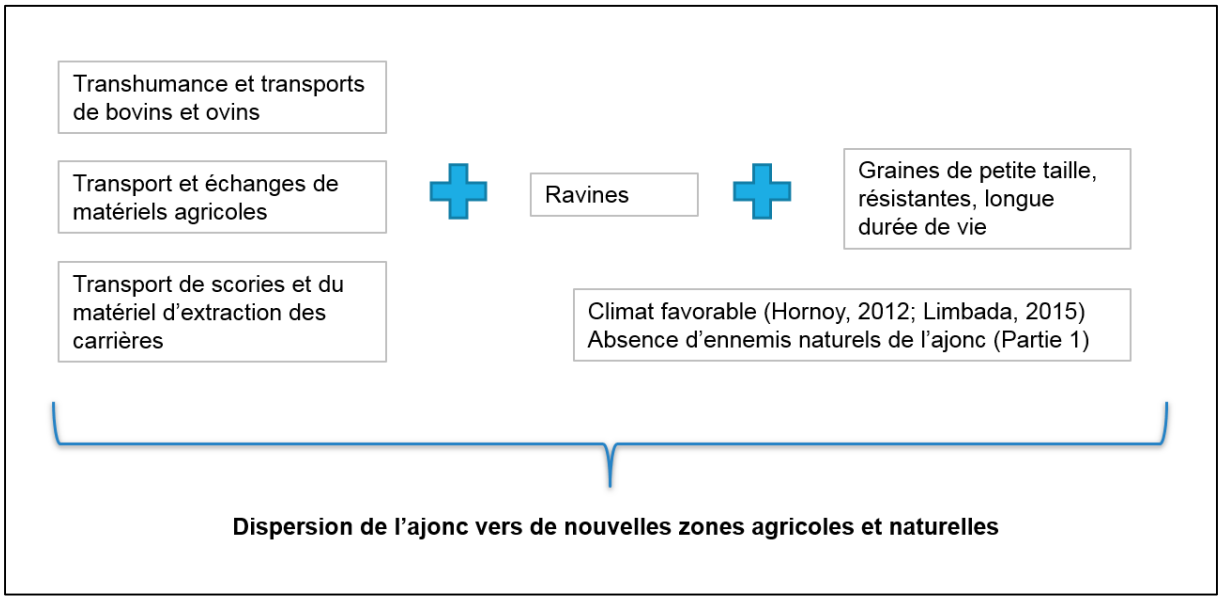

Figure 6-6 Facteurs explicatifs de la dispersion de l'ajonc autour de La Plaine des Cafres entre 1960 et 2010

Dispersion liée à l'agriculture - Jusqu'aux années 50 environ, les troupeaux de bovins et d'ovins (plusieurs milliers de bêtes) erraient librement sur la Plaine des Cafres et dans Massif du volcan, puis, dans le courant des années 60, un système de transhumance a été mis en place par l'ONF : les troupeaux étaient déplacés tous les 2 à 3 mois sur 5 zones dans le Massif du volcan en plus de la Plaine des Cafres (Defos de Rau 1960 ; ONF 1987 ; Delcour 1993). Les ovins en particulier sont reconnus comme un facteur de dispersion de nombreuses graines (Dutoit *et al*. 2003) et dont l'ajonc : ils s'approchent très près pour en manger les jeunes pousses

et les graines, lorsqu'elles explosent de la gousse, peuvent être déposées dans la laine et transportées sur d'assez longues distances (mis en évidence en Nouvelle-Zélande, Moss 1959). De fait, sur 4 des 5 zones de transhumance, l'ajonc est présent. Toutefois, d'après les entretiens auprès des éleveurs et des gestionnaires, l'ajonc serait surtout arrivé plus récemment dans ces nouveaux foyers, à partir de 1980, période où les pratiques agricoles se sont modifiées dans le cadre de la modernisation de l'agriculture : transports de fourrage, d'animaux, échanges de matériel dans les coopératives et au sein des familles sont de plus en plus pratiqués.

Dispersion liée au transport de matériaux issus des carrières - Les fourrés parmi les plus denses de la Plaine des Cafres accueillent la principale carrière de scories basaltiques (pouzzolane) de La Réunion. Les scories, fragments de lave avec une structure alvéolaire pouvant retenir des graines, sont utilisées dans le domaine de l'aménagement (notamment des routes), de la construction et de la décoration extérieure. Les scories sont reconnues comme « *le produit péi* [produit du terroir] *par excellence, local et naturel* » et sont par conséquent très utilisées tant par les collectivités locales, les gestionnaires que les entrepreneurs privés, et les privés. Au cours du PAH (à partir des années 1980), les engins d'excavation pouvaient être mobilisés sur plusieurs carrières, ce qui peut expliquer la présence de l'ajonc sur la quasi-totalité des anciens sites de carrières de scories. Dans plusieurs cas, la dispersion par les scories a été attestée par le fait que l'utilisation de scories a précédé de peu la germination d'ajoncs.

Dispersion par les ravines - Une fois l'ajonc installé, le facteur de dispersion naturel principal des graines est le transport par l'eau dans les réseaux de ravines (Beltran & Pausé 2012). Ce phénomène entraîne des fronts de dispersion localisés le long des cours d'eau très facilement identifiables. Dans le Massif du volcan la naissance et l'expansion de plusieurs populations, dont celle du Piton de l'eau, sont le résultat d'une succession de voies de dispersion dont les ravines sont un facteur clé. D'abord, des graines ont été introduites dans les scories pour la réhabilitation des routes ou via des travaux agricoles dans des routes en altitude, ont germé et donné des plantes adultes. Ensuite, les graines issues de ces plantes nouvellement installées ont par la suite rencontrées des réseaux de ravines et se sont dispersées vers les plus basses altitudes, dans des milieux agricoles et naturels. Compte tenu de la densité des cours d'eau et des ravines, en particulier vers le Piton de l'Eau (figure 6-2, c), cette voie de dispersion peut conduire à un front d'invasion très important. La circulation des graines par l'eau a aussi pu être augmentée dans le cadre de la valorisation de la laine de moutons au 20ème siècle : les femmes se réunissaient au bord des ravines pour nettoyer dans l'eau la laine fraichement tondue des

moutons juste avant l'été austral, soit au moment du pic de fructification de l'ajonc (Lechartier 2009).

4.4. L'histoire longtemps secrète et encore mystérieuse de l'ajonc dans le Massif du Maïdo

4.4.1. Phase d'introductions de l'ajonc sur le Massif du Maïdo

4.4.1.1. Les premières descriptions de l'ajonc sur le Massif

Le Massif du Maïdo accueille actuellement la troisième plus grande population d'ajonc dans le milieu naturel protégé. La première trace écrite de la présence des ajoncs date de 1948. Il est mentionné dans le récit d'une expédition des techniciens de l'IGN (Lougnon 1977a) :

> « […] *les techniciens de l'IGN sont venus à la Réunion en 1948.* […] *Quand le topographe de l'IGN arriva au Maïdo, où il planta sa mire, il avait dû traverser des champs d'ajoncs aux épines terribles qui vous infligent une puissante gratelle. Les porteurs qui l'accompagnaient, forts sensibles à ces épines, déclarèrent que c'était le Piton des « épinards » (en raison des épines)* […]. »

Sur la carte IGN de La Réunion publiée en 1957 (IGN 1957), le toponyme de l'actuel Piton Maïdo est « Piton des Epinards », un des noms local de l'ajonc. Avant 1948-1955 très peu de gens ont fréquenté le Massif du Maïdo (Souffrin 1995) ; il est donc difficile de retrouver une description écrite du milieu et de la végétation avant cette période, et donc de borner l'introduction et la naturalisation de l'ajonc dans cette région. Des informations complémentaires ont été collectées auprès des habitants d'un village (Roche Plate) du cirque de Mafate connecté au Massif du Maïdo par un petit sentier dans les remparts (figure 6-2, d). Depuis le bord du Massif du Maïdo (2200 m d'altitude environ) le village de Roche Plate (800 m d'altitude) est visible, et réciproquement. Plusieurs anciens habitants de ce village font état de la présence d'ajonc le long du sentier qu'ils empruntaient pour rejoindre le Massif du Maïdo au moins à partir de 1930. Un habitant d'un cinquante d'année se souvient que pendant son enfance « *on en voyait déjà beaucoup le long des sentiers*. […] *mes parents se piquaient avec le sapan en empruntant les sentiers* [vers 1945] », tandis qu'un ancien (94 ans) raconte « *Quand on était petit* [vers 1930], *il y avait déjà des sapans sur le sentier* », sentier qui rejoint le village au Massif du Maïdo (2013). Plus encore, certains habitants du village de Roche Plate indiquent que l'ajonc était « *partout sur la planèze* [Massif du Maïdo] » (2013) au moins depuis les années 1940, mais cela est en contradiction avec les écrits de plusieurs botanistes (Cadet 1974, 1977 ; Lavergne 1978 ; Channg Yok 1992) et donc peu probable. Il est en revanche fort probable

que l'ajonc ait aussi été planté sur une fine bande de quelques dizaines de mètres de large en bord de rempart (figure 6-2, d). Ceci expliquerait d'une part que les habitants du village en contrebas croient que l'ajonc était dès 1940 partout sur le Massif du Maïdo, et d'autre part la fine bande d'ajonc le long du rempart toujours visible aujourd'hui (Payet 2012).

4.4.1.2. Motivations de l'introduction

Aucun document écrit ne donne des informations sur l'origine de l'introduction de l'ajonc dans le Massif du Maïdo. En revanche, plusieurs enquêtés (acteurs de l'environnement et habitants) ont émis des hypothèses. Nous sommes donc partis de ces hypothèses et nous avons essayé de les réfuter ou de mettre en évidence les éléments convergents les renforçant.

La création de la piste et de la route - L'hypothèse la plus partagée par les gestionnaires travaillant dans la zone était d'attribuer l'arrivée de l'ajonc sur le Massif à la création de la route, et plus particulièrement du parking dans les années 1980 (figure 6-2, e). Des graines d'ajonc auraient été introduites en même temps que les matériaux (scories) et les engins utilisés pour sa construction. Cependant, la première piste a été créée en 1954-55 et a ensuite été bitumée dans les années 1969-71 alors qu'il y avait déjà de l'ajonc dans les années 1930. De plus ces aménagements ont essentiellement été réalisés avec des matériaux en provenance d'une commune des Bas de l'île où l'ajonc est absent (Lougnon 1977b). Cette hypothèse est donc réfutée.

Le pâturage extensif - Certains gestionnaires émettent l'hypothèse d'une introduction de l'ajonc liée à des actes volontaires (nourriture sur pied) ou involontaires (graines dans le fourrage) par les éleveurs effectuant du pâturage extensif. Effectivement, dès la fin du 19ème siècle, et jusqu'à aujourd'hui, des troupeaux de bovins pâturaient de manière extensive et parfois illégale dans le Massif du Maïdo (E.D. 1896 ; Lustenberger 2009). A la fin du 19ème siècle, il a même été proposé de mettre en place un élevage bovin dans ce massif. Le sol volcanique est décrit comme « *le meilleur sol à lait* », où « *il serait facile d'y semer les semences des plantes qui croissent sur le plateau des Salers* » (E.D. 1896). Toutefois, l'ajonc ayant peu été utilisé comme fourrage pour les bovins à la Plaine des Cafres (Atlan *et al*. 2015c), il est peu probable qu'il ait été planté pour cet usage dans le Massif du Maïdo. Une introduction involontaire lors de transport de fourrage semble également peu probable, car à cette époque les transports entre la Plaine des Cafres et le Massif du Maïdo étaient rares.

La création d'obstacle au déplacement des habitants de Mafate - Un habitant du village de Roche Plate fait l'hypothèse que l'ajonc a été planté volontairement au début du sentier

« *pour déranger les esclaves réfugiés dans le cirque, pour bloquer le chemin* ». Le cirque de Mafate a été habité dès le 18ème siècle, d'abord par des esclaves en fuite, puis par des « petits blancs des Hauts » (Dalama 2006 ; Babou 2015). Au cours du temps, plusieurs groupes ont été opposés à l'occupation de ce site par ces habitants, depuis les chasseurs d'esclaves au 18ème siècle jusqu'au Service Forestier (ancêtre de l'ONF) à la fin du 19ème. En effet, en 1874, lors de la création de la ligne domaniale séparant le domaine public et le domaine privé, le Service Forestier a voulu chasser les habitants du cirque afin de procéder à son reboisement (Bonniol & Benoist 1994). Plusieurs personnes auraient ainsi pu avoir intérêt à disposer une plante épineuse à l'entrée du sentier pour réaliser une clôture défensive, bien que cela ne soit pas étayé par les archives.

Si l'hypothèse d'une introduction par les éleveurs de bovins est croisée avec celle d'une clôture défensive envers les habitants de Mafate, il est possible de formuler une nouvelle hypothèse, appuyée sur des commentaires de 1896 : « *Les habitants de Mafate* […] *escaladaient le rempart de la rivière des galets, et venaient abattre une bête dans le troupeau qui s'était égarée vers la glacière* [une zone du Massif du Maïdo]. » (E.D. 1896). On peut donc supposer que des éleveurs de bovins auraient planté de l'ajonc en haut du sentier et du rempart de Mafate pour empêcher les habitants du cirque de venir tuer et récupérer leurs animaux. L'hypothèse avancée est d'autant plus vraisemblable que sur la carte de répartition de l'ajonc dans le Massif du Maïdo de 2012 réalisée par le Parc national (Payet 2012), une bande d'ajoncs quasi-continue le long du rempart de Mafate est présente, c'est-à-dire en haut de la falaise donnant sur le cirque, ce qui est compatible avec une plantation de clôture défensive, l'un des usages en cours à cette époque sur la Plaine des Cafres et dans les colonies européennes.

4.4.2. Dynamique spatio-temporelle sur le Massif du Maïdo

4.4.2.1. Une expansion en deux temps

Les informations émanant des documents et des entretiens sont peu nombreuses, mais les localités mentionnées sont souvent précises et permettent de retracer l'expansion de l'ajonc dans le Massif du Maïdo 1930 à 2014.

L'ajonc était présent en 1930 dans la partie supérieure du sentier qui descend vers le village de Roche Plate (de 2020 à 1800 m d'altitude) et sur le bord du rempart. Jusqu'en 1980-1990, l'ajonc semble être resté cantonné à la partie supérieure du Massif du Maïdo, en se propageant de proche en proche (figure 6-2, e). En effet, la dispersion naturelle des graines se fait essentiellement au cours de l'éjection lors de l'ouverture des gousses, dans un rayon de quelques

mètres autour de la plante mère (Moss 1959 ; Norambuena *et al*. 2000). Ce cantonnement est attesté par le recoupement de plusieurs données : premièrement, les botanistes Rivals (1952), Cadet (1974, 1977) ne mentionnent respectivement pas et très peu l'ajonc dans leurs études dans ce massif ; et l'ethnobotaniste Lavergne en 1980 ne mentionne l'ajonc que sur le bord du rempart; deuxièmement, l'écrivain-journaliste J. Lougnon, spécialiste de la zone ne mentionne également l'ajonc qu'au niveau du rempart et du parking jusqu'à la fin des années 1970 (Lougnon 1977b ; Lougnon 1978) ; troisièmement, un randonneur ayant parcouru le Massif dès les années 1980 se souvient surtout des ajoncs « *très nombreux sur tout le bord du rempart* » (2013).

A partir des années 1990, l'ajonc « *envahi certains endroits* » entre 2020 et 2204 m d'altitude (ce qui correspond à la partie supérieur du Massif du Maïdo), et « *fait son apparition* » dès 1900-2010 m d'altitude (Channg Yok 1992), ce qui suggère sa descente vers l'Ouest en direction de la mer. Environ 15-20 ans plus tard, les cartographies de l'ajonc réalisées par l'ONF et le Parc National indiquent une présence quasi-continue de l'ajonc jusqu'à 1750 m d'altitude sur le Massif du Maïdo (Triolo & Hoff 2006 ; Payet 2012). En 2014, l'ajonc est présent sur 14 km², et forme des fourrés denses quasi-continus sur 2,4 km² (figure 6-2, f), il est toujours très présent au bord du rempart et au niveau du point de vue (figure 6-7).

Figure 6-7 - L'ajonc en fleur au niveau du point du vue du Maïdo sur le cirque de Mafate (Udo, 2013)

L'expansion de l'ajonc sur le Massif du Maïdo s'est donc faite en deux temps : un premier temps, plutôt lent pendant lequel l'ajonc s'est étendu de proche en proche (1930'-1980'), et un second temps, plutôt rapide (1980-2012), pendant lequel l'ajonc s'est installé en fourrés denses jusqu'à 1750 m d'altitude. L'ajonc ne semble pas avoir poursuivi sa descente vers le cirque de Mafate, en 1930, il atteignait déjà probablement la limite de sa niche climatique favorable.

4.4.2.2. Facteurs explicatifs de l'expansion des années 1980 à aujourd'hui

Les bovins divaguant – Le Massif du Maïdo est fréquenté au moins depuis la fin du 19ème siècle et jusqu'à aujourd'hui par des bovins élevés de façon très extensive dans le milieu naturel. Cette pratique s'est particulièrement développée à partir de la seconde moitié du 20ème siècle, avec une forte accentuation depuis les années 1970-1980, mais aucune estimation précise du nombre de bovins divaguant n'est disponible, les chiffres variant de 300 à 2000 selon les acteurs en 2009 (Lustenberger 2009). Ces bovins broutent les jeunes pousses des espèces indigènes plantées par l'ONF et sont suspectées de faire la même chose dans le milieu naturel. Certains gestionnaires de l'environnement défendent l'idée que ces bovins faciliteraient l'expansion de l'ajonc, soit en dispersant des graines dans la boue des pattes ou via les déjections (zoochorie), soit en facilitant la survie des plantules dans les rejets, soit en retournant la terre conduisant à la levée de dormance des graines et leur exposition à la lumière, soit encore en facilitant la compétition de l'ajonc grâce à une consommation importante des plantules d'indigènes. Pour autant, aucun protocole n'a encore été mis en place pour tester ces hypothèses, et les jeunes pousses d'ajonc semblent aussi broutées par les bovins (Lustenberger 2009).

Les incendies - Le Massif du Maïdo a fréquemment subi des incendies de grande ampleur, et plusieurs ont affecté la surface occupée par les ajoncs. D'ailleurs, le nom Maïdo signifie « *terre brûlée* » en malgache (Lougnon 1977a ; Lavergne 1980). Les botanistes Rivals (1952), puis Cadet (1974, 1977) abordent à plusieurs reprises ces incendies périodiques, essentiellement d'origine anthropique. Les motivations à l'usage du feu dans le massif sont multiples, mais deux ont été relevés par Lustenberger (2009), la création de zones de pâturage, et des mesures de représailles, auxquelles nous ajoutons l'acte d'auteurs pyrophiles, comme pour l'incendie de 2010. Entre 1970 et 2014, cinq incendies ont eu lieu sur la totalité ou une partie de l'actuelle zone d'ajonc. Le haut du sentier et le bord du rempart où l'ajonc est particulièrement dense et présent depuis les années 1930 ont subi trois incendies sur cette période. La très grande majorité de la surface occupée aujourd'hui par les ajoncs a été brûlée au moins une fois de 1970 à 2014. L'incendie de 2010 (7,6 km²) est le dernier incendie le plus remarquable, la quasi-totalité de la

population d'ajonc a été brûlée. A la suite de cet incendie, du fait de sa capacité à germer et donner des rejets de souche (figure 6-8), l'ajonc a eu tendance à devenir plus dense là où il était déjà présent, et de nouveaux espaces ont été occupés.

Figure 6-8 - L'ajonc deux mois après l'incendie d'octobre 2010 au Maïdo (2010)
a) Germination b) rejet de souche (A. Atlan)

Les pare-feu - Des pare-feu ont été créés dans le Massif du Maïdo dès les débuts de gestion de la zone par l'ONF (années 50). Ces pare-feu s'étendent sur plusieurs kilomètres, et font environ 10 mètres de large. Ils créent de larges espaces ouverts propices au développement des espèces pionnières et particulièrement des ajoncs. L'entretien des pare-feu implique l'arrachage régulier de toute végétation. Les restrictions budgétaires régulières de l'ONF (depuis 2000-2005) associées à des controverses autour de l'existence des pare-feu (2010-2014) ont conduit à une gestion moins efficace, voire une non-gestion des pare-feu du massif favorisant l'ajonc qui peut ainsi recouvrir d'importantes surfaces.

Les ravines et les fissures - Le Massif du Maïdo est recouvert d'une dalle rocheuse basaltique, traversée par plusieurs ravines parallèles plus ou moins connectées formant un réseau complexe d'écoulement des eaux capables de véhiculer des graines d'ajonc. La zone d'introduction de l'ajonc supposée (entrée du sentier, et bord de rempart) n'est pas directement reliée à des ravines, et l'ajonc présent dans ces espaces s'est dans un premier temps probablement dispersé de proche en proche. En revanche, dès que l'ajonc a atteint le rempart à environ 1 km plus au sud, il est entré en connexion avec plusieurs grandes ravines, favorisant son extension vers les bas de l'île, à partir des années 1970-1980. Il a alors formé plusieurs foyers denses le long de ravines, parfois sur plus de 500 m d'altitude, et plus de 2 km. De plus, à une échelle beaucoup plus petite, la dalle rocheuse du Massif du Maïdo est parcourue de nombreuses fissures (quelques centimètres ou dizaines de centimètres de large), qui

représentent également des micro-couloirs de dissémination des graines d'ajonc. En période de fructification, plus de 500 graines ont été comptabilisées dans une cavité le long d'une fissure, sur seulement 200 cm² (figure 6-9).

Figure 6-9 - Graines d'ajonc dans une cavité le long d'une fissure de la dalle basaltique du Massif du Maïdo (Udo, 2013)

4.4.2.3. L'absence d'une phase de régression

Depuis 2003, des actions de de lutte mécanique et chimique contre l'ajonc sont effectuées par l'ONF dans ce Massif. Le lancement de ces actions, planifié dans une stratégie de lutte (Triolo & Hoff 2006) est concomitant à la volonté d'intégrer ce massif dans le cœur du Parc National de La Réunion, alors en projet. Le Parc a été créé en 2007. En 2010, le vaste incendie qui a brûlé la population d'ajonc et par la même a favorisé sa germination et sa régénérescence, a conduit à un investissement important des agents du Parc National aux côtés des agents de l'ONF : de nouvelles stratégies de luttes sont négociées, et des actions de « détection précoce et éradication » sont menées dans l'objectif de ralentir l'expansion sur les fronts et d'éviter les nouveaux foyers. Ces actions sont d'autant plus justifiées par ces acteurs que la lutte contre les espèces invasives est inscrite dans le cadre du classement du Parc National au patrimoine mondial de l'Unesco, datant lui aussi de 2010. Toutefois, ces actions de lutte et de surveillance n'ont pu empêcher le processus de densification dans les zones où l'ajonc était déjà présent, et ne peuvent être conduites dans le rempart et les ravines difficilement accessibles. De plus, en

raison du nombre important d'espèces indigènes et endémiques se développant en maillage avec l'ajonc, la lutte dans les milieux naturels ne peut s'effectuer que de manière « chirurgicale » ce qui limite le champ des techniques de lutte envisageables. Ainsi, contrairement à la Plaine des Cafres, il n'y a à ce jour pas de phase de régression dans le Massif du Maïdo.

4.4.2.4. La dispersion vers les foyers périphériques

Il n'y a pas eu d'apparition de gros foyers en périphérie du foyer principal. Plusieurs petits foyers ont été observés sur la côte Ouest. Un premier foyer est situé à 1300 m d'altitude, le long de la route départementale qui rejoint le Maïdo au bord de mer. D'après les entretiens auprès des propriétaires des terrains concernés, l'ajonc est présent depuis 2010-2011 et a germé dans les remblais de terre en provenance du Maïdo. Deux autres foyers d'ajonc se développent également dans des remblais de terre, sur une route nationale et sur une piste forestière, à des altitudes inférieure à la population principale (figure 6-2, f).

5. SYNERGIE DE FACTEURS NATURELS ET HUMAINS TOUT AU LONG DU PROCESSUS INVASIF

Les données compilées, appartenant à des champs disciplinaires distincts, ont permis ensemble et en synergie d'atteindre les deux objectifs de cette étude, à savoir décrire le processus invasif de l'ajonc à La Réunion et comprendre l'interaction entre les facteurs humains et naturels tout au long de ce processus. Cette étude constitue ainsi le produit d'une démarche foncièrement transdisciplinaire, dont les résultats dépassent le cadre des recherches spécialisées en constituant des liaisons entre disciplines à l'intérieur d'un système total sans frontières stables (Piajet 1967).

5.1. La reconstitution des dynamiques invasives à l'aide d'une méthodologie transdisciplinaire

L'histoire de la dynamique spatio-temporelle d'invasion de l'ajonc à La Réunion a pu être retracé sur près de 200 ans grâce à la complémentarité et aux recoupements des informations collectées dans les documents d'archives, la littérature grise et académique, les cartographies, et les entretiens semi-directifs auprès des acteurs de l'environnement, des agriculteurs et des habitants. La dynamique du processus d'invasion retracée à l'aide de ces données est cohérente avec la dynamique écologique habituellement décrite des espèces exotiques envahissantes (Kolar & Lodge 2001), à savoir une phase d'introduction, une phase d'établissement, suivie

d'une phase d'expansion, et dans un des deux sites d'étude d'une phase de régression. Le degré de précision atteint est très important (à l'échelle temporelle de la dizaine d'année, et à l'échelle spatiale de l'ordre du kilomètre), y compris dans les zones inhabitées et peu fréquentées, comme le Massif du Maïdo.

Puisqu'elle s'est avérée adaptée à la reconstitution de la dynamique invasive de l'ajonc à La Réunion, nous proposons d'inscrire cette méthodologie transdisciplinaire aux côtés des méthodologies plus couramment utilisé en biologie pour répondre à ce genre de questions, à savoir les marqueurs moléculaires (Williams *et al*. 2005 ; Guggisberg *et al*. 2012), l'étude des parts d'herbier (Weber 1998 ; Delisle *et al*. 2003 ; Chauvel *et al*. 2006 ; Harris *et al*. 2007 ; Lavoie *et al*. 2007 ; D'Andrea *et al*. 2009 ; Aikio *et al*. 2010), les comparaisons cartographiques, d'échantillonnage ou d'inventaires (Panitsa *et al*. 2008 ; Brunzel *et al*. 2009 ; Butcher *et al*. 2014). L'intérêt de multiplier les méthodologies pour cerner l'histoire des processus invasif est d'autant plus fort que chacune a ses limites d'utilisation : les marqueurs moléculaires ne sont pas utilisables sur toutes les espèces (et notamment pas sur l'ajonc à cette échelle de temps et d'espace, Hornoy 2011), et ne permettent pas d'atteindre une précision temporelle fine; la compilation des parts d'herbiers souffre d'un biais lié à l'effort de collecte variable selon les espaces et les époques (Delisle *et al*. 2003 ; Chauvel *et al*. 2006); les comparaisons de relevés et d'inventaires ne permettent que rarement de remonter au-delà de 30 à 40 ans. De plus, ces trois méthodes apportent relativement peu d'informations sur les facteurs explicatifs du processus d'invasion, et aucune sur le contexte social, contrairement à celle que nous proposons ici.

Cette méthodologie n'est pas seulement complémentaire des autres et efficace, elle promeut le partage de connaissances entre acteurs du territoire et est orientée vers l'action. En effet, il s'agit d'une méthodologie de l'immersion qui invite au dialogue et met en évidence la complémentarité et la diversité des savoirs des locaux, des gestionnaires et des scientifiques (Larrère & Larrère 2009 ; Roué 2009). Elle a ainsi la capacité à accompagner la co-construction d'une histoire commune sur un territoire commun, de faire en sorte que « le territoire des autres devienne le territoire de tous » (Joutard, 1985, cité dans Lizet 2009). En étant produite avec les gens et pensé de manière compréhensive, cette méthode participe à la réconciliation, à la confiance partagée et la coopération entre acteurs. Ensuite, cette co-construction de l'histoire du territoire intégrant des facteurs de nature variés et appartenant à des échelles variées (de l'international à l'organisation familiale) peut favoriser des projets d'action et de co-gestion. Mais sans aller nécessairement jusqu'à une implication de tous les acteurs concernés, cette

méthode permet d'identifier des mesures pragmatiques, en agissant sciemment sur plusieurs drivers du processus invasif. En somme, cette méthodologie, inscrite en quelque sorte dans les sciences participatives pourrait être qualifiée de *multi-usages.*

5.2. Les particularités de chaque étape

Les processus invasifs peuvent se décrire selon quatre étapes majeures : le transport, l'introduction, l'établissement (ou naturalisation) et l'expansion spatiale de l'espèce (Blackburn *et al*. 2011). A ces trois étapes majeures nous ajoutons dans cette étude la phase de régression spatiale. Cette étude a permis d'identifier à chacune de ces étapes les facteurs humains et naturels et leurs interactions ; tout comme elle a permis de contextualiser ces facteurs dans une compréhension plus globale intégrant les caractéristiques socio-économiques et culturelles de l'île de La Réunion.

5.2.1. Transport, introduction et établissement

A La Réunion, l'introduction primaire de graines d'ajonc a été volontaire et datée peu avant 1825, en provenance de France, et à destination du jardin de naturalisation de Saint-Denis, dans lequel il resta cultivé au moins 30 ans. L'introduction a été efficiente du fait du maintien de la viabilité des graines pendant le voyage, et de l'entretien des pieds dans un jardin cultivé. L'ajonc a ensuite été planté volontairement en milieu agricole, autour des années 1850, dans plusieurs fermes de la Plaine des Cafres. Dans cette plaine agricole, les motivations de ces introductions sont en lien direct avec les usages agricoles de l'ajonc dans la zone d'origine et son appréciation symbolique. Toutefois, l'ajonc a été planté par des éleveurs notables présents depuis plusieurs générations sur l'île, et pas - ou pas uniquement - par des colons directement débarqués de métropole, ce qui implique que la culture de l'ajonc a probablement été prônée sur l'île au milieu du 19ème. Dans le Massif du Maïdo, l'histoire de l'introduction apparait à la fois semblable et originale : plusieurs éléments tant cartographiques qu'historiques convergent fortement vers l'hypothèse d'une introduction volontaire de l'ajonc pour constituer des clôtures défensives, ce qui est assez commun à la Plaine des Cafres, et aux autres régions du monde où il a été introduit (Atlan *et al*. 2015c), mais en réponse à une problématique locale, à savoir l'occupation conflictuelle d'une région montagneuse. Cette hypothèse mériterait d'être testée en réalisant des entretiens complémentaires. Ces éléments attestent que le succès de l'introduction de l'ajonc à La Réunion est bien la résultante de facteurs naturels et humains : elle a été motivé par des envies (la proximité d'une plante aimée), des besoins sociétaux et économiques (une nouvelle plante fourragère, une clôture défensive efficace), et des

caractéristiques biologiques intéressantes de la plante (très épineuse, riche en azote, croissance rapide, capacité à pousser sur des sols pauvres). Le panel de motivations à l'introduction de l'ajonc à la Plaine des Cafres suggère qu'il y a eu des introductions multiples, depuis le jardin de naturalisation de Saint-Denis, ainsi que peut être directement depuis la métropole, ce qui a concouru à une importante variabilité génétique des populations, et peut donc faciliter l'étape d'établissement. Ceci confirme les résultats obtenus par les études génétiques (Hornoy *et al*. 2013).

A La Plaine des Cafres, l'établissement pérenne a eu lieu entre 1850 et 1900, et dans le Massif du Maïdo, avant 1930. A première vue, cette étape est surtout la résultante de facteurs naturels, notamment la capacité de croissance et de reproduction de la plante, la diversité génétique et les capacités de réponses adaptatives rapides, et l'adéquation entre le lieu d'introduction et la niche climatique de l'espèce. Pourtant la motivation sociétale pour le succès de l'établissement, et les moyens déployés pour y parvenir ont aussi joué des rôles significatifs : à l'époque des colonies, dès lors que l'introduction d'une plante est volontaire, tout est mis en œuvre pour que la naturalisation réussisse. Ainsi, au 19ème siècle, la distribution de graines d'une même espèce selon un protocole strict le long d'un gradient altitudinal (tous les 200-300 mètres, du littoral jusqu'à la Plaine des Cafres) étaient organisée par la Société nationale d'acclimatation de France (1875) et a multiplié de fait les chances de naturalisation des espèces introduites. A la même époque, de façon moins protocolaire, mais conduisant aux mêmes résultats, des centaines de milliers de plants, boutures et graines étaient distribuées gratuitement aux habitants de l'île depuis le jardin de naturalisation, et des millions cédés à des prix modiques. L'interaction entre les caractéristiques de la plante et les moyens mis en œuvre pour sa naturalisation a donc joué un rôle dans le succès de l'étape d'établissement.

5.2.2. Expansion et dispersion

Nos choix méthodologiques ont particulièrement conduit à décrire cette étape de l'invasion. En saisissant l'origine sociale des modifications de l'environnement, qui favorisent l'ajonc, l'effort de contextualisation socio-économique, politique et culturel effectué a permis d'aller au-delà de la désignation des perturbations anthropiques comme un facteur explicatif de l'expansion de l'ajonc (Rees & Hill 2001). De fait, cette expansion a été possible grâce à des interrelations de facteurs naturels et humains, jouant des rôles plus ou moins majeurs en fonction des espaces. L'expansion de l'ajonc a débuté à la Plaine des Cafres vers 1900, après une période de latence de l'ordre de 40 ans ce qui est concordant avec les durées généralement observées (Mack *et al*. 2000). De 1900 à 1980, la multiplication et la pérennisation des friches

sont entrées en relation avec les caractères pionniers et pyrophile de la plante et sa capacité à s'installer sur des sols pauvres. Ces friches se sont développées sous l'effet de facteurs historiques, socio-économiques et culturels variés : le parcellaire traditionnel qui limite les capacités de culture et d'élevage en découpant les terrains en fins rubans, l'abandon successifs de l'élevage (1900) puis de la culture du géranium (1970), la déprise agricole suite à la départementalisation (1946), l'élevage traditionnel (surtout jusqu'en 1990) et la pratique régulière des incendies (surtout jusqu'en 1980). Dans le milieu naturel du Massif du Maïdo, l'expansion semble également due à une rencontre de facteurs naturels et humains. En s'étendant de proche en proche, l'ajonc a fini par rejoindre un important réseau de ravines qui a permis sa descente rapide vers des altitudes plus basses. L'ajonc s'installe alors dans les milieux ouverts particulièrement sous l'effet de perturbations anthropiques : zones incendiées, bords de route, pare-feu. La fréquence des incendies (un incendie au moins par décennie), plus importante que la durée de vie de l'ajonc (20-30 ans) conduit à un rajeunissement régulier des populations qui ne permet pas la succession naturelle pouvant conduire au remplacement de l'ajonc par des espèces ligneuses indigènes à vie longue (Bourlet 1980 ; Williams *et al*. 2002 ; Wotton *et al*. 2013). Le maillage entre l'autoécologie de l'ajonc et les perturbations anthropiques d'ouverture et d'abandon des milieux, elles même ancrés dans des éléments politiques et culturels, a donc joué un rôle majeur dans le succès de l'étape d'expansion géographique.

Cette étude a permis de montrer que les voies de dispersions de l'ajonc sont plurielles dans chacune des régions étudiées, et que c'est souvent par des relais, des successions de facteurs de dispersions - naturelles et anthropiques - que l'ajonc est arrivé dans les populations actuellement existantes. Ainsi, plusieurs populations d'ajoncs du Massif du Volcan (dont le Piton de l'eau) sont le fruit d'une dispersion par les scories ou par les engins agricoles sur une piste, suivie d'une dispersion par les ravines, vers le bas, dans des milieux naturels. De même l'expansion de l'ajonc dans le Massif du Maïdo s'est brusquement accélérée lorsque l'ajonc a atteint les ravines, et que les graines ont pu atteindre des milieux ouverts favorables à une expansion de proche en proche, en particulier les pare-feu, les pistes forestières, et les bords de routes. Elle n'a toutefois pas permis de relativiser et de classer par ordre d'importance ces facteurs, ce qui pourrait être étudié par des approches quantitatives.

5.2.3. Régression

La phase de régression ne fait pas partie à proprement parler du processus invasif, mais elle s'inclut dans la dynamique de la plante. Elle est le plus souvent la conséquence d'une action de

lutte résultant des changements de statut des espaces et des espèces, et des actions mises en œuvre en réponse à ces statuts, elle a pour origine un choix de société. La mise en évidence d'une période de régression de la densité des foyers d'ajonc sur la zone agricole de la Plaine des Cafres à partir de 1980 amène à conclure qu'il est techniquement possible de contrôler et de gérer l'expansion de l'ajonc dans ce type de milieu (notamment par des travaux de mécanisation, d'arrachage et de traitement chimique de l'ajonc et de mise en culture sur de grandes surfaces), quand le contexte socio-économique, légal et politique l'encourage.

Dans notre cas d'étude, le Plan d'Aménagement des Hauts initié dans les années 1980 et centré sur le développement de l'élevage sédentaire productif a apporté les moyens nécessaires à la régression de l'ajonc sur la plaine : développement des itinéraires techniques et soutien logistique, formation des éleveurs, subventions pour les travaux de mécanisation, prêt avantageux, réforme foncière. La régression est ainsi une question de rapport entre les moyens mis en œuvre, et les caractéristiques biologiques de la plante. Ce résultat est en partie en contradiction avec ce qui a pu être mis en évidence auparavant suggérant que l'intensification des milieux agricoles est un des principaux usages du sol responsable du succès des invasions (Vilà & Ibáñez 2011). En fait, l'effet d'une caractéristique du paysage joue différemment sur le succès des invasions en fonction des espèces. Dans le cas d'une espèce invasive pérenne et ligneuse, une intensification agricole conduit à la régression, mais dans le cas d'une espèce herbacées ou d'une annuelle, une même pratique peut conduire à une expansion géographique très rapide.

Compte tenu de la capacité de dormance des graines (plusieurs années, voir dizaines d'années), si l'arrachage et la surveillance ne sont pas effectués sur le long terme (au moins pendant une durée supérieure à la durée de dormance des graines dans le sol), l'ajonc peut rapidement se réinstaller dans ces milieux ouverts propices. Ceci explique en partie le fait que malgré une réduction importante de densité de l'ajonc des années 1980 aux années 2010 le contour de la surface occupée reste quasi inchangé. D'ailleurs, depuis 2010, il semble que l'ajonc se soit de nouveau densifié dans certaines zones de la plaine agricole et qu'il ait recolonisé des espaces de pâturages, notamment du fait (i) de la diminution des aides financières européennes et régionales à la mécanisation (voir l'interdiction de la mécanisation dans certaines zones), (ii) de la démobilisation des acteurs agricoles sur la question de l'ajonc, ne transmettant pas/plus d'itinéraires techniques pour lutter contre l'ajonc (iii) d'une modification de la molécule active dans le produit phytosanitaire employé contre l'ajonc le rendant moins efficace et (iv) de la reprise de plusieurs exploitations par des jeunes ayant d'une part une plus

faible trésorerie que les anciens, et d'autre part un manque d'expérience dans la lutte contre l'ajonc. De plus, l'augmentation de la spéculation foncière suite à une pression de plus en plus forte conduit à un maintien si ce n'est une recrudescence de terrains laissés à l'abandon, au moins de façon temporaire, favorisant l'expansion de l'ajonc et sa dispersion vers les parcelles les plus proches. A travers ces éléments, il apparait que la lutte de l'ajonc sur la plaine des Cafres est dépendante d'un ensemble de mesure prises à l'échelle familiale (main d'œuvre), locale, régionale (formation), mais aussi nationale et européenne (évolution des subventions européennes). En effet, comme l'avait déjà mentionné Chérubini (2006), les paysages agricoles réunionnais fluctuent avec l'éventail des aides octroyées dans le cadre des politiques agricoles négociées très loin des lieux d'exploitation. Ces mesures évoluant rapidement dans le temps, la dynamique de l'ajonc s'en retrouve très fluctuante d'une année sur l'autre, comme en atteste la ré-augmentation des foyers denses au cours des dernières années. Or, une gestion inférieure au temps de survie des graines dans le sol (de 10 à 30 ans) ne permettra pas une régression durable de cette plante sur le territoire, ce qui laisse entendre que cette phase de régression est probablement temporaire.

Dans le massif naturel du Maïdo, la volonté de lutte contre les populations d'ajonc s'est mise en place au fur et à mesure de la protection légale de cette zone, à savoir son inscription dans le Parc National de La Réunion, et au patrimoine mondial de l'Unesco, et sous l'effet de la catégorisation de l'ajonc comme une invasive majeure, donc comme une menace prépondérante sur la biodiversité indigène et endémique. Bien que le statut de l'espace, protégé, et celui de l'espèce, déclarée comme une des invasives majeures de l'île concourent à une volonté politique d'éradication qui remonte à plus de dix ans, les moyens mis en œuvre ne permettent aujourd'hui pas d'atteindre ces objectifs : les techniques de lutte mécaniques et chimiques ont une capacité de contrôle inférieur à la capacité de reproduction et de survie de l'ajonc, les milieux sont souvent inaccessibles, et les moyens humains et économiques sont décroissants. Il n'y a donc actuellement pas de phase de régression de l'ajonc; l'expansion et/ou la densification est toujours en cours.

L'existence d'une phase de régression est donc le fruit d'une volonté de gestion assortie d'une adéquation entre les moyens mobilisables et les contraintes du terrain. Une répartition spatiale inégale des capacités de contrôle des ajoncs n'est pas propre à la Réunion. Dans leur analyse sur un large panel de zones envahies (dont l'Australie, la Nouvelle Zélande, les USA et le Chili), Hill *et al*. (2008) proposent la même typologie entre d'un côté les zones productives gérées de manière intensive où les méthodes classiques de lutte mécanique et chimiques

suffisent à contenir l'ajonc, et de l'autre côté, les terres qui fournissent peu de rendements économiques, gérées pour la préservation de la biodiversité, parfois difficiles d'accès, et dans lesquelles le contrôle par ces mêmes moyens est impossible ou inefficace.

5.3. Conclusion

En analysant plusieurs hypothèses formulées par les acteurs de l'environnement sur le mode poppérien de réfutation, cette étude a apporté des informations inédites sur la connaissance de l'histoire de l'invasion. Dans le Massif du Maïdo, l'ajonc n'a pas été introduit accidentellement dans les matériaux de construction mais volontairement ; et l'introduction volontaire n'aurait pas été faite pour servir d'aliment pour les bovins, mais probablement en tant que clôtures défensives pour éviter la circulation entre le massif et les villages en contrebas. En conséquence, contrairement à ce qui est couramment évoqué, l'ajonc n'est pas, depuis peu, en train de descendre le rempart de Mafate, puisque c'est précisément dans cette zone qu'il a été planté. Enfin, et c'est important, l'ajonc n'est pas présent dans le Massif depuis les années 1980, mais au moins depuis les années 1930. Dans la zone agricole de la Plaine des Cafres, nous avons montré que l'ajonc n'a pas - ou pas uniquement- été introduit par des colons en provenance de Bretagne, mais pas des personnes présentes sur l'île depuis plusieurs générations, ce qui implique que la culture de l'ajonc a probablement été prônée sur l'île au milieu du 19ème. L'étude à l'échelle de l'île a permis de mettre en évidence l'importance de la population d'ajonc en milieu agricole alors même qu'elle n'est peu prise en compte dans les stratégies de gestion contre cette plante débuté il y a plus de 10 ans.

La répartition actuelle de l'ajonc, comprend d'un côté un milieu agricole et de l'autre un milieu naturel. Toutefois, dès les années 1980, l'ajonc s'est dispersé des milieux agricoles de la Plaine des Cafres vers des mosaïques de milieux agricoles et naturels. Réciproquement, dans le massif naturel du Maïdo, l'expansion de l'ajonc vers les basses pentes via les ravines est en cours, et des pieds ont déjà été référencés dans les zones de pâturages sous-jacentes. Cette interdépendance des milieux géographiques induit des effets de reconfiguration du milieu social, en imposant de fait le partage entre acteurs d'une réalité commune entre ces milieux. Le contrôle de l'expansion et la régression de l'ajonc dans les milieux naturels souhaité par les acteurs de l'environnement ne peut être efficace sans prendre en compte les ajoncs présents en amont, dans le milieu agricole. De même, gérer les ajoncs dans les milieux agricoles juxtaposés au Massif du Maïdo, sans considérer en amont le foyer source peut vite amener à apparenter les actions de lutte au mythe de Sisyphe. Pourtant, aujourd'hui, les acteurs de ces deux types de

milieu confrontés à l'expansion de l'ajonc effectuent très rarement des échanges d'informations, et ne s'organisent pas en réseau. Ces observations légitiment le besoin de solidarité écologique telle que présentée par Mathevet *et al*. (2010) en ciblant les interdépendances entre les humains et les milieux, naturels et aménagés.

Ces résultats ont permis d'illustrer et de renforcer l'hypothèse de départ sur l'idée que chacune des grandes étapes du processus invasif est profondément ancrée dans l'histoire particulière des milieux et de la société humaine dans lesquels il s'opère. Pour y parvenir, plusieurs éléments et étapes de travail ont été essentiels. Le premier élément est de manier ensemble des matériaux hétéroclites, en saisissant à chaque instant de l'étude la moindre occasion d'enrichir le stock de données. Le second élément, qui découle logiquement du premier, est de croiser et recouper tous les différents types de données collectés par espace et par période. A ce titre, le triptyque cartographie, archives et entretiens a été très efficace dans la résolution des énigmes de départ. Nous pensons que cette approche méthodologique, fruit de la transdisciplinarité, représente une réelle opportunité pour les chercheurs de tous horizons de contextualiser la dynamique des espèces invasives, apportant ainsi des éléments compréhension globaux des processus en jeu, ainsi que des outils d'aide à la décision pour la gestion.

Une telle imbrication des facteurs n'est sans doute pas propre à l'ajonc, et la méthodologie permettant de les retracer peut s'appliquer à d'autres espèces invasives, en particulier pour les plantes. Les plantes invasives ont en effet généralement été introduites volontairement, pour des raisons agricoles ou ornementales, et ont souvent fait l'objet de descriptions par les botanistes, les agronomes et les géographes. De plus, ce sont souvent des espèces pionnières se développant dans des écoumènes soumis à des fluctuations d'usages et d'abandons de terres sous l'effet de l'évolution des rapports qu'entretient l'homme avec son environnement. La phase de régression est également le plus souvent le résultat d'un choix de société entrainant la mobilisation de moyens de gestion importants, de la mise en relation des différents acteurs concernés, et de développement de techniques adéquates.

En conséquence, les recherches sur ce qui rend une espèce introduite envahissante et un milieu vulnérable peuvent trouver dans ce positionnement de nouvelles perspectives de réponses, à la fois à travers l'éclairage du présent par le passé, et dans le rôle joué par le social, de l'échelle familiale à l'échelle globale, dans les processus invasifs.

Remerciements

Nous sommes très reconnaissants auprès de toute l'équipe du Conservatoire Botanique National de Mascarin pour notre hébergement dans leurs locaux et pour les nombreux conseils et aides apportées sur le terrain, sur la collecte de documents historiques et la compilation cartographique. Nous remercions les agents de l'ONF et du Parc National pour les cartes de répartitions de l'ajonc et leurs conseils, ainsi que toutes les personnes qui ont accepté de s'entretenir avec nous. Nous remercions la Société Botanique de France et l'Observatoire des Science de l'Univers de Rennes pour leur soutien financier.

PARTIE 3

CONSTRUCTION DU STATUT SOCIAL PUBLIC DE PLANTE INVASIVE : CONDITIONS DE SON ATTRIBUTION A L'AJONC D'EUROPE A LA REUNION

Cette partie a pour objectif d'analyser la construction du discours porté sur l'ajonc à La Réunion dans l'espace public. Cette analyse est conduite sur deux séquences temporelles : d'abord sur la construction du statut invasif attribué publiquement à l'ajonc depuis une quinzaine d'années, puis sur la succession de tous les statuts publics qui lui ont été attribués depuis son introduction sur l'île, au début du 19ème.

Définition du concept de « statut social public »

Dans le cadre de cette partie 3, visant à reconstruire l'évolution du discours porté sur l'ajonc, j'ai choisi d'utiliser le terme de **statut social public**. Il convient ici de revenir sur le choix de ce terme parmi la variété de concepts mobilisés par les sociologues et les anthropologues, notamment les concepts de perceptions et de représentations.

Le concept de perception est polysémique et a été défini par plusieurs champs disciplinaires (psychologie, sociologie, …). En sociologie, il fait généralement référence à la sensibilité des individus pour appréhender le monde, à la première étape pour identifier une chose ou une question mais peut aussi s'employer comme un synonyme de représentation sociale (Mougenot & Roussel 2006). Pourtant, selon Thiann-Bo Morel et Duret (2011), travaillant sur la construction sociale des espèces invasives à La Réunion, ces deux concepts sont diamétralement opposés : contrairement à perception, le concept de représentations sociales, défini par Abric (2003, 2011) et Jodelet (2003), insiste sur la nature du lien entre l'objet et le sujet, possède un soubassement collectif, justifie et oriente choix et conduites et est le fruit d'une construction par un système cognitif intégré dans un système de valeurs. A son tour, Javelle *et al.* (2006) refusent le terme de représentation collective ou sociale dans son étude sur l'invasion par *Prunus serotina* en forêt de Compiègne, du fait que l'espèce n'a pas de visibilité sociale. A travers ces travaux, il nous apparait que les termes de perception et de représentation s'apparentent davantage à un résultat sur la nature du lien entre l'espèce et la société. Or, dans le cadre de notre étude, nous ne postulons pas de lien *a priori* entre l'espèce et la société, ce qui rend inappropriée la mobilisation de ces concepts.

Dans les études en sciences de la vie, le terme statut est généralement utilisé dans deux contextes. Premièrement, le statut fait référence à l'origine biogéographique de l'espèce par rapport au lieu d'étude, on parle alors par exemple de statut indigène (l'espèce est présente dans le milieu sans intervention de l'humain) ou de statut exotique (l'espèce a été introduite, volontairement ou involontairement par l'homme) (Gargominy *et al.* 2014). Deuxièmement, le statut fait référence au cadre juridique et est ainsi lié à des actions à mettre en œuvre. C'est le cas par exemple des statuts de conservation accordés aux espèces par l'UICN, par exemple espèce en danger, espèce menacée, espèce disparue. Dans sa définition sociologique, le terme

de statut comporte plus de complexité que ces aspects matériels et juridiques. Il correspond à la place que peut prendre un individu ou un groupe – et dans notre cas un non-humain – dans le système social considéré à un moment donné (Linton 1945). La notion de statut englobe alors les attitudes, les valeurs, les comportements que la société assigne aux personnes occupant le dit-statut (Linton 1945 ; Merton 1968 ; Rui 2014).

Le concept de statut n'a pas le désavantage des concepts précédents, il ne postule pas de liens *a priori* entre l'espèce et les collectifs d'acteurs. Le concept de statut possède également d'autres avantages. Il est lié aux attributs de l'individu ou de l'objet. Il permet ainsi de relier les caractéristiques intrinsèques de l'espèce à la place qu'elle occupe dans le système social et donc de faire le lien entre la dimension naturelle et la dimension sociale des espèces invasives. Selon Di Piazza (1995) dès que l'homme « *ôte les plante de leurs environnements pour les inclure dans son bagage culturel ou son bagage à main, il s'efforce de leur attribuer un nouveau statut, celui de produit social* ». Cet élément est très intéressant dans le cadre de démarches interdisciplinaires telles que pratiquées dans la présente thèse unissant rôle des humains dans l'expansion géographique et rôle des humains dans la catégorisation des espèces. Ensuite, le statut peut être rendu public (par exemple par des normes ou des publications académiques) et engager des actions. Le concept de statut permet ainsi de faire le lien entre les discours et les actes. De plus, le concept de statut permet aussi de porter une attention aux rôles attribués à l'espèce par les instaurateurs et promoteurs des statuts, « *ce que l'individu doit faire pour valider sa présence dans ce statut* » (Linton 1945), ou plutôt ce qu' « *il est attendu que l'individu fasse* » (Merton dans Bélanger & Mercier 2006).

Dans le cadre de ma thèse, les définitions de « statut » choisies et utilisées sont les suivantes :

Statut social : La place que peut prendre un individu ou un groupe – et dans notre cas un non-humain – dans le système social considéré à un moment donné.

Statut social public ou publicisé : Le statut social d'un humain ou d'un non-humain rendu public c'est-à-dire qui est publié, communiqué, diffusé à l'attention du grand public ou d'un groupe social en particulier. On peut aussi parler de statut officiel.

Statut social public juridique : Le statut juridique est un statut social qui fait l'objet d'une norme, et qui est par ce biais rendu public.

Statut social public scientifique : Le statut scientifique est un statut social qui fait l'objet d'une définition scientifique et qui est par ce biais rendu public.

Statut social silencieux : Statut social qui n'est pas rendu public, qui n'est pas publicisé, (Linton parle de statut latents, Merton de statut secondaire, Hughes de statut subordonnés).

CHAPITRE 7
Percées du statut d'espèce invasive de l'ajonc dans l'espace public à La Réunion

Ce chapitre est un projet d'article.

1. INTRODUCTION

Depuis près de 15 ans, l'ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*) est publiquement catégorisé à La Réunion parmi les principales espèces invasives contre lesquelles il convient de lutter du fait d'impacts générés sur la biodiversité indigène et endémique (Baret *et al.* 2006 ; Tassin *et al.* 2006b ; Triolo & Hoff 2006). Au milieu des années 2000, il a ainsi été l'objet du plus gros programme de lutte engagé par l'Office National des Forêts (Soubeyran 2008). Comment le statut social public d'espèce invasive puis d'invasive majeure lui-at-il été attribué et par quels acteurs ?

Dans l'histoire de la pensée occidentale, et en particulier dans les sciences de la vie, le postulat dominant conçoit un lien direct entre les mots et les choses (Mondana & Dubois 1995). Dans ce cas – si l'on considère la définition des espèces invasives donnée par Richardson *et al.* (2000) - le fait qu'une espèce soit physiquement en expansion géographique suffirait à expliquer qu'on lui accorde le statut de plante invasive, selon la définition. Un autre postulat est de considérer la construction sociale des statuts des plantes, à travers des discours et l'accumulation de connaissances socialement et culturellement situés. Les catégories et la définition des objets du discours par lesquels les sociétés saisissent le monde ne sont ni préexistants, ni donnés, mais s'élaborent au fil du temps, se transforment selon les contextes, et leur solidité dépend des réseaux d'acteurs qui les portent et de leurs espaces d'expression (Callon & Latour 1991 ; Mondana & Dubois 1995 ; Latour & Biezunski 2005). Considérant ces aspects, il est intéressant d'identifier quels sont les collectifs d'acteurs qui ont défini et portés le statut public d'espèce invasive de l'ajonc et dans quel espace public, dans quelles arènes publiques, matérielles ou abstraites, ils se sont exprimés, conduisant à quelle visibilité sociale. Il est également intéressant de recherche si l'expansion géographique de la plante, mise en récit dans le **CHAPITRE 6,** participe à expliquer la publicisation de ce statut et si oui, en quoi et à quel(s) moment(s).

Les travaux pionniers en anthropologie et sociologie des invasions biologiques ont porté sur la diversité des perceptions de ces espèces en fonction des acteurs. Ils ont mis en évidence que chaque groupe catégorise l'espèce concernée de manière différenciée selon les spécificités de son rapport à la nature, des conséquences économiques engagées, et de son affection pour l'espèce (Javelle *et al.* 2006, 2010 ; Mougenot & Roussel 2006 ; Claeys & Sérandour 2009 ; Bernardina 2010 ; Menozzi 2010). A notre connaissance, peu d'études ont porté sur le récit de la construction du statut invasif, sur la piste des justifications accumulées et des réseaux constitués au fil du temps tel que proposé par les sociologues des sciences comme Callon et Latour (Callon 1986, 1989 ; Callon & Latour 1991). Gramaglia (2010) a étudié les statuts du Goéland leucophée (*Larus michahellis*) dans le sud de la France, espèce protégée mais proliférante. Elle a mis en évidence un important travail de problématisation, de dramatisation et d'intéressement des naturalistes pour traduire la menace que faisait peser la prolifération de cet oiseau sur les milieux naturels vers une plainte collective de toutes les nuisances inventoriées, scellant par là même de nombreuses alliances entre des acteurs aux justifications a priori incommensurables pour reprendre les termes de Callon & Latour (1991). A l'inverse, Javelle *et al.* (2006) et Chlous (2014), respectivement pour le cerisier tardif (*Prunus serotina*) en forêt de Compiègne et la crépidule (*Crepidula fornicata*) dans la rade de Brest, ont insisté sur la méconnaissance de ces invasions dans la sphère sociale élargie et sur les difficultés rencontrées par les lanceurs d'alerte pour initier des processus d'intéressements et de créer des alliances.

La présente étude vise à rendre compte des différentes étapes de percée du statut social invasif de l'ajonc dans l'espace public en portant une attention particulière aux jeux d'acteurs et aux alliances scellées. Nous nous intéressons à la fois aux alliances entre les acteurs de l'environnement et aux alliances avec des acteurs d'autres sphères sociales, en particulier du milieu agricole puisque l'ajonc est également en expansion dans ces espaces (**CHAPITRE 6**). Pour répondre à cet objectif général, le chapitre s'organise en trois parties. Premièrement, nous présentons notre démarche de recherche et les caractéristiques de notre lieu d'étude. Deuxièmement, nous décrivons les grandes étapes de la percée du statut invasif dans l'espace public réunionnais en mettant en relation le contexte international, national et régional sur les espèces invasives, avec les stratégies et jeux d'alliances des acteurs régionaux. Troisièmement, nous synthétiserons les principaux facteurs explicatifs identifiés au regard d'autres études de cas.

2. DEMARCHE DE RECHERCHE

L'étude a été réalisée dans une perspective compréhensive, en partant du sens que les acteurs donnent à leurs actions et à leurs conduites (Weber 2004). Inspirées par la sociologie de la traduction (Callon 1986 ; Akrich *et al.* 2006), nous posons l'hypothèse générale que le statut invasif de l'ajonc a bénéficié pour sa percée dans l'espace public d'un élargissement progressif du réseau d'acteurs attribuant ce statut à la plante via des processus d'intéressements et d'enrôlements. Nous étudions la constitution des réseaux qui construisent et portent le fait en ne distinguant pas *a priori* de différences entre actants humains et non-humains et en ne faisant pas non plus de distinctions *a priori* entre les macro-acteurs (institutions, organisations, classes sociales) et les micro-acteurs (individus, groupes famille).

La présente étude est la première à s'intéresser à la construction du statut public d'espèce invasive dans un territoire d'Outre-Mer, terrain très favorable aux travaux en sciences sociales de l'environnement sur la question des invasions biologiques (Atlan & Darrot 2012). Cette configuration permet en effet une mise en évidence des phénomènes dans un système relativement clos permettant de décomposer les différentes étapes de construction des problématiques partagées, et la constitution progressive des réseaux sociotechniques. Par ailleurs, les départements d'Outre-Mer accueillent tous les services déconcentrés de l'Etat ainsi que les services propres à la décentralisation ; c'est le cas de l'île de La Réunion, département depuis 1946, et région européenne ultrapériphérique depuis 2009. L'île accueille ainsi un grand nombre d'institutions sur une petite surface qui reflète et concentre tous les échelons administratifs et institutions publiques françaises chargées des divers aspects de gestion du milieu naturel. De plus, en 2007, les espaces naturels des Hauts de l'île, propriété du département et géré par l'ONF, sont classés en Parc National, qui sera lui-même inscrit par l'Unesco au patrimoine mondial de l'humanité en 2010 (pour une analyse anthropologique de la construction du Parc National et de son classement, voir notamment Babou 2015). Ce classement signale à la fois la concentration d'enjeux de biodiversité et des effets accrus de médiatisation des phénomènes.

Les matériaux collectés sont multiples, ils ont été recueillis en pré-enquêtes entre 2009 et 2012, puis de façon quasi-continue entre 2013 et 2014. Des entretiens semi-directifs ont été conduits auprès d'acteurs impliqués sur la question de l'ajonc et s'exprimant dans les espaces publics à savoir des scientifiques, des gestionnaires, des responsables d'institutions, ainsi qu'auprès d'acteurs concernés par l'expansion de l'ajonc de par la proximité géographique de leurs activités professionnelles ou de loisirs avec les zones occupées par cette plante (37

entretiens semi-directifs, voir **ANNEXE 3** pour les grilles d'entretien). Ces entretiens ont portés sur leurs représentations de l'ajonc et des espaces, les actions menées et leurs modalités, leurs partenaires, les difficultés rencontrées. Un corpus de littérature grise et académique et d'articles de presse grand public et spécialisée, régionales et nationales, traitant de l'ajonc invasif a été constitué à partir de la première mention de l'ajonc invasif en 1978 et jusqu'en 2014 (plusieurs centaines de documents). Enfin, des journées d'observations participatives ont été conduites lors de sorties de terrain, de journées de sensibilisation, de séminaires, ou de réunions entre scientifiques et gestionnaires.

3. PERCEES DU STATUT INVASIF DE L'AJONC DANS L'ESPACE PUBLIC A LA REUNION

3.1. Trois périodes de publicisation du statut invasif de l'ajonc

Trois périodes distinctes de publicisation du statut social invasif de l'ajonc ont été identifiées grâce à l'analyse bibliométrique (figure 7-1). Un première période s'étend de 1980 à 2000 et est caractérisée par un faible taux de publication de documents de littérature spécialisée. La deuxième période, du début des années 2000 à 2006-2007 correspond au premier pic de publicisation à la fois dans la littérature spécialisée et dans les documents à destination du grand public. La troisième période de 2010 à 2014 correspond au second pic de publicisation, plus important que le premier surtout dans les informations à destination du grand public. C'est aussi la période pendant laquelle le statut invasif est publié dans des textes écrits par le grand public, par exemple par le biais de billets de blog ou de courrier des lecteurs (résultats non présentés). En d'autres termes, à travers ces trois séquences, le statut invasif émerge dans de plus en plus de types d'arènes publiques, définies comme lieux (matériels ou abstraits) de discussion, de sélection, de définitions collectives des problèmes publics ; de production de sens (Hilgartner & Bosk 1988).

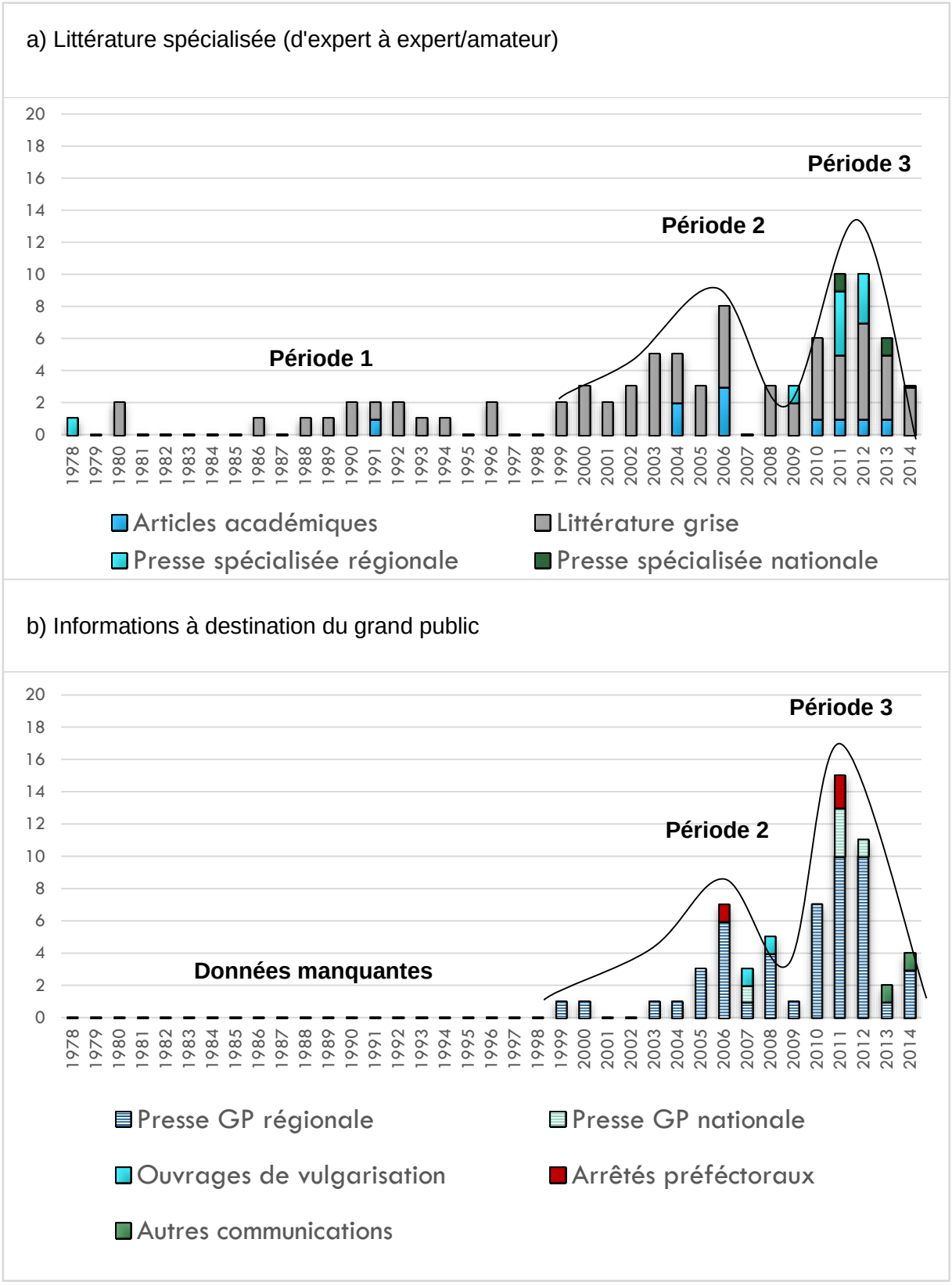

Figure 7-1 - Publication de documents mentionnant le statut social invasif de l'ajonc d'Europe à La Réunion

(a) dans la littérature spécialisée de 1978 à 2014, (b) dans les documents d'informations à destination du grand public (la presse régionale n'est pas exhaustive, elle comprend le Journal de l'île de La Réunion (JIR), le journal Témoignage, et tous les journaux numériques)

3.2. Naissance du statut invasif de l'ajonc

L'ajonc est classé pour la première fois à l'aube des années 1980 parmi les espèces qui *« accélèrent la dégradation des biotopes primitifs ou se substituent aux végétaux indigènes dans le peuplement de nouveaux espaces offerts à la colonisation végétale »* ou encore parmi les « *pestes végétales* »[1] correspondant aux espèces importées dans l'île au grand pouvoir de dissémination et ayant une croissance rapide (Cadet 1977 ; Lavergne 1978, 1980 ; Dupont 1988-2000). Même si les auteurs à cette époque n'emploient pas le terme d'*espèce invasive* – ce néologisme n'existe pas encore – la définition attribuée à ces catégories est proche des définitions aujourd'hui attribuées à ces espèces dites invasives, avec la prise en compte de l'origine exotique et des effets – négatifs - sur la végétation indigène.

Jusqu'aux années 2000, le statut invasif de l'ajonc est assez silencieux dans l'espace public même s'il apparait dans certains documents parmi les 10 *"pestes végétales"* les plus importantes de l'île (Sigala 1999). Le taux de publication de documents de littérature spécialisée mentionnant l'ajonc invasif est faible, de l'ordre de un par an (figure 7-1). Ces documents sont à destination des acteurs de l'environnement et des botanistes amateurs.

3.2.1. Contexte international et régional sur les espèces invasives

Au niveau international, entre 1980 et 2000, une attention de plus en plus grande est portée sur la protection et la gestion de la biodiversité (Blandin 2009). La question des espèces invasives se diffuse notamment par le biais de la Convention sur la Diversité Biologique, en 1992 et de la création par l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature) de l'ISSG (Invasive Species Specialist Group) en 1993. Les espèces invasives, identifiées comme des menaces pesant sur la biodiversité, doivent être maitrisées et éradiquées. La prolifération des espèces exotiques dans les milieux insulaires fait particulièrement l'objet de vives attentions notamment du fait de la visibilité des phénomènes et de la richesse de ces territoires en espèces endémiques et menacées (MEA 2005). En France, le programme de recherche interdisciplinaire INVABIO est lancé en 1999 par le ministère en charge de l'environnement, relayé par INVABIO II en 2001. Pendant cette période également, au niveau national, le sujet se démocratise à travers la publication de quelques articles dans des revues de jardinages ou la presse nationale (Javelle *et al.* 2006).

[1] Le terme de « *pest* » est également employé dans la littérature anglophone, et le terme de « peste végétale » a été employé au début du 20ème siècle par Perrier de la Bathie à Madagascar (Bathie, 1928). Pour autant, R. Lavergne revendique, en 1978 au congrès de la Sépanrite à l'Université de La Réunion, et aujourd'hui encore la paternité de cette terminologie à La Réunion.

A La Réunion, en 1989, à la demande de plusieurs acteurs de l'environnement, le chercheur sud-africain Ian A.W. McDonald est invité par la région afin de conduire une expertise sur les effets des "*Alien Plants Invasions*" sur la végétation native de l'île. Son travail, publié en 1991 et co-signée avec plusieurs acteurs de l'île et un expert de l'UICN-WWF, constitue la première étude quantitative de l'île sur les espèces invasives (Macdonald *et al.* 1991). Son étude a permis de lister 67 espèces les plus envahissantes et mettre en évidence 33 espèces contre lesquelles la lutte est prioritaire. A partir de la fin des années 1990, d'importants efforts de recherche ont été réalisé sur cette thématique par l'Université de La Réunion, le Cirad (Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement), le CBNM (Conservatoire Botanique National de Mascarin) dont certains dans le cadre des appels à projets INVABIO du ministère de l'environnement (Barbault & Atramentowicz, 2010). Ces travaux, portant par exemple sur le Raisin marron (*Rubus alceifolius*), le Troène de Ceylan (*Ligustrum robustum*), le Longose (*Hedychium gardnerianum*), l'Acacia (*Acacia mearnsii)* ont conduits à la publication de plusieurs rapports, thèses et publications scientifiques (Thébault 1989 ; Radjassegarane 1999 ; Lavergne 2000 ; Baret 2002 ; Tassin 2002). En parallèle, des actions de lutte contre les espèces invasives conduites par l'ONF se sont multipliées essentiellement en milieu naturel et dans les plantations sylvicoles (sur la période 1985-2003, sont recensés respectivement 41 chantiers couvrant une surface d'intervention de 500 ha et 40 chantiers couvrant une surface d'intervention de 469 ha), jusqu'à devenir un élément majeur de la gestion forestière publique dans les années 2000 (Hivert 2003).

3.2.2. Des botanistes et naturalistes lanceurs d'alerte de l'invasion de l'ajonc à La Réunion

Les premiers lanceurs d'alerte sur l'expansion et les impacts de l'ajonc dans les habitats naturels de La Réunion sont des botanistes de terrain, tous adhérents à l'association de protection de la nature de l'île, la SREPEN (Société Réunionnaise pour l'Étude et la Protection de la Nature). Pour ces botanistes passionnés et militants, en s'étendant et colonisant rapidement de vastes espaces, l'ajonc, comme d'autres espèces exotiques, menace la végétation endémique et indigène. En effet, cette période correspond à un changement très rapide du visage de l'île avec un développement économique se traduisant par de nombreux aménagements, créations de routes, défrichements, qui favorisent des espèces introduites peu exigeantes au détriment des espèces natives : d'une sortie de terrain sur l'autre, les botanistes remarquent la différence. Cette période correspond également au moment où l'expansion géographique de l'ajonc dans la zone

du Maïdo va de plus en plus vite et où de larges surfaces (aux alentours de 7000 ha) sont envahies dans les milieux agricoles de la Plaine des Cafres (**CHAPITRE 6**).

3.2.3. Peu d'alliances entre acteurs sur les impacts de l'ajonc sur la végétation indigène

Entre 1980 et 2002 il n'y a que très peu d'alliances au sein des acteurs de l'environnement spécifiquement sur la question de l'ajonc invasif et la question n'est que très peu relayée par les institutionnels prenant en charge la politique environnementale, elle n'est pas présente dans les arènes de débats publics. La seule alliance relevée relie un professeur de biologie de l'université de La Réunion et le directeur adjoint de l'ONF lors de la co-publication d'un article (Figier & Souleres 1991).

Une des explications du faible relais institutionnel du statut invasif pendant cette période s'inscrit dans la vision écologique dominante à cette époque des milieux dans lesquels l'ajonc se développe par les écologues et les gestionnaires : les milieux ouverts de l'étage altimontain, couvert d'une végétation éricoïde de type lande et de prairie humide (figure 7-2).

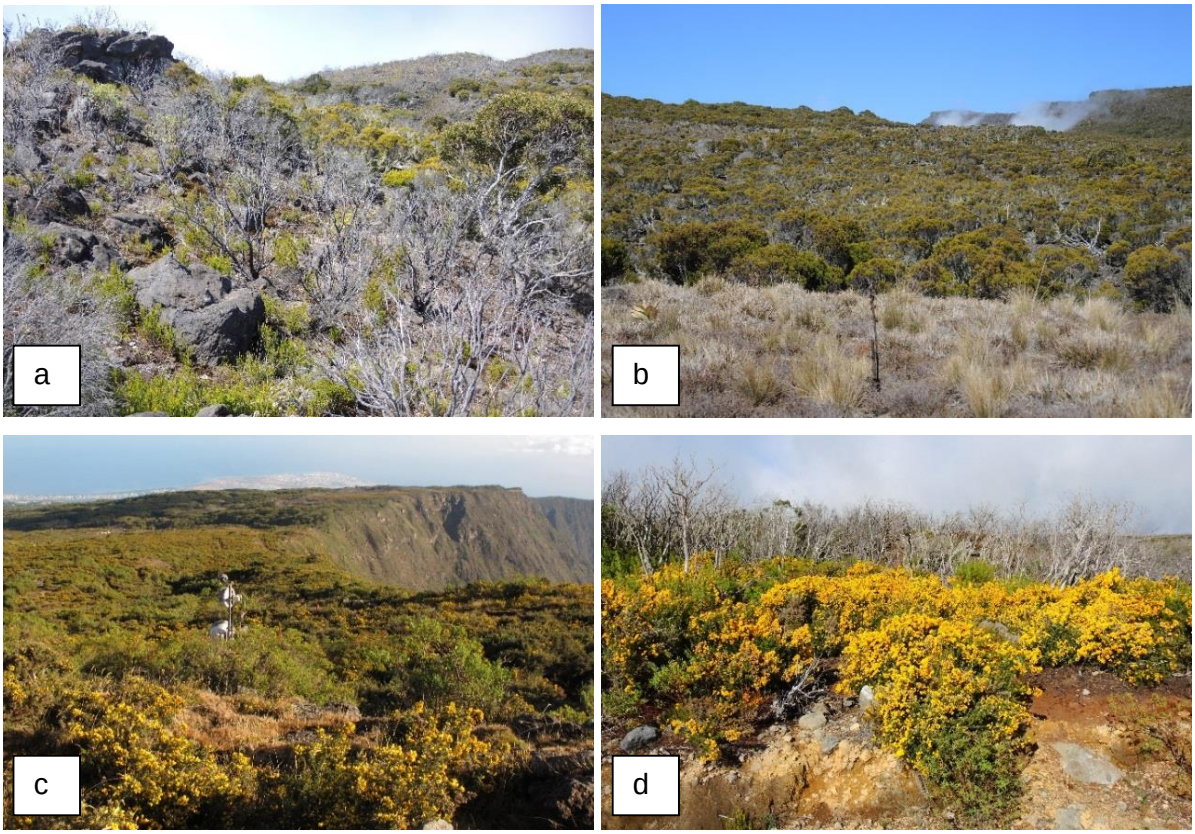

Figure 7-2 – Végétation altimontaine (au-dessus de 1800 m d'altitude) dans le secteur du Massif du Maïdo dans les zones indemnes d'ajonc (a et b) et dans les zones avec ajoncs (c et d) (Udo 2014).

Selon les conceptions de l'écologie classique dominante à cette époque, il ne s'agit pas d'une formation climacique (Larrère & Larrère 2009), c'est-à-dire que la communauté végétale n'a pas atteint un état (théorique) d'équilibre stable et durable avec les facteurs édaphiques et climatiques du milieu. Dans son article de 1974, Cadet suppose en effet que la végétation altimontaine (au-dessus de 1800 m d'altitude) évoluera à plus ou moins long terme, vers une forêt hygrophile complexe. Les stades intermédiaires de la succession sont moins prioritaires dans la mise en place de mesures de protection que les milieux « à l'équilibre », tels que les forêts. C'est probablement pour cette raison, entre autres, que McDonald, en 1989, ne prospecte pas les milieux des hautes altitudes, n'insiste pas sur l'expansion de l'ajonc, et ne liste pas cette espèce parmi les 67 les plus envahissantes (McDonald *et al.* 1991). Pour l'ONF également, établissement gestionnaire du domaine forestier (statut départemento-domanial[2]) dans lequel l'étage altimontain est inscrit, ces milieux d'altitude ne sont pas intéressants car les conditions climatiques et pédologiques sont incompatibles avec la sylviculture.

3.2.4. Des alliances sur la question des impacts économiques de l'expansion de l'ajonc

Les lanceurs d'alerte précédemment évoqués sont les premiers à souligner les effets de l'expansion géographique de l'ajonc sur la végétation indigène, mais ce ne sont pas les premiers à attribuer des effets indésirables de l'expansion de l'ajonc. Dans les milieux agricoles, son statut public de plante nuisible de l'ajonc a été fortement publicisé entre 1980 et 2000 (**CHAPITRES 6 ET 8**).

Des alliances entre acteurs sont ainsi en place sur l'idée que l'ajonc est une espèce nuisible dans les espaces agricoles car il limite les surfaces exploitables. L'ONF, gestionnaires de zones agricoles mises sous concession, le Cirad, l'ARP (Agence Réunionnaise de Pastoralisme) tentent de comprendre le processus d'expansion de l'ajonc dans les milieux agricoles et cherchent à mettre au point des méthodes de contrôle (**CHAPITRE 6**). Dans les concessions agricoles du Piton de l'eau (propriété départementale, gestion ONF, location à des éleveurs), les éleveurs sont dans l'obligation de lutter contre l'ajonc dès les années 1990. Les ouvriers de l'ONF luttent autour des milieux agricoles, dans les espaces interstitiels non concédés, les sentiers et bords de pistes forestières, ainsi que sur des aires de pique-niques aménagées.

[2] Le statut départemento-domanial est propre aux Départements d'Outre-Mer îliens (Antilles, Réunion). Il s'agit de l'ancien régime de la Colonie, passée sous ce statut en 1948. La nue-propriété revient au Département, mais l'Etat en conserve le droit d'usage. La gestion du domaine est sous l'autorité de l'ONF suivant les dispositions du Code Forestier.

3.3. Premier essor du statut invasif dans l'espace public

A partir de 2000, la percée du statut invasif dans l'espace public s'affirme par rapport à la période précédente. Sur la période 2000-2009 le taux de publication moyen annuel de documents de littérature spécialisée passe à 3,5 par an, et le taux de parution d'articles de presse grand public est de 2 par an (figure 7-1). Parmi les rapports abordant l'ajonc invasif, plus de la moitié sont spécialement dédiés à l'ajonc, ce qui n'a jamais été le cas dans la période des lanceurs d'alerte. Cette période est aussi caractérisée par le premier arrêté préfectoral mentionnant l'ajonc en tant qu'espèce exotique envahissante (Arrêté n°3006 relatif aux Bonnes Conditions Agricoles et Environnementales de La Réunion, 10 août 2006). Au milieu des années 2000, l'ajonc fait l'objet du plus gros chantier de lutte contre une invasive en milieu naturel à La Réunion, évalué à 500 000 euros sur 2 ans (financés par le Conseil Général et l'Europe) (Soubeyran 2008). Au cours de cette période donc, le statut invasif perce au niveau régional à la fois dans l'arène publique médiatique, dans l'arène publique juridique et administrative et dans l'arène politique. Il est aussi de plus en plus présent dans l'arène publique scientifique.

Géographiquement, les espaces agricoles envahis sont beaucoup moins mentionnés que les espaces naturels (4 contre 24 documents), alors qu'ils l'étaient tout autant dans la période précédente. Au sein des milieux naturels, le Massif du Maïdo a suscité un élan d'attention tout particulier (10 sur 24 documents).

Par rapport à la période précédente, le nombre d'acteurs régionaux impliqués tend à régresser, l'ONF devenant le seul acteur engagé sur la problématique. Parallèlement, la publication d'acteurs extérieurs à l'île augmente, en particulier des chercheurs.

3.3.1. Contexte international et régional sur les espèces invasives

Au cours de cette période, les politiques publiques internationales s'investissent de plus en plus sur la question des espèces invasives. A titre d'exemple, dans le traité international de la Convention de la Diversité Biologique en 2002 sont adoptés des « Principes directeurs » spécifiques afin d'aider les pays signataires à établir les priorités de leurs stratégies de lutte contre les espèces invasives. Au niveau scientifique, la courbe exponentielle de parution des articles scientifiques à partir des années 2000 rend compte de la montée en puissance de ce champ de recherche (Kühn *et al.* 2011, figure 7-3).

A La Réunion, les travaux sur les espèces invasives sont de plus en plus intégrés dans des documents de planification (ex : Orientations régionales forestières 2002, 2004 ; Stratégie

Réunionnaise pour la Biodiversité 2005). Les travaux de lutte contre les espèces invasives sont une des composantes majeures de la gestion forestière, financés par la région, le département ou l'Europe, à hauteur de 2 millions par an (Hivert 2003 ; Soubeyran 2008). La création en 2003 du comité « Invasions Biologiques » initié par la DIREN (Direction Régionale de l'Environnement), puis en 2006 du groupe technique sur les invasions biologiques (GT-Invabio) au sein du CSRPN (Conseil Scientifique Régional du Patrimoine Naturel) toujours à l'initiative de la DIREN accompagne la montée en puissance de la problématique « espèce invasive ». Cette montée en puissance s'est renforcée par l'ancrage géographique du comité français de l'UICN Outre-Mer Espèces Exotiques Envahissantes à La Réunion entre 2005 et 2007. En 2008, la DIREN confie à un groupe d'experts locaux coordonné par le CBNM la réalisation d'un état des lieux des actions de lutte et la rédaction d'un cahier des charges pour la mise en place d'une cellule de veille (Salamolard *et al.* 2008), qui conduira plus tard à la rédaction de la stratégie locale de lutte contre les espèces invasives.

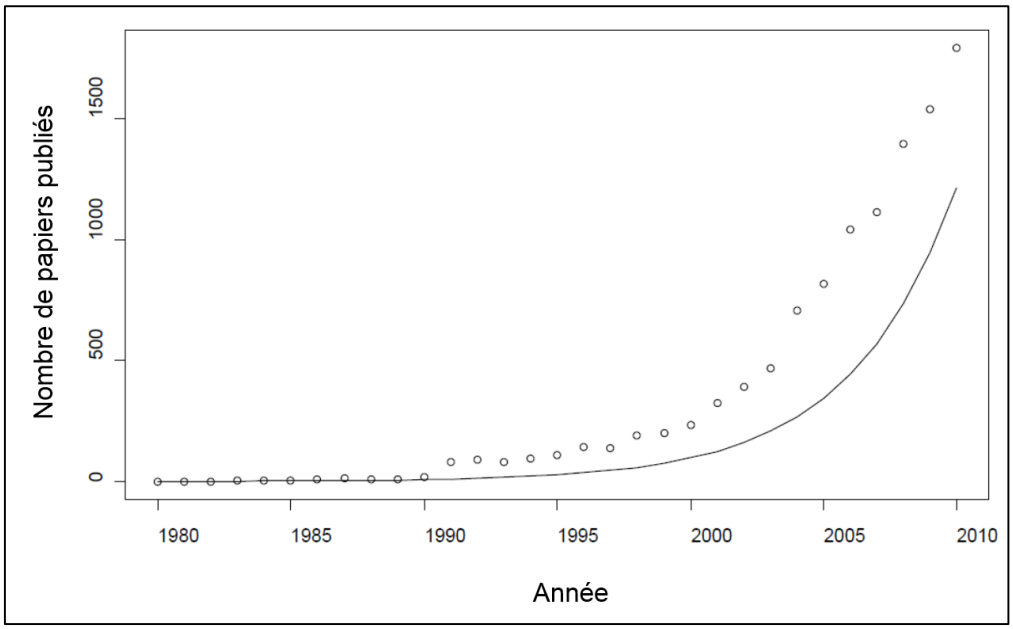

Figure 7-3 – Nombre d'articles scientifiques publiés par an sur les espèces exotiques ou invasives à partir du service d'information ISI Web of Science (rond blanc). La ligne noire indique l'augmentation exponentielle

3.3.2. Officialisation du statut invasif de l'ajonc par des professionnels de La Réunion

A partir de 2002, le statut invasif de l'ajonc à La Réunion s'officialise dans des rapports institutionnels (ex: ONF *et al.* 2002; Boullet & Françoise 2003; Hivert 2003; Hoareau & Garnier 2005; Triolo 2005; Triolo & Hoff 2006; Gautier & Triolo 2008) et des articles académiques de chercheurs en écologie et biologie de la conservation (ex: Tassin 2002; Kueffer

& Vos 2003; Baret *et al.* 2006; Tassin *et al.* 2006a, 2006b). La professionnalisation des acteurs porteurs du statut invasif de l'ajonc qui ne sont plus majoritairement des naturalistes militants mais des ingénieurs de l'ONF et des scientifiques de l'île ou de l'extérieur (en biologie évolutive ou biologie de la conservation) a joué un rôle majeur dans cette officialisation du statut et sa publicisation.

Tous ces professionnels mobilisent des argumentaires scientifiques et techniques spécialisés composés de nombreux néologismes (ex: espèce invasives, EEE pour Espèces Exotiques Envahissantes, biodiversité, lutte intégrée). Ces compétences linguistiques et conceptuelles augmentent leur crédibilité, leur conférant une parole d'autorité, et leur permettant d'imposer plus facilement leur catégorie de pensée dans les arènes publiques politique, juridique et médiatique (Shapin 1991 ; Baillargeon 2006). Elles favorisent la mobilisation de ressources et leur donne accès à des moyens puissants, économiques ou normatifs. Ce phénomène n'est pas propre à La Réunion, ni aux espèces invasives : les savoirs scientifiques ont une grande légitimité dans notre société (Latour 2008). En écologie, depuis la création du ministère éponyme en 1971, les scientifiques et les experts ont toujours été très présents auprès des décideurs politiques, qui ensemble, partagent l'idée selon laquelle la décision politique serait plus sérieuse et plus efficace si elle s'appuie sur des connaissances scientifiques (Granjou 2003; Amaranta 2009 ; Coreau *et al.* 2013).

Au cours de cette période, la publicisation du statut invasif de l'ajonc à La Réunion est aussi justifiée par son caractère invasif à l'échelle mondiale, en faisant par exemple référence à son classement en 2000 par l'UICN parmi '*100 of the world's worst invasive alien species*' (Lowe *et al.* 2000), ou à son statut d'invasive majeure dans d'autres régions du monde comme en Nouvelle-Zélande et en Australie.

3.3.3. Nouveau regard écologique sur la végétation altimonaine

A partir de 2000, les Hauts sont au centre des questions de protection de la biodiversité endémique et indigène dans le cadre du lancement de la procédure de construction du Parc National des Hauts de La Réunion par le Ministre de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement[3] (ex : Boullet et Françoise 2003 ; projet Atlas de la Flore vasculaire de La Réunion –AFLORUN- piloté par le CBNM en 2009-2010 est recentré sur les zones altimontaine en accord avec le Parc National). Cette attention peut notamment s'expliquer par

[3] Le projet Parc National a été initié par l'Etat, la Région et le Département dans la logique du Schéma d'Aménagement Régional de 1995. Il est officiellement créé par décret le 5 mars 2007

trois caractéristiques de ces milieux mises en évidence par les scientifiques : la rareté de ce type de milieu à l'échelle de l'Océan Indien, la richesse en espèces indigènes et endémique, la faible transformation de ces milieux par les activités humaines (Cadet 1980 ; Boullet et Françoise 2003 ; Strasberg et al. 1995, 2005 ; Triolo 2005).

La percée de ce nouveau regard écologique sur les hauteurs de l'île et la végétation altimontaine a participé à porter l'attention des écologues, protecteurs et gestionnaires de la biodiversité sur l'expansion de l'ajonc dans ces milieux d'altitude, et en particulier dans le Massif du Maïdo (figure 7-2). Toutefois, ces éléments ne suffisent pas totalement à expliquer le focus sur l'ajonc et le fait qu'il soit l'objet du plus gros chantier de lutte. Et ceci, d'autant plus que d'autres types de menaces sur ces milieux ont pu être jugées plus impactante sur cette biodiversité (notamment les incendies et les bovins divagants, mais également d'autres espèces invasives) par exemple dans le rapport du Conservatoire Botanique National de Boullet et Françoise (2003).

3.3.4. Lutter contre l'ajonc, une opportunité pour gagner en légitimité

Au début des années 2000, au niveau national comme au niveau régional, l'ONF est à une époque charnière de réorientation de ces missions principales de la production sylvicole vers la multifonctionnalité et la protection des milieux naturels (Candau *et al.* 2015). Cette démarche s'inscrit dans l'injonction à préserver l'environnement dans la gestion forestière qui constitue le premier article de la loi d'orientation des forêts de 2001.

A La Réunion, dans le contexte de la création du Parc National des Hauts, la reconversion de la production (dont les conséquences étaient souvent critiquées par les acteurs de l'environnement) vers la protection de la biodiversité est d'autant plus urgente. En effet, les agents de l'ONF identifient une période à risque au regard des évènements en Guadeloupe où la création du Parc National a, selon eux, significativement réduit les missions de gestion de l'antenne de l'ONF locale et drastiquement diminué les effectifs des agents. Dans cette nouvelle palette d'acteurs institutionnels en gestation, l'enjeu de légitimer sa place dans la gouvernance et la gestion des milieux naturels est capital. Un acteur de l'environnement raconte « *A l'époque* [pendant la mission Parc National] *la mission de l'ONF c'était en tout cas de trouver une solution soit pour pas qu'il y ait de Parc demain, soit pour montrer que l'ONF fait de la conservation et puisse éventuellement diriger le Parc s'il y a un Parc.* »[4] (2014) tandis qu'un

[4] Les forestiers ont été gestionnaires dans plusieurs réserves naturelles et Parcs nationaux dans les colonies françaises au 19ème et dans la première moitié du 20ème siècle ; ils ont été inclus dans la création de plusieurs parcs nationaux en France métropolitaine (Selmi, 2009).

agent de l'ONF se souvient : *« avant la création du Parc, pour se maintenir, on lavait plus blanc que blanc, on voulait montrer l'exemple, on était plus écolo que les écolos »* (2014). Des acteurs clés, écologues travaillant à l'ONF vont activement participer à faire entrer le référentiel global de « protection de la biodiversité et contrôle des espèces invasives » dans le discours de l'ONF et dans la construction de leurs plans d'aménagement. Ils ont joué le rôle de marginaux-sécants[5] entre le monde de la production et celui de la protection et ont activement participé à faire entrer des actions de protection de la biodiversité au cœur des missions de l'ONF.

La mise en place d'études cartographiques et d'une stratégie de lutte efficace contre une invasion biologique - phénomène reconnu par tous les acteurs de l'environnement comme une menace majeure sur la biodiversité – se révèle, entre autres, être une bonne opportunité pour accompagner et témoigner de la reconversion de l'ONF. Les listes d'espèces invasives majeures de l'île sont longues, et des travaux de lutte ne peuvent être entrepris sur toutes ces espèces. De plus, l'Etat de méthodes de lutte mise en œuvre par l'ONF à La Réunion (Hivert 2003) a souligné « *l'urgence de mieux cibler l'effort de lutte sur certaines espèces particulièrement problématiques pour lesquelles on dispose d'un savoir-faire suffisant pour lutter de façon efficace* ». Dans ce contexte, quel(s) avantage(s) a donc eu l'ONF à sélectionner l'ajonc sachant qu'une partie seulement des travaux considérés comme référents sur ce sujet le mentionnent comme espèce invasive majeure (mentionné dans Lavergne 1978 et Lowe et al. 2000 mais pas dans Cadet 1977 ; Macdonald *et al.* 1991 ; Boullet & Françoise 2003)? Outre le nouveau regard écologique porté sur la végétation d'altitude, des éléments de réponses se trouvent d'une part du côté de l'ajonc lui-même, et d'autre part, du côté du binôme ajonc – Massif du Maïdo.

D'un côté, six arguments sont liés aux caractéristiques de l'ajonc lui-même. Premièrement, l'ajonc est une espèce invasive reconnue sur l'île mais aussi à l'international, *"c'était une énorme invasive, une peste reconnue depuis la nuit des temps"* (un responsable de l'ONF, 2014). Deuxièmement, la lutte contre l'ajonc est en marche dans d'autres régions du monde et des programmes de lutte existent déjà et sont identifiés comme transposables (Sigala 2001). Troisièmement, l'ONF a déjà participé aux travaux de lutte contre l'ajonc dans les milieux agricoles dans les années 1960-80 et les résultats sont, en 2003, encourageants puisque sous l'effet des travaux de mécanisation et de lutte chimique, les surfaces d'ajonc ont significativement réduit (**CHAPITRE 6**). Les agents de l'ONF ont également effectué entre 1985

[5] Le terme de marginal-sécant désigne en sociologie des organisations les personnes qui interviennent dans plusieurs systèmes d'action et peuvent de ce fait jouer un rôle souvent décisif de passeur ou d'intermédiaire entre des logiques d'action différentes, voire contradictoires (Crozier & Friedberg, 1977; Donnat, 2011).

et 2003 des actions de lutte contre l'ajonc dans deux zones en milieux naturels[6] couvrant une surface de prospection totale de 134 ha. Quatrièmement, pour l'ONF, l'ajonc n'est pas une espèce à conflit d'intérêts, la population et notamment les éleveurs ne peuvent qu'être d'accord pour l'éliminer. Or, il existe par ailleurs des conflits anciens entre l'ONF et les éleveurs dans les sites naturels, notamment sur l'élevage extensif, et des conflits d'intérêts sur d'autres espèces invasives (ex : le goyavier de Chine, *Psidium cattleianum*). Cinquièmement, l'ajonc est présent dans les Hauts de l'île, qui sont justement l'objet de toute l'attention des institutions à l'approche de la création du Parc National. Sixièmement, un chercheur en biologie évolutive travaille aussi sur le caractère invasif de cette espèce et s'associe sur le projet d'étude de l'ajonc à La Réunion aux côtés de l'ONF, ce qui assure une caution scientifique. Ce travail, financé par le CNRS, la Région Réunion et l'Europe a porté sur des suivis de phénologie, des études génétiques, la cartographie de l'ajonc dans le Massif du Maïdo et a alimenté la mise en place d'une stratégie de lutte (Triolo & Hoff 2006). Ces six points sont des éléments encourageant pour s'assurer de bons résultats inscrits dans le référentiel global international de protection de la biodiversité et d'une communication valorisante, qui pourront permettre d'atteindre les objectifs susmentionnés de légitimité sur la gouvernance des milieux naturels de l'île.

D'un autre côté, trois arguments justifient le choix du binôme ajonc - Massif du Maïdo pour l'ONF. Premièrement, dans cette zone, *« l'invasion est la plus spectaculaire »* (un responsable de l'ONF, 2014) et a une configuration spatiale *« cas d'école »*, permettant de mettre en place une stratégie classique de lutte, difficilement critiquable -parce que partagée internationalement-[7] et aisément communicable, tout en, une fois encore, garantissant la réussite des actions entreprises. Deuxièmement, la lutte mécanique et chimique contre l'ajonc dans le Massif du Maïdo est une opportunité pour maintenir des emplois à l'ONF mis en danger par la baisse des financements des programmes de sylviculture à quelques kilomètres en contrebas au début des années 2000: *"en mettant l'accent sur les espèces invasives, on maintenait une demande de crédit énorme, et on maintenait les emplois"* (un agent de l'ONF, 2014). Dans une île qui cumule à cette époque un taux de chômage proche de 25%, cet argument est loin d'être négligeable auprès des collectivités financeuses[8]. Cet élément assure également, en retour, une

[6] Les deux zones sont les abords de la forêt de Notre Dame de la Paix et le Massif du Volcan (en particulier dans et aux abords de la zone du Piton de l'Eau). Notons que les populations d'ajonc du Massif du Maïdo ne font pas sur cette période 1985-2003 l'objet de lutte.

[7] Le plan d'action contre l'ajonc d'Europe par l'ONF à La Réunion consiste 1) à préserver les zones indemnes de d'ajonc, 2) à résorber les petits foyers situés en périphérie des gros foyers d'invasions et 3) à contenir les gros foyers d'invasion et les éliminer progressivement

[8] Au début des années 2000, on compte à l'ONF 400 personnes sous contrats CES ou CIIA, 200 ouvriers permanents issus des dispositifs d'insertion, et seulement une centaine de fonctionnaires (Roinsard, 2006).

main d'œuvre importante et disponible pouvant effectuer les travaux nécessaire de lutte mécanique et chimique. Troisièmement, le Massif du Maïdo est un des principaux lieux touristique de l'île : en travaillant et communiquant dans cette arène publique (figure 7-3), l'ONF participe à la sensibilisation environnementale du grand public en même temps qu'une grande partie de la population est témoin de l'implication de l'ONF dans la préservation de la biodiversité.

Le choix de l'ONF de travailler sur l'ajonc d'Europe, et en particulier dans le Massif du Maïdo, correspond donc à un choix pragmatique, adapté à des éléments de contextes spécifiques, justifié par des arguments économiques, techniques, scientifiques, politiques.

Figure 7-3 – Panneau de l'ONF en bord de route dans le Massif du Maïdo informant le public des travaux de lutte conte l'ajonc d'Europe (Udo, 2014).

Parmi le réseau réunionnais d'acteurs de l'environnement et plus spécifiquement parmi le Groupe Technique sur les invasions biologiques du CSRPN (GT-Invabio), les travaux de l'ONF sur l'ajonc sont de plus en plus reconnus alors qu'ils ne faisaient pas forcément l'unanimité au moment de leur lancement en 2004. La stratégie de lutte est publiée dans la revue nationale de l'ONF "*Rendez-vous technique*" (Gautier & Triolo 2008) et dans des rapports de l'UICN (Shine 2008 ; Soubeyran 2008, 2010), où elle fait figure d'exemple. En 2009, la stratégie de l'ONF sur la lutte contre l'ajonc (Triolo & Hoff 2006) sert également de référence, de modèle pour la

construction d'une des principales mesures compensatoires[9] face à l'implantation d'une station climatique et de sa voirie d'accès en cœur de Parc national sur le Massif du Maïdo (Cyathea & Conseil Régional 2009). Dans ce cadre, le maître d'ouvrage, la région Réunion, par le biais d'un bureau d'étude en écologie, présente comme mesure compensatoire le financement de l'ONF, à hauteur de 110 000 euros sur 5 ans, pour renforcer le plan de lutte contre l'ajonc. Cette mesure compensatoire découle directement de l'existence préalable de la stratégie de l'ONF sur la lutte contre l'ajonc au Maïdo et lui vient explicitement en renfort. Ainsi, en partie grâce à l'ajonc[10], l'ONF semble bien avoir gagné la légitimité escomptée dans la gestion des milieux naturels de La Réunion.

A partir de 2006 donc, le statut invasif de l'ajonc est devenu un statut public partagé, au moins pour la communauté d'acteurs de l'environnement. A partir de cette époque également, l'ajonc est identifié comme « *l'affaire de l'ONF »*, voire *« une véritable chasse gardée »*, avec *« un très fort attachement »* (des institutionnels, 2014). Ce statut perce aussi à partir de cette date dans l'espace public puisque les actions engagées pour son contrôle par l'ONF sont publiées et valorisées à plusieurs reprises dans la presse locale qui a été tout au long de cette période le relais explicite du point de vue des gestionnaires.

3.4. Deuxième essor du statut invasif dans l'espace public

Entre 2010 et 2014, le taux de publication moyen annuel de documents de littérature spécialisée mentionnant l'ajonc passe à 7 documents par an, soit presque le double de la période précédente. Sur l'ensemble de ces rapports, plus de 60% concernent spécifiquement l'ajonc. De même, le taux de parution d'articles de presse grand public double avec une moyenne de 7 par an, et un point d'orgue en 2011 et 2012 avec 10 articles chaque année (figure 7-1). Ces deux années sont d'ailleurs les seules pendant lesquelles des journaux et radios nationaux publicisent ce statut (Le Nouvel Observateur, Le Monde, Les Echos, France-Info). Notons aussi que c'est au cours de cette période que le statut invasif est publicisé pour la première fois par le grand public, dans des courriers des lecteurs et des billets de blog. Comparativement à la période

[9] Dans le cadre d'un projet d'aménagement ou de construction d'infrastructure (ici la station climatique de l'Observatoire Physique de l'Atmosphère de la Réunion OPAR), lorsque la flore ou la faune protégée par arrêté ministériel est impactée, les articles L411-1 et 2 du code de l'environnement prévoient l'obligation d'un dossier de demande de dérogation adressé au Conseil National de Protection de la Nature (CNPN). Le dossier doit justifier l'intérêt public du projet puis définir les impacts bruts portés sur les espèces protégées. Un gradient de mesure est alors proposé : (i) des solutions alternatives et des mesures d'évitement de l'impact, (ii) à défaut d'évitement total, des mesures de réduction de l'impact engendré, (iii) des mesures de compensation à hauteur des impacts résiduels produits malgré l'évitement et la réduction.

[10] L'ONF a lutté contre d'autres espèces invasives dans l'île de La Réunion et a conduit d'autres actions que la lutte contre les espèces invasives en faveur de la protection de l'environnement.

précédente, le statut invasif est donc présent dans davantage d'arènes publiques. Aux précédentes s'ajoutent en effet les « grands médias », qui permettent au discours, mais aussi aux individus et groupes sociaux d'apparaître devant l'ensemble de la communauté nationale et les forums de discussion en ligne ouverts au plus grand nombre.

Sur cette période, le Massif du Maïdo est plus que jamais au centre de l'attention dans les documents publics. Cette mobilisation est initiée par deux incendies sévissant en octobre 2010 et 2011 dans le Massif, récemment intégré dans le cœur de Parc (2007) et inscrit au patrimoine mondial de l'Unesco (août 2010). Ceci s'accompagne d'une augmentation du nombre d'acteurs en prise avec ce sujet.

3.4.1. Contexte international et régional

La loi de programmation relative à la mise en œuvre du Grenelle de l'environnement, adoptée le 3 août 2009 fixe à l'Etat l'objectif de mettre en œuvre des plans de lutte contre les espèces invasives afin de prévenir de leur installation, de leur expansion, et réduire les impacts négatifs. A cet effet, il a été transmis à la DIREN de La Réunion des éléments de cadrage pour une stratégie de lutte contre les espèces invasives.

Parallèlement, le Parc National de La Réunion, créé en 2007 mais opérationnel à partir de 2008-2009 a pour objectif la préservation du patrimoine naturel et par conséquent l'identification et le contrôle des menaces pesant sur cette biodiversité, en l'occurrence les espèces invasives. Sur la base de discussions lors d'ateliers de travail regroupant tous les experts de l'île, des agents du Parc National de La Réunion et de la DEAL[11] ont écrit la stratégie de lutte contre les espèces invasives et le Plan Opérationnel de Lutte contre les Invasives (POLI), tous deux publiés en 2010. Notons que la DEAL Réunion est la seule en France à avoir recruté un agent spécifiquement et uniquement chargé de la stratégie de lutte contre les espèces invasives, ce qui dénote l'intérêt régional pour ce sujet. Suite à la publication de la stratégie, le groupe technique sur les invasions biologiques (GT-Invabio) du CSRPN (Conseil Scientifique Régional de Protection de la Nature) devient le GEIR, le Groupe Espèce Invasive Réunion, dont le pilotage est assuré par la DEAL. Le GEIR rassemble tous les experts intéressés par la question des espèces invasives, ils y siègent en tant que représentant de structure et non en tant

[11] La direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement (DEAL) de La Réunion a été créée le 1er janvier 2011. Elle remplace et reprend les compétences de la DIREN (direction régionale de l'environnement), de la DDE (direction départementale de l'équipement), de la police de l'Eau de la DAF (direction de l'agriculture et de la forêt) et de la DRIRE (direction régionale de l'industrie, de la recherche et de l'environnement), hormis le développement industriel et la métrologie. Sous l'autorité du préfet, la DEAL a pour mission de mettre en œuvre localement, les politiques de l'État impulsées par le ministère de l'Écologie, du Développement Durable et de l'Énergie (MEDDE), et le ministère du Logement, de l'Égalité des Territoires et de la Ruralité (MLETR).

qu'individu. Ses principales missions sont de favoriser la coordination des acteurs locaux, la planification et la mise en œuvre de la stratégie de lutte. Ajouté à cette mise en réseau de plus en plus officielle des institutions, le maintien du label Unesco accordé en 2010 sur la surface du Parc National est explicitement conditionné par le contrôle et l'éradication des espèces exotiques envahissantes au sein du bien inscrit (UNESCO 2013).

3.4.2. Incendies et entrée en scène de nouveaux acteurs

En octobre 2010 puis en octobre 2011, deux incendies criminels ravagent le Massif du Maïdo sur des surfaces approchant respectivement 800 et 3000 ha. Les graines d'ajonc, stimulé par le feu, germent dès les premières pluies. Quelques mois après les incendies, des plantules tapissent le sol sur de grandes surfaces. Les souches brûlées d'ajonc régénèrent aussi rapidement (figure 7-4 a, voir aussi figure 6-8). L'ajonc est très visible dans le paysage et sa densification (figure 7-4 b) mobilise activement des acteurs de l'environnement de l'île, il devient « *l'ennemi n°1* » (JIR, 12/10/2011).

Figure 7-4 – Développement de l'ajonc d'Europe suite à l'incendie de 2010
a) Deux mois après l'incendie (Atlan, 2012) b) Deux ans et demi après l'incendie (Udo, 2013).

Le Plan d'Action Post Incendie de Forêt (PAPIF) est élaboré sous l'égide de l'Etat en lien avec les acteurs du territoire[12], il entre en application en 2012 avec le déblocage de 3 millions d'euros de l'Etat et 5 millions des collectivités et de partenaires privés. Ce PAPIF comporte plusieurs axes liés à la restauration des équipements, le renforcement des dispositifs de défense des forêts, l'optimisation de la surveillance mais un axe concerne spécifiquement la reconstitution de la biodiversité en luttant contre les espèces invasives et en restaurant les paysages des zones incendiées. Parmi les espèces invasives ciblées, l'ajonc est en tête de liste

[12] Commissariat à l'aménagement des Hauts, Région Réunion, département Réunion, SDIS, ONF, Parc national, DAAF, DEAL

avec l'*Acacia mearnsii*. L'ONF et le Parc national sont positionnés en tant que responsables du suivi sur le long terme de la flore, et donc de l'ajonc, en partenariat avec des experts régionaux du CBNM, nationaux du CNPN (Conseil National de la Protection de la Nature), et internationaux du comité de l'Unesco, en mission ponctuelle sur l'île.

Il n'y a pas eu de processus d'intéressement direct de la part de l'ONF pour intégrer ces acteurs sur la question de l'envahissement par l'ajonc, ils se sont auto-enrôlés suite aux effets des incendies et du PAPIF qui ont joué les rôles d'intermédiaires, pour reprendre le vocable de la sociologie de la traduction. Entre tous ces acteurs, l'objectif est identique à celui de l'ONF en 2004 : réaliser un état des lieux de l'envahissement et proposer des mesures de gestion (Beltran & Pausé 2012 ; Creuchet *et al.* 2012 ; Madigner 2012 ; Payet 2012)

3.4.3. Réveil d'un réseau d'acteurs de l'environnement déjà formé

L'expansion et la densification de l'ajonc sur cette période n'a pas généré un nouveau réseau mais a activé un réseau d'acteurs de l'environnement préexistant travaillant de manière générale sur les thématiques de protection et de conservation de la biodiversité et sur les espèces invasives.

Ce réseau préexistant est caractérisé par une grande quantité de liens forts (dans le sens de Granovetter 2000[13]) professionnels ou personnels. Premièrement, plusieurs acteurs sont reliés par des relations amicales et familiales, créant des liens forts à travers une intensité émotionnelle et affective et l'échange régulier de services. Deuxièmement, même si les individus ne sont pas collègues aujourd'hui, ils ont pu l'être par le passé dans une autre institution de rattachement (mobilités des acteurs entre le Cirad, le CBNM, l'ONF, le Parc National, la DEAL). En d'autres termes, les relations professionnelles d'aujourd'hui ne représentent qu'une partie des liens construits au fil des parcours professionnels. Troisièmement, il est possible de tracer entre les acteurs plusieurs relations de professeur à étudiant, ou de maitre de stage à stagiaire ce qui représente une sorte de filiation des enseignements et des idées, ou en d'autres termes un transfert de capital culturel. Ces liens sont forts dans le sens où ils engendrent une confiance et des idées partagées.

Ces liens forts renforcent les coalitions, l'irréversibilité du réseau, la cohésion sociale avec échange d'informations dans un cercle fermé et ont agi comme des catalyseurs de la constitution, de la stabilité et de la publicisation du statut invasif, aucun des membres ne

[13] Granovetter part de la définition de la force d'un lien comme « *une combinaison de la quantité de temps, de l'intensité émotionnelle de l'intimité (la confiance mutuelle) et des services réciproques qui caractérisent ce lien.* »

remettant profondément en cause la parole de ces proches amis, parents, collègues (Callon & Latour 1991; Akrich *et al.* 2006). Ces liens ont pu participer à limiter le besoin de multiplication de preuves scientifiques autour du phénomène invasif[14], le discours général sur les espèces invasives attribué à l'ajonc faisant office d'argumentaire, et la robustesse préalable du réseau évitant le surgissement d'éléments de controverses. La confiance entre les membres du réseau constitue en effet un important « *lubrifiant du système social* » comme l'écrivait Arrow (1974) et évite de générer certains coûts comme la recherche du caractère crédible ou non de la parole donnée par l'autre.

La force de ce réseau n'empêche cependant pas les relations de concurrence en son sein, entre différentes institutions. Nous allons voir que ces relations de concurrence sont également favorables à la percée du statut invasif dans l'espace public.

3.4.4. Concurrence entre gestionnaires autour des études sur l'ajonc

Les rôles des porte-paroles du CNPN et de l'Unesco sont de faire un état de la situation, et d'émettre des recommandations, ce qui est compatible avec les actions concrètes de lutte de l'ONF. De plus, ces institutions nationales et internationales ne sont pas implantées sur l'île et n'entrent pas en concurrence avec l'ONF.

En revanche, l'auto-enrôlement de certains responsables et agents du Parc National sur la question de l'ajonc à partir de 2010 n'a pas toujours été bien vécu par leur équivalents à l'ONF, en particulier parce que les missions du Parc récemment implanté dans l'île sont mal identifiées et en partie chevauchantes avec les leurs. Des agents du Parc national commencent dès 2011 à produire des données scientifiques[15] sur les conséquences des incendies sur la régénération de la végétation, mais ils prennent aussi en main plusieurs actions qui jusqu'alors étaient réalisées uniquement par les agents de l'ONF : la mise en place de stratégie de lutte contre l'ajonc (2011-2014), puis l'organisation d'actions de lutte et de journées de sensibilisation sur l'invasion par l'ajonc (2013-2014). Au début, ces actions ont été construites en interaction avec des agents de l'ONF et du Conseil Général, collectivité propriétaire des terrains. Mais la réactualisation des priorités est annuelle et rapidement, les concertations et discussions entre les deux acteurs se

[14] Si les traits biologiques de l'ajonc et sa distribution spatiale à La Réunion ont été en partie étudiés à partir du milieu des années 2000, aucune donnée, à notre connaissance, n'a été collectée sur l'évolution historique du végétal dans les zones de luttes, sur la composition et la structure des communautés, sur l'influence de l'ajonc sur les communautés naturelles et sur le fonctionnement des écosystèmes. Pourtant, ces éléments de recherche sont identifiés comme indispensables à toute action de lutte, qu'ils soient produit en amont ou parallèlement aux actions de lutte, par exemple dans Hefferman (1998) repris dans le document de l'ONF écrit par Hivert (2003) mais aussi dans le discours officiel des scientifiques.

[15] Ceci fait partie des missions principale des Parcs Nationaux Français (Larrère *et al.* 2009)

réduisent. Ce faisant, des tensions éclatent entre les deux institutions: *"Suite à cet incendie il y a eu des expertises, des tas de gens sont venus, on a identifié que le problème majeur était l'ajonc et l'acacia, le Parc a pris des stagiaires, le parc a identifié une stratégie qu'on a proposé à l'ONF. Mais l'ONF avait déjà une stratégie. Ce n'était pas la même. Là vous avez deux positions qui se confrontent : celle du Parc, et celle d'un gestionnaire qui gère l'ajonc depuis des années. D'où des problèmes de compréhension"* (un institutionnel, 2014). En d'autres termes, l'ONF insiste sur le fait qu'elle est pionnière sur la question, apte et légitime à planifier les stratégies, le Parc assure que fort de son expertise et des études qu'il est à même de conduire, ainsi que de la récente légitimité publique de sa mission écologique, il l'est davantage[16].

Ces relations de concurrence ont joué un rôle dans la percée du statut invasif de l'ajonc en favorisant la surenchère de stages étudiants, de rapports, d'études sur les stratégies de lutte et les zones prioritaires, de journée de sensibilisation et d'action « coup de poing » avec la population et des usagers du milieu, de communications dans la presse grand public. Ainsi, le statut invasif de l'ajonc a conquis l'espace public, non seulement en dépit des conflits de légitimité entre gestionnaires, mais en partie grâce à eux.

3.4.5. Effet catalyseur des travaux conduits sur l'ajonc dans le Massif du Maïdo

Les travaux en cours conduits par l'ONF puis par le Parc National sur le Massif du Maïdo servent de tremplins pour d'autres travaux dans d'autres espaces de l'île car « *à La Réunion, l'ajonc est une espèce invasive reconnue par tous* » (un institutionnel, 2014). Des rapports sur la répartition de l'ajonc avec une visée généralement opérationnelle sont publiés sur d'autres massifs du Parc National, comme celui du volcan, sur des reliques d'espaces naturels dans des milieux fortement anthropisées, ou encore dans les Espaces Naturels Sensibles (Beltran 2011 ; Cyathea 2011 ; Beltran & Pausé 2012). Lutter contre l'ajonc quand il est implanté dans les espaces sous gestion devient pour les acteurs plus qu'une recommandation, c'est une évidence. Ces travaux conduits dans le Massif du Maïdo ont aussi été l'un des arguments dans le choix de l'ajonc comme espèce cible dans le projet de Mesure Agro-Environnementale territorialisée lancée par un tout nouveau réseau à partir de 2009 et concernant de nouveaux espaces colonisés par l'ajonc.

[16] Pour des responsables et agents de l'ONF, le Parc a été créé grâce au travail de l'ONF qui a pris soin des milieux naturels depuis qu'elle est gestionnaire. L'argumentaire inverse est délivré par plusieurs acteurs de l'environnement qui considère que l'ONF a détruit pour la sylviculture des habitats naturels.

3.4.6. Projet de Mesure agro-Environnementales de lutte contre les espèces invasives

A partir de 2009, un nouveau réseau d'acteur se constitue sous l'impulsion d'un agent du Parc National et d'un agent de la Direction de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Forêt (DAAF) dans le cadre de la réflexion portée sur les Mesure Agro Environnementales (MAE)[17] et des missions de développement durable du Parc National alliant protection du milieu, promotion du patrimoine et du développement économique, social et culturel dans les Hauts.

Un de leurs principaux projets est d'intégrer via une MAE territoriale[13] les agriculteurs dans la lutte contre les espèces invasives dans les espaces agricoles limitrophes au Parc inscrit à l'Unesco. Rapidement, cette mesure s'est concentrée sur le cas de l'invasion par l'ajonc dans la zone pastorale dite du Piton de l'eau. Cette zone est un espace original tant du point de vue biologique qu'administratif. D'un point de vue biologique tout d'abord, il s'agit d'une zone pastorale d'altitude d'environ 550 hectares entourés de végétation alimontaine (figure 8-6). D'un point de vue administratif, cette zone est la propriété du département, l'ONF en est gestionnaire, des éleveurs sont, depuis la fin des années 1980, locataires des concessions. En 2007, lors de la création du Parc National, cette zone pastorale a été classée en « cœur cultivé ». Dans cette catégorie d'espaces le Parc a pour objectifs la préservation de la diversité des paysages et l'impulsion d'une dynamique de développement économique (la Charte du Parc National de La Réunion. *Les Pitons cirques et remparts au centre d'un projet de territoire*, 2012). Aujourd'hui, six familles d'éleveurs possèdent chacune une concession agricole de quelques dizaines d'hectares. Les activités pratiquées sont l'élevage bovin viande extensif. Dans cette zone pastorale, l'ajonc s'est étendu à partir des années 1980 en réponse à l'ouverture des milieux par arrachage et incendies (**CHAPITRE 6**). Depuis 2002 au moins, les éleveurs sont dans l'obligation, via leur contrat de location avec l'ONF, de lutter contre l'ajonc. C'est dans ce contexte naturel, administratif et social que le nouveau réseau DAAF-Parc National a construit le projet de MAEt. Nous allons revenir à présent sur les arguments hétérogènes ayant conduit au choix de l'ajonc et de cette zone.

[17] Les mesures agro-environnementales (MAE) sont un élément du dispositif prévu pour intégrer les préoccupations environnementales à la politique agricole commune (PAC). En contractualisant une MAE, les agriculteurs s'engagent, pour une période minimale de cinq ans, à adopter des techniques agricoles respectueuses de l'environnement allant au-delà des obligations légales. En échange, ils perçoivent une aide financière qui compense les coûts supplémentaires et les pertes de revenus résultant de l'adoption de ces pratiques, prévues dans le cadre de contrats agro-environnementaux (site de la commission européenne, http://ec.europa.eu/). Les MAE territorialisée (MAEt) ont la vocation de s'appliquer sur des territoires précis à enjeux ciblés au sein de zones d'action prioritaire.

Premièrement, il a fallu cibler une zone restreinte pour des raisons économiques. En effet, l'enveloppe financière disponible pour la MAEt ne permet ni de contractualiser avec de nombreux éleveurs ni de réaliser les diagnostics écologiques sur plusieurs zones géographiques : *"Il fallait un diagnostic d'un écologue, ils ne sont pas si nombreux que ça et ça a plombé tout de suite la petite enveloppe financière prévue dans le cadre de ces MAE.* […] *et du coup, tu vois l'intérêt de regrouper les éleveurs, pour faire des économies sur cette expertise de l'écologue* […]. *Sinon on ne passait pas"* (un institutionnel, 2014). La zone du Piton de l'Eau répond parfaitement à ces contraintes. Deuxièmement, il a fallu cibler une zone où les acteurs à l'initiative de la MAEt se sentent légitimes pour travailler et faire des propositions d'actions. Là encore, de par son statut administratif, la zone du Piton de l'eau répond aux exigences. Troisièmement, comme déjà évoqué précédemment, l'ajonc est une *"espèce invasive reconnue par tous"* du fait de la mobilisation à la même époque dans le secteur du Maïdo et une problématique bien connue de l'ONF, *"ce sont les spécialistes de la lutte contre l'ajonc au niveau technique"* (un institutionnel, 2014), ce qui limite tout risque de conflit et assure un accompagnement technique garantissant le fonctionnement de la MAEt. Ainsi, tout comme lors du choix de l'ajonc comme espèce cible dans la zone du Maïdo en 2004-2005, les arguments sont hétérogènes et pragmatiques.

Malgré la convergence d'arguments de différentes nature pour un projet commun, le projet de MAEt et le réseau qui le porte n'ont que très peu participé à la percée du statut invasif dans l'espace public : très peu de documents à vocation publique, ou même sectorisés parmi les acteurs de l'environnement, ne mentionnent l'ajonc invasif dans le secteur du Piton de l'Eau et aucun article de presse n'a mentionné ce projet.

Peu de temps après le lancement de la MAEt, il est apparu aux porteurs du projet que les éleveurs n'avaient aucun intérêt à contractualiser cette mesure pour des raisons techniques et économiques : d'une part le processus nécessaire pour contractualiser la mesure les obligeait à déclasser des parcelles, ce qui leur faisait perdre plus de subventions que le bénéfice financier apporté, d'autre part la mesure les obligeait à lutter dans des espaces agricoles non productifs (ex : dalle rocheuse, zones à fort dénivelé) donc non prioritaires et où de toute façon ils ne disposent pas de moyens techniques efficaces pour lutter. Cette situation fait écho aux résultats de Chlous (2014) sur les difficultés d'enrôlement des agriculteurs dans un projet de gestion concertée de la crépidule dans la rade de Brest. Le projet avait été pensé par les scientifiques et experts de l'environnement qui voyaient un grand avantage à inclure les agriculteurs mais ces

derniers n'avaient de leur côté aucun intérêt à sceller de telles alliances, qui leur apporteraient des contraintes mais pas de bénéfices.

Le réseau porteur de la MAEt apparaît comme plus fragile et plus isolé que celui constitué dans le secteur du Massif du Maïdo. La fragilité tient au renouvellement à plusieurs reprises des agents du Parc et de la DAAF impliqué dans ce projet et au faible investissement des institutions du monde agricole qui n'ont vu dans ce projet qu' « *une approche purement environnementale* » qu'ils ne considéraient absolument pas comme prioritaire. L'isolement est dû aux très faibles alliances entre les membres de ce réseau et celui en action dans le Massif du Maïdo malgré la prise en charge des questions par un même établissement public, en l'occurrence le Parc National. Ceci peut s'expliquer par la sectorialisation des employés entre les différents services de cet établissement : Service Etude et Patrimoine d'un côté et service Appui à l'Aménagement et Développement durable de l'autre.

Enfin, bien que le Piton de l'eau abrite un petit lac de cratère dont l'intérêt est mentionné dans les livres touristiques, il s'agit d'une zone très peu connue et fréquentée par le grand public, sans commune mesure avec le Massif du Maïdo. L'accès se fait à pied sur une route en gravier longue et plutôt monotone, les sentiers de randonnées ne sont pas tous entretenus et le temps est très souvent pluvieux. Mais même pour les promeneurs courageux, la configuration topographique fait que l'ajonc n'est présent dans le paysage que de façon très discrète. On ne retrouve donc pas dans cet espace la visibilité que peut avoir à la fois l'expansion de l'ajonc et les actions de lutte dans le Massif du Maïdo, qui là-bas ont participé à la publicisation du statut invasif. Le lien entre la visibilité du phénomène biologique, la mobilisation des institution étatique et régionale et la reconnaissance publique a déjà été mise en évidence dans deux situations très contrastées : *Prunus serotina*, le cerisier tardif, dont l'invasion est socialement invisible en forêt de Compiègne (Javelle *et al.* 2006) et *Ulva spp,* les algues vertes, en Bretagne, l'une des invasions qui a retenu le plus d'attention du fait de la grande visibilité des marées vertes (Levain 2014).

Depuis 2014, le projet est repris par un agent du Parc National afin de rendre la mesure plus incitative et plus attractive. Il s'associe avec un nouvel agent de la DEAL et a partagé des informations avec les agents du Parc National du service Etude et Patrimoine travaillant sur l'ajonc au Maïdo. L'affaire est en cours.

4. LES ELEMENTS CONDUISANT A L'OBTENTION DU STATUT D'ESPECE INVASIVE MAJEURE

Le statut invasif de l'ajonc a percé à trois niveaux dans l'espace public. D'abord, parce que globalement la thématique des espèces invasives se développent de manière exponentielle depuis plusieurs décennies de l'échelle internationale à l'échelle régionale, ensuite parce que l'ajonc est une espèce reconnue invasive par la communauté scientifique internationale et régionale et enfin parce l'ajonc possède à La Réunion des caractéristiques biologiques et sociales qui en ont fait une espèce cible des programmes d'étude et de lutte à des moments clés dans des espaces visibles. Contrairement à ce que nous attendions d'après le modèle proposé par la sociologie de la traduction (Callon 1986; Akrich *et al.* 1988, 2006), le statut invasif de l'ajonc n'a pas percé dans l'espace public sous l'effet d'un élargissement progressif du réseau d'acteurs à des sphères publiques de plus en plus large et par des processus de dramatisation. Malgré l'augmentation et la diversification des arènes publiques dans lesquels le statut invasif de l'ajonc est abordé, il est resté confiné à la sphère des experts de l'environnement et n'a pas pris place dans les forums hybrides tels que définis par Callon *et al.* (2001). Ceci amène à définir le statut invasif de l'ajonc comme un problème public sectoriel pour reprendre les termes de Deuffic (2012). Cette observation a déjà été faite pour d'autres espèces invasives, comme le cerisier tardif dans la forêt de Compiègne (Javelle *et al.* 2006) et la crépidule dans la rade Brest (Chlous 2014). La faible prise de parole des citoyens sur ce sujet peut être due à plusieurs facteurs. On peut poser l'hypothèse que l'enjeu de la présence de l'ajonc à La Réunion ne les préoccupe pas, ne les mobilise pas, et passe après bien d'autres problèmes publics (chômage, éducation, agriculture, etc.) et après d'autres espèces invasives à propos desquelles les pratiques populaires sont remises en question par les experts (ex : le goyavier de Chine, Chérubini 2006). On peut aussi poser l'hypothèse qu'ils ont des arguments et l'envie de communiquer mais n'ont pas accès à des arènes de débats publics, ne sont pas reconnus comme légitimes à s'exprimer à ce sujet ou sont limités dans leur prise de parole par un défaut de mise en réseau.

4.1. Un non-évènement surprenant : l'absence d'alliances entre acteurs agricole et protecteurs de la biodiversité

Entre le statut invasif de l'ajonc (comprenant que ses impacts dans les milieux naturels) et le statut nuisible de l'ajonc (comprenant que ses impacts économiques dans les milieux agricoles), la volonté d'action est identique : contrôler et détruire la plante. Même si ces deux statuts s'appuient sur des registres d'argumentaires différents, selon le modèle proposé par la

sociologie de la traduction, on s'attendait à des alliances entreprises ou scellées entre les protecteurs de l'environnement et les acteurs du monde agricole sur la lutte contre l'ajonc. Cela aurait pu permettre l'élargissement du réseau et apporter plus de visibilité dans l'espace public en mettant en place des dispositifs de gestion concertée. On s'attendait d'autant plus à ces alliances que la plus grande population d'ajonc se trouve dans le milieu agricole de la Plaine des Cafres (**CHAPITRE 6**) et que, dans la définition des espèces invasives de l'UICN souvent reprise par les protecteurs de la nature, les impacts économiques côtoient les impacts sur la biodiversité. Or, il n'en est rien, y compris dans les mesures coercitives et incitatives découlant du statut invasif et visant directement les espaces agricoles. En effet, ni les BCAE, ni le projet de MAEt ne mentionnent le fait que pour les éleveurs, l'expansion de l'ajonc représente un coût très important à travers la perte de productivité et le financement de la lutte. Quels sont les facteurs à l'origine de ce cloisonnement entre acteurs et ayant freiné une alliance qui semblait, de l'extérieur, être donné d'avance ?

Le récit des dynamiques naturelles d'expansion de l'ajonc (**CHAPITRE 6**) a mis en évidence une asynchronie entre celles dans les milieux agricoles, et celles dans les milieux naturels. En effet, l'ajonc était à son pic d'expansion à la Plaine des Cafres dans les années 1980 et suite à de nombreuses actions a sensiblement réduit en surface et en densité pendant les 20 années suivantes. Quand les milieux agricoles ont été le plus exempt de l'ajonc, a priori autour des années 2000, la mobilisation a commencé dans les milieux naturels et en particulier au Maïdo. En conséquence de la réduction des surfaces occupées par l'ajonc en milieu agricole, il n'y a plus eu de diffusion publique par les institutionnels (DAAF, Chambre d'Agriculture, ARP) du statut nuisible de l'ajonc à partir du début des années 2000. Pourtant, l'ajonc pose toujours des problèmes aux éleveurs ; mais il est géré en famille, de père en fils, comme partie intégrante du travail d'entretien classique des pâtures. C'est une gestion domestique qui n'a pas de place dans l'espace public (Chérubini 2006)[18]. Par ailleurs, plus globalement, un importante sectorisation des deux mondes est à l'œuvre à La Réunion, soulignée par Augusseau *et al.* (2012) et qui ne cesse de s'accentuer d'après les agents de la DAAF rencontrés en 2014. En effet, d'un côté le modèle agricole très productiviste et de l'autre l'hyperspécialisation des acteurs de l'environnement en faveur de la protection de la biodiversité ne constituent pas un terreau fertile à la rencontre des collectifs d'acteurs et leur coordination. Il est à noter que cette gestion du territoire, entre production intensive ici et protection intensive là-bas n'est pas un modèle

[18] Pour de plus amples informations sur l'organisation sociale et familiale du monde rural réunionnais, voir aussi les ouvrages ou chapitres de Benoist (1984), Chérubini (1996) et Ottino (1996).

d'aménagement propre à La Réunion et correspond, par exemple, à la conception des premiers Parcs Nationaux français (Larrère *et al.* 2009). Il s'oppose à une gestion plus globale et systémique, plus proche de la règlementation officielle des Parcs Nationaux depuis 2006 marquée par la solidarité écologique entre les territoires (Mathevet *et al.* 2010) mais qui visiblement tarde à se mettre en œuvre.

4.2. Les éléments prérequis indispensables à l'attribution du statut invasif

L'attribution du statut invasif de l'ajonc a nécessité des prérequis indispensables : la constitution du paradigme scientifique (définit comme une métathéorie, un cadre de pensée, une matrice disciplinaire dominant, [Kuhn 1972]), la création d'un référentiel de politique publique (Jobert & Muller 1987) s'appuyant sur le paradigme scientifique et un phénomène d'expansion géographique qui est analysé à travers ce paradigme et ce référentiel.

Le paradigme scientifique considérant les espèces invasives comme un facteur de perte de biodiversité s'impose fortement depuis les années 1990 à l'échelle internationale. Plus ou moins en même temps se constitue un référentiel de politique publique (Jobert & Muller 1987) engageant l'institutionnalisation de la lutte contre les espèces invasives et des actions de sensibilisation du grand public. A La Réunion, le paradigme scientifique sur les espèces invasives et le référentiel global associé ont été adoptés et traduits par un réseau composé de scientifiques, de gestionnaires, d'association de protection de la nature, d'administrations publiques, de collectivités locales. Plusieurs de ces acteurs sont reliés par une multitude de liens forts, professionnels et personnels. Les caractéristiques de ce réseau sont favorisées par le fait qu'il se construit dans un espace insulaire, confiné, avec une très forte proximité – physique et relationnelle – des acteurs et des institutions (Atlan & Darrot 2012). Ce réseau développe les dimensions cognitives (champ du savoir, manière dont est compris la réalité), normatives (champ du pouvoir), et instrumentales (principe d'action et moyens mis en œuvre) de la thématique espèce invasives.

Parallèlement, l'ajonc d'Europe s'étend dans les espaces d'altitude sous l'effet de ses grandes capacités de colonisation (**CHAPITRES 1 A 4**), des pratiques humaines et des perturbations du milieu (**CHAPITRES 5 ET 6**). Cette expansion est analysée par le réseau local au travers du paradigme scientifique et l'ajonc est classé sur la liste des espèces invasives de La Réunion : son expansion est jugée impactante pour la végétation indigène (réduction de la richesse et de l'abondance spécifique). Le fait que le milieu dans lequel l'ajonc s'étend soit de plus en plus reconnu à partir des années 1980 parmi les plus indemnes des perturbations

anthropiques et un des plus riches en espèces endémiques et indigènes et par voie de conséquence le plus proche d'une nature « originelle » a joué un rôle majeur dans l'attribution du statut invasif à l'ajonc. Cette traduction de l'expansion géographique en statut invasif à La Réunion est renforcée par son inscription sur la liste des « *100 of the world's worst invasive alien species* » par l'UICN au début des années 2000 et par le fait que dans d'autres régions du monde son expansion a aussi conduit à l'attribution du statut invasif.

A ce stade, peu d'éléments différencient l'ajonc d'autres espèces invasives de l'île, jugées toute aussi impactante sur la biodiversité. Le statut invasif de l'ajonc est en quelque sorte « dormant » dans l'espace public.

4.3. Les éléments déclencheurs des percées du statut invasif dans l'espace public

Pour que le statut invasif de l'ajonc soit publicisé, ne serait-ce qu'au sein de la communauté des acteurs de l'environnement, il a fallu des éléments déclencheurs. Nous en avons identifiés trois au cours de notre analyse : (i) la recherche de légitimité d'un acteur dans les actions de protection de la biodiversité, (ii) la recrudescence de l'expansion de l'ajonc suite aux incendies mobilisant un large réseau d'acteurs préexistants et (iii) les conflits de légitimité entre gestionnaires. Ces trois éléments sont cumulatifs, c'est-à-dire que le second a été d'autant plus important que le premier avait eu lieu et le troisième, d'autant plus du fait du premier et du second.

La recherche de légitimité de l'ONF a été le premier élément déclencheur de la percée du statut invasif de l'ajonc dans l'espace public. En effet, au moment où cet établissement effectuait son transfert de la production vers la protection des milieux naturels et cherchait à défendre sa place dans la gestion de ces espaces, l'étude et la lutte contre l'ajonc ont été de bonnes opportunités du fait d'un large spectre de caractéristiques biologiques et sociales de cette espèce. Le statut invasif de l'ajonc a ainsi été publicisé en s'insérant dans un chemin d'argumentaires et de justifications en partie donnés d'avance par le contexte scientifique international et régional. Les positionnements stratégiques des acteurs, en fonction de justifications hétérogènes est un élément retrouvé de manière constante dans les expertises sur l'environnement, situées à la croisée des faits objectifs, des présupposés et des intérêts sociaux (Granjou 2003). D'importants positionnements stratégiques ont par exemple récemment été mis en évidence dans le processus de création de la Zone Atelier des Alpes, entre scientifiques et gestionnaires (Granjou & Mauz 2011).

Par la suite, deux grands incendies ont conduit à la recrudescence de l'ajonc dans une zone naturelle protégée déjà envahie. Cela a participé à rendre le phénomène d'expansion encore plus visible et à légitimer d'autant plus le statut invasif pour cette espèce. Cette expansion a entrainé la mobilisation d'un réseau d'acteurs de l'environnement préexistant alliés sur des questions de protection de la biodiversité ou de lutte contre les espèces invasives. Plusieurs caractéristiques de ce réseau ont favorisé la publicisation du statut invasif : la richesse des liens forts personnels et professionnels, les postures variées des acteurs entre science et/ou gestion et/ou politique, et par voie de conséquence, la possibilité pour ce réseau de mobiliser des moyens variés pour diffuser leur catégorie de pensée (cognitifs, normatifs, économiques, techniques). Comme le conçoit la théorie de l'acteur-réseau, les entités naturelles n'ont donc pas été passives, elles sont entrées dans le réseau sociotechnique en activant des rapports sociaux.

L'entrée en scène de nouveaux acteurs sur la thématique de l'ajonc invasif, et notamment du Parc National, a entrainé des tensions autour des décisions et modalités de gestion de cette espèce. La concurrence entre institutions en résultant a conduit à une surenchère dans la production de données et la médiatisation du statut invasif ; sa percée dans l'espace public s'en trouve augmentée. Les conflits de compétences entre l'ONF et les Parcs nationaux, juxtaposés à des conflits de légitimité sur l'héritage et la reconnaissance des implications historiques de l'ONF ne sont absolument pas propres à La Réunion, comme en témoignent les travaux de Larrère et ses collègues dans le Parc des Cévennes (Larrère *et al.* 1992) et ceux de Selmi dans le Parc de la Vanoise (Selmi 2006, 2009).

Les éléments déclencheurs mis en évidence dans cette étude contrastent avec ceux qui ont été obtenus par la majorité des études précédentes abordant explicitement ou implicitement l'émergence dans l'espace public des questions relatives aux espèces invasives ou proliférantes (Méchin & Wintz 2005 ; Mougenot & Roussel 2006 ; Méchin 2007 ; Claeys & Sérandour 2009; Claeys 2010 ; Gramaglia 2010 ; Menozzi 2010 ; Menozzi & Pellegrini 2012 ; Levain 2014). Dans ces études en effet, comme Akrich *et al.* (1988) le constatent pour les innovations techniques, c'est essentiellement l'agrégation d'intérêts et l'intéressement d'un nombre croissants d'alliés qui assurent le succès public. Ceci peut s'expliquer par le fait que les espèces étudiés, animales ou végétale - jussies, cormoran, moustique tigre, goéland leucophée, ragondin, séneçon en arbre, algue verte - ont toutes en communs la production d'impacts économiques ou sanitaires importantes entrainant la mobilisation de certains collectifs professionnels ou citoyens et engageant par voie de conséquence, dans certains espace-temps

au moins, la mise sur agenda public (Javelle *et al.* 2010). Ces espèces sont en effet étudiés par des scientifiques, des sciences de la vie et des sciences humaines, souvent parce qu'émanent de la société ou de ses représentants élus une demande de régulation (Fall & Matthey 2011). Grâce au cas de l'ajonc, non investi par des enjeux économiques et des conflits d'intérêts entre groupes sociaux, nous avons pu mettre en évidence l'importance d'autres facteurs sociaux.

4.4. Conclusion

Le statut social d'espèce invasive de l'ajonc a percé dans l'espace public réunionnais sous l'effet de facteurs naturels et sociaux hybridés, inscrits dans plusieurs échelles spatiales (de l'international au très local) et sous l'effet de différents groupes d'acteurs. Tout d'abord, il s'agit d'un processus naturel qui est lu, décrypté et interprété selon un certain paradigme scientifique puis un référentiel d'action publique. Ensuite, à l'échelle locale, le choix de se cibler sur l'ajonc plus que sur une autre espèce – choix qu'il faut bien faire puisqu'il est impossible de travailler en même temps sur toutes les espèces déclarées invasives par les scientifiques – répond à des enjeux de nature très variés, sociaux, politiques, économiques et techniques. Malgré d'apparentes convergences entre les protecteurs de la nature et les agriculteurs, aucune alliance n'a été scellée autour du statut invasif et des actions de contrôle. Ceci résulte du non partage de l'observation du phénomène biologique, du non partage d'un référentiel commun et de l'absence de passeurs de frontières entre ces deux mondes fortement sectorisés. La percée du statut invasif dans l'espace public réunionnais s'inscrit donc à la fois dans un cadre global et est à la fois le résultat de jeux d'acteurs à l'échelle locale. Il nous parait intéressant de poursuivre cette analyse par l'étude de l'évolution des statuts sociaux publics successifs de l'ajonc depuis son introduction volontaire au 19ème jusqu'à aujourd'hui. Ceci devrait permettre de déceler les régularités et les originalités de la publicisation du statut d'espèce invasive par rapport aux autres statuts qui ont pu lui être attribué auparavant depuis son arrivée dans l'île.

CHAPITRE 8

L'ajonc « espèce invasive », un statut public inscrit dans la succession des lectures du monde

Ce chapitre est un projet d'article.

1. INTRODUCTION

L'ajonc a aujourd'hui le statut social public d'espèce invasive à La Réunion. Il a été démontré dans le **CHAPITRE 7** que ce statut a percé dans l'espace public depuis le début des années 2000 sous l'effet de facteurs naturels et sociaux hybridés, inscrits dans plusieurs échelles spatiales, de l'international au très local. Il est à la fois le produit d'un paradigme scientifique et d'un référentiel d'actions publiques sur les espèces invasives, d'une expansion rapide de l'ajonc suite aux incendies ayant mobilisé un large réseau d'acteurs et de jeux d'acteurs à l'échelle locale mêlant recherche de légitimité et concurrence entre gestionnaires. Toutefois, l'ajonc est présent à La Réunion depuis près de 200 ans et ce statut social public est le dernier qui ait émergé. Quelle a été la trajectoire des discours porté sur l'ajonc et quels autres statuts sociaux publics lui ont-ils été attribués ?

Par statut, nous entendons la place que peut prendre l'ajonc dans le système social considéré à un moment donné. Le statut social peut être rendu public (c'est-à-dire publicisé, par exemple par des normes ou des publications scientifiques) et engager des actions. D'autres statuts sociaux peuvent être silencieux, inaudibles dans l'espace public. Linton parle de statuts latents, Merton de statuts secondaires et Hughes de statut subordonnés même si ces termes ne sont pas tout à fait synonymes. Selon Merton (2000), le *statut set* correspond à l'ensemble des statuts sociaux attribués à un même individu, pouvant être différemment publicisé ou silencieux en fonction des lieux et des moments. Cet outil est approprié à notre étude visant à identifier les places de l'ajonc dans la société.

A travers une rétrospective des différentes catégories de représentations sociales du ragondin en France - exotique, domestique, sauvage, nuisible - Mougenot et Roussel (2006) montrent que les catégorisations de ces espèces aujourd'hui dites « invasives » sont fortement contextualisées dans les lieux et les moments, notamment en fonction des relations construites entre l'homme et l'animal, des priorités du territoire et des risques sanitaires acceptables par la société. A partir du cas du ragondin et du sanglier, Migot (2006) atteste également qu'une même espèce peut se voir attribuer différents statuts selon la période historique et le champ d'activité ou la sensibilité de l'individu. Des éléments semblables ont été mis en évidence pour l'histoire des statuts attribués au lapin tout au long de son expansion dans le monde (Van Dam 2001 ; Mougenot & Strivay 2011) et au moustique en Camargue (Claeys-Mekdade & Nicolas 2009). Dans les régions montagneuses française, le loup est également passé au cours des dernières décennies du statut de nuisible et de bête fauve à abattre à un statut d'espèce emblématique protégée (Mounet 2006). Toutefois, à notre connaissance, ces études diachroniques des statuts des espèces invasives sont assez rares sur les plantes, alors même qu'elles semblent tout aussi nécessaires pour comprendre l'émergence de leur statut invasif, la manière dont les différents statuts interagissent et les facteurs favorisant la prédominance d'un statut dans l'espace public. Starfinger *et al.* (2003) ont ainsi mis en évidence l'instabilité du statut de *Prunus serotina*, le cerisier tardif, en Europe : essence précieuse, espèce utile pour amélioration de la litière sous résineux et pare-feu, peste végétale pour la sylviculture, une espèce nuisible contrôlable, menaçante pour la diversité spécifique indigène et, plus récemment, une espèce acceptée, avec laquelle nous devons vivre. Concernant *Opuntia ficus-indica*, le figuier de Barbarie, van Sittert (2002) retrace aussi le transfert du statut de plante utile à celui de plante nuisible en fonction du temps, des valeurs culturelles prégnantes, des groupes sociaux, de l'expansion dans de nouveaux types d'espaces aux caractéristiques environnementales ou économiques particulières.

L'objectif du présent chapitre est de replacer le statut social public de plante invasive parmi l'ensemble des statuts sociaux publics que s'est vu attribuer l'ajonc dans une perspective diachronique et spatialisée en fonction des contextes socio-économiques, scientifiques et des acteurs promoteurs de chacun des statuts. Le chapitre se structure en trois parties. Dans la première nous présentons la méthodologie. Dans la seconde, nous dévoilons le *statut set* (Merton, 2000) de l'ajonc à La Réunion de façon chronologique, c'est-à-dire les différents statuts sociaux publics qui lui ont été attribués en fonction des groupes sociaux et des espaces.

Dans la troisième nous synthétisons les facteurs explicatifs des trajectoires des statuts sociaux dans l'espace public avant de conclure.

2. DEMARCHE DE RECHERCHE

L'étude a été réalisée dans une démarche visant à décrire les processus de construction des faits sociaux dans toute leur épaisseur historique pour faire apparaître les différents contextes (comprenant des éléments macrosociologiques et microsociologiques) dans lesquels ils se sont développés. Cette étude s'inscrit plutôt dans une perspective causale-analytique telle que définie par Kalberg (2002). Selon cette perspective, chaque cas empirique – soit ici chaque statut social public de l'ajonc – est analysé dans sa singularité mais avec une méthodologie systématique à tous les cas qui vise à définir la source des variations (les spécificités et les différences). Les comparaisons contextuelles et les récits historiques sont au service d'objectifs plus vastes, celui de cerner les facteurs explicatifs communs entre les cas et de formuler des conclusions généralisables. Nous ajoutons à cette perspective causale-analytique une perspective interdisciplinaire qui invite à prendre en compte plusieurs facteurs explicatifs à la fois naturels et sociaux dans l'analyse.

La sociologie historique fonde ses résultats très majoritairement sur des analyses documentaires ou bibliographiques. A La Réunion, la densité et l'accessibilité des documents sont hétérogènes et discontinues de 1825, première description de l'ajonc dans l'île, jusqu'à aujourd'hui. Pour autant, la collecte de données, effectuée de manière systématisée pendant deux ans (2013-2014) assure une certaine représentativité[19]. Les données bibliographiques collectées ont été classées en quatre catégories en fonction de l'auteur des documents et du public ciblé. La première regroupe les documents de littérature spécialisée (par exemple des thèses, des comptes rendus des sociétés savantes, les articles scientifiques, les rapports d'étude, des articles de presse spécialisée). Ces documents sont écrits par des spécialistes, et sont majoritairement à destination soit d'autres spécialistes soit d'amateurs. La seconde regroupe des documents de présentation de l'île à destination du grand public (par exemple des livres scolaires, des guides de voyages, des encyclopédies). Ces documents sont écrits par des spécialistes, des intermédiaires reprenant le discours des spécialistes, ou des non-spécialistes. Cette catégorie comprend aussi l'intégralité des articles de presse parus dans Le Journal de l'île

[19] L'ensemble des données utilisées dans le **CHAPITRE 6** a été utilisé dans cet article et a été enrichi par tous les documents produisant un discours sur l'ajonc.

de La Réunion entre 1998 et 2014[20]. La troisième comprend des documents en ligne écrits par le public à destination du public (par exemple des courriers des lecteurs, des billets de blog, des commentaires sur les réseaux sociaux). La quatrième catégorie comprend les textes réglementaires. Les éléments bibliographiques collectés et analysés en fonction de chacun des statuts sont quantifiés dans le tableau 8-1.

Tableau 8-1 - Nombre de documents collectés et analysés en fonction des statuts

	Utile	Patriotique	Indigénisé et apprécié	Nuisible	Invasif
Littérature spécialisée	7	6	18	29	53
Ouvrages à destination du grand public	7	4	27	7	5
Articles de presse quotidienne locale	2		5	9	40
Post sur les réseaux sociaux, articles de blogs	1		7		1
Textes réglementaires				1	3

Ces données bibliographiques sont complétés par des entretiens semi-directifs réalisés en 2013 et 2014 auprès des personnes impliquées ou impactées par l'ajonc. Des entretiens exploratoires auprès du grand public ont également été réalisés. Dans chacun des documents et entretiens, une analyse du discours sur l'ajonc a été réalisée.

3. LE *STATUT SET* DE L'AJONC A LA REUNION

Chaque statut social public qui a été attribué à l'ajonc est analysé sur le même plan : présentation du statut, période de publicisation dans le contexte général en fonction des promoteurs du statut et des espaces et les facteurs explicatifs du déclin ou de la faible publicisation. L'existence de ces statuts sociaux hors publicisation, c'est-à-dire l'existence silencieuse conclue systématiquement l'analyse.

3.1. Plante utile

L'ajonc a été introduit volontairement sur l'île de La Réunion pour des usages économiques, agricoles. Son premier statut social public a donc été celui d'une plante utile, pouvant servir la colonie. A cette époque il a probablement été considéré comme une plante pouvant servir de

[20] Le Journal de l'Ile de la Réunion (JIR) a été sélectionné parmi les deux principaux quotidiens car tous ces articles sont numérisés et accessibles en ligne depuis 1998 sur le site internet clicanoo.re, ce qui permet un relevé exhaustive de tous ceux mentionnant l'ajonc.

fourrage ou de clôture (Atlan *et al.* 2015c). Au fil du temps, les déclinaisons de ses rôles se sont diversifiées : brise-vent, teinture, alimentations pour différents animaux, bois de chauffage, engrais vert, compost. Ce statut est défini essentiellement sur la base d'argumentaires technico-économiques. Les attributs de l'ajonc mis en avant dans ce statut sont sa richesse en protéines, en azote, et ses épines ; ils ne sont pas mentionnés explicitement dans les documents de La Réunion, mais le sont dans ceux de métropole à la même époque d'où provient l'ajonc de La Réunion.

Ce statut social existe de 1825 à aujourd'hui. Il a été publicisé, mais faiblement, au début du 19ème siècle puis ponctuellement au cours du 20ème et 21ème siècle.

3.1.1. Période de publicisation : contexte général, promoteurs et spatialisation

La première période de publicisation du statut social de plante utile sur l'île est liée à sa publicisation dans sa zone d'origine, la France, au 19ème siècle. Des graines d'ajoncs sont ainsi parties du Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) de Paris, pour arriver au bout de quelques semaines de voyage en bateau sur l'île de La Réunion (Bréon 1825; Trouette 1983). A son arrivée sur l'île, vers 1825, l'ajonc a donc eu le statut social public de plante utile attribué par des jardinier-botanistes du jardin de naturalisation de Saint-Denis, où il a été cultivé plusieurs dizaines d'années (Bréon 1825; Richard 1856), et présenté à au moins une exposition agricole au 19ème (Moreau 1975). Ce statut a ensuite été promu par des éleveurs, notables et enfants de la « bonne société », d'origine métropolitaine, comme Boisjoly Potier et Lépervanche, qui ont tenté de mettre en application l'usage de l'ajonc sur la plaine des Cafres, reconnue comme pouvant devenir une des principales zones d'élevage de l'île (Textor De Ravisi 1850). Tous ces promoteurs du statut utile se connaissaient très probablement, du fait du faible nombre d'habitants sur l'île et de leur position sociale : Bréon a reçu les graines d'ajonc du MNHN par son frère, et Richard est son successeur. BoisJoly Potier était célèbre dans toute l'île et ses avis étaient « paroles d'évangile » pour les administrateurs organisant la colonisation des Hauts (Vaxelaire 2012), Paul Lépervanche était lui inspecteur des forêts à Saint-Denis (Jacob de Cordemoy 1895). Lépervanche et Richard échangeaient des correspondances avec un autre botaniste, Bory de Saint-Vincent. Enfin, le Dr Bernier, a qui est aussi imputée l'introduction de l'ajonc sur l'île (Moreau 1975), était le gendre de Richard (Jacob de Cordemoy 1895). L'histoire de l'introduction de l'ajonc dans le Massif du Maido suggère aussi qu'il a été introduit à cet endroit de l'île à la fin du 19ème volontairement dans le but de constituer des clôtures défensives limitant le mouvement des habitants (**CHAPITRE 6**).

Cette première vague de publicisation de l'ajonc utile s'intègre dans la première grande vague d'introduction d'espèces sur l'île orchestrées par les administrations coloniales dans le but de développer de nouveaux commerces ou de répondre à des besoins techniques et économiques locaux. Ce phénomène était encouragé par le fait que généralement peu ou aucun effort n'a été effectué à l'époque des colonisations pour trouver une solution locale à un problème local, les espèces indigènes étant souvent définies comme inadaptées (en terme de fourrage, de combustible, de ressource alimentaire …) (Mack 2001). Dans le cas de La Réunion, il se trouve effectivement qu'aucune espèce végétale indigène (dans le sens des sciences de la vie, c'est-à-dire, présent sans intervention de l'homme) ne pouvait servir d'alimentation aux colons, hormis les petits fruits du Latanier rouge (*Latania lontaroides*).

Au cours du 20ème siècle, quelques expérimentations locales d'utilisation de l'ajonc dans les milieux agricoles ont été réalisées. A cette époque, l'ajonc est déjà naturalisé et s'étend de plus en plus dans la plaine agricole (**CHAPITRE 6**), il représente une ressource de proximité, bon marché. L'ajonc est sujet à une étude pour la préparation de fourrage à base de mélasse (Adrian 1904) et commenté pour son importance dans l'alimentation des bovins (d'Hanens 1937). D'autres essais d'utilisation, même s'ils ne sont pas retranscrits dans la littérature, sont présents dans les mémoires et ont à leurs époques été publicisé au moins oralement : un éleveur de la plaine des Cafres et un agent de l'Office Nationale des Forêts (ONF) se souviennent que l'ajonc a été planté dans les années 1950-1960 par des religieux respectivement dans le centre de redressement pour enfants à la Plaine des Cafres (APECA) pour nourrir les moutons, et dans le village de Cilaos pour la nourriture des chèvres. En 1990, peu après son pic d'expansion sur la plaine, il est envisagé de s'en servir pour tenir des talus et éviter l'érosion des sols (Raunet 1991). D'une façon générale, à partir de cette époque, l'ajonc utile est de plus en plus restreint aux zones non productives, comme les bordures de champs, les zones de passage, ou les dalles rocheuses. Dans les zones productives (prairie de fauche et de pâturage), il revêt un autre statut, celui de plante nuisible (figure 8-1).

Plus récemment, des ingénieurs, chercheurs en agronomie et des gestionnaires d'espaces naturels se sont de nouveaux intéressés aux potentiels de l'ajonc et les rôles qu'il pourrait remplir à La Réunion. Des études conduites par une équipe de métropole portent sur sa revalorisation comme fourrage en Bretagne, avec l'idée d'une transposition à La Réunion permettant de valoriser les ressources fourragères locales, tout en constituant un moyen de contrôle de l'expansion de l'espèce (Atlan & Morvan 2004 ; Darrot & Beuret 2010). Le plus récent de ces rapports a été consulté et apprécié par le Collectif pour le Maintien des Activités

en Cœur de Parc (C.MAC)[21] en 2014, qui poste sur sa page Facebook «*ce sont ces chercheurs Bretons qui expliquent comment, à défaut de pouvoir éradiquer l'ajonc, il faut le valoriser. Une étude faite par l'université de Bretagne en vue de servir à la lutte contre l'ajonc à La Réunion! […] Il y a de l'emploi à la clé et de la création de nouvelles filières, ce que le parc national était censé faire et non enrichir l'industrie de l'agrochimie.* » (Compte Facebook du C.MAC, 7 mai 2014). Depuis 2012, à La Réunion, les fleurs d'ajonc sont utilisées pour réaliser des teintures de textiles par une jeune entrepreneuse (JIR, 9/11/2012 ; Presse Ecologie, 20/11/2012). Des essais de compost à base des branches d'ajonc coupés dans le cadre de la lutte mécanique sont également réalisés par une conservatrice d'Espace Naturel Sensible (ENS).

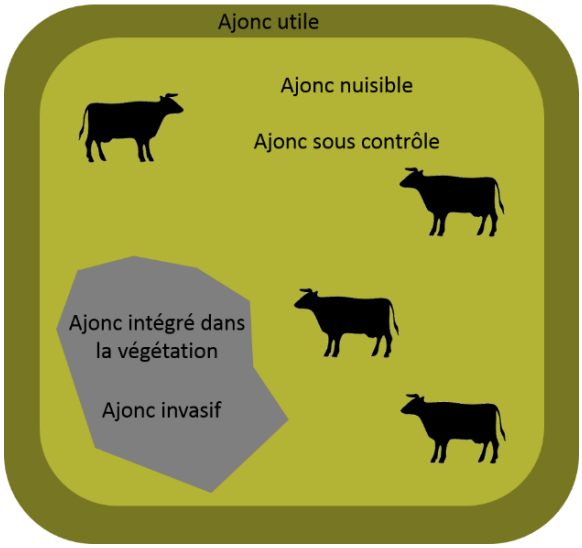

Figure 8-1 - Statuts sociaux de l'ajonc dans un espace agricole (du point de vue des éleveurs).

L'ajonc est utile dans les bordures du champ car il offre un abri pour les animaux en cas de vent, et une barrière contre les chiens errants. L'ajonc est nuisible au sein de la zone pâturage. Dans les espaces improductifs, comme les dalles rocheuses, l'ajonc peut être vu comme intégré dans la végétation, ou comme invasif, selon les situations.

La plupart des évènements de publicisation susmentionnés sont seulement des publications, peu ont été traduits en actions, et quand c'est le cas, c'est souvent de façon éphémère. Pour chaque époque, différents facteurs peuvent l'expliquer.

[21] Le Collectif pour le Maintien des Activités en Cœur de Parc (C.MAC) regroupe des militants, pour la grande majorité créoles, qui promeuvent le maintien de certaines activités sociales et économiques dans le cœur du Parc National. Ils contestent notamment la suppression d'aires de pique-nique, et la volonté du Parc de supprimer l'élevage traditionnel extensif dans son cœur. Au-delà, ils s'opposent plus globalement à la domination de la réglementation du Parc National et critiquent le manque de participation de la population tout au long de la construction du projet, et de son application.

3.1.2. Facteurs explicatifs de la publicisation réduite

Au 19ème, les espaces colonisés et valorisés pour l'agriculture se situent dans les Bas de l'île, or l'installation de l'ajonc à La Réunion n'est possible qu'au-dessus de 1000 m d'altitude. Dans ces milieux d'altitude, l'installation des colons a été difficile pour des raisons liées à la fois à l'isolement social, économique et géographique (**CHAPITRE 6**). Ainsi, une grande partie des concessions a été abandonnée dans la seconde moitié du 19ème siècle. Certaines ont été récupérées par les rares grands éleveurs ayant les moyens techniques et économiques d'exploiter ces espaces comme Bois Joli Potier. L'ajonc n'a donc probablement représenté durablement une opportunité que pour de rares personnes. De plus, les techniques de préparation et d'entretien de l'ajonc telles qu'elles étaient pratiquées (et efficaces) dans la zone d'origine ne semblent pas avoir été transmises (Atlan *et al.* 2015c, **CHAPITRE 5).** Ceci explique d'ailleurs pourquoi l'ajonc a surtout été utilisé pour les chèvres et les moutons, qui le mangent sur pied, et pas pour les bovins et équins qui ne le mangent que broyé et préparé.

A partir des années 1980, de nouveaux acteurs institutionnels agricoles, disposant cette fois de moyens très importants, ont développé l'élevage des Hauts de l'île, où l'ajonc était alors très présent. Toutefois, à l'image de ce qui a pu se passer en métropole à la fin du 20ème siècle, c'est une agriculture moderne sur le modèle occidental, plus intensive et moins autonome techniquement et économiquement qui s'est développée dans l'île. L'heure n'était ni au maintien des haies vives, ni au pâturage extensif, ni à la valorisation d'un fourrage demandant une main d'œuvre importante, mais bien aux clôtures électriques, à l'élevage intensif et productif et à l'importation de fourrage et compléments alimentaires (Atlan *et al.* 2015c, **CHAPITRE 5**).

Plus récemment, ce sont les controverses nationales et internationales sur les avantages et les dangers de la valorisation des espèces invasives et l'indisponibilité à ce jour de soutien technique et économique de la part des institutions qui limitent le lancement d'essais de valorisation moderne de l'ajonc (voir par exemple le règlement européen du 29/09/2015 qui interdit de conserver, élever, cultiver, transporter, mettre sur le marché ou libérer les espèces déclarées invasives (Atlan *et al.* 2015c, **CHAPITRE 5**).

3.1.3. Existence du statut de plante utile hors publicisation

Le statut utile a aussi été assigné à l'ajonc par les habitants, souvent propriétaires d'animaux ou éleveurs de la plaine des Cafres (Murat 2001) probablement depuis qu'il y est établit. En effet, l'ajonc a été utile tout au long du 20ème siècle et rend aujourd'hui encore divers services

autour de l'habitation et des zones agricoles : abri et zone de ponte pour les poules, abri pour le bétail en cas de cyclone, petit bois de chauffage pour la cuisine de fortune près des zones de pâturages, clôture exclusive contre les chiens errants et les braconniers, et inclusive pour le bétail (Murat 2001 ; entretiens auprès d'éleveurs, 2014). A ce jour, certains éleveurs redécouvrent l'usage de l'ajonc sur pied pour l'alimentation des chèvres (figure 8-2), ce qui leur permet de contrôler la lactation[22] et de diversifier les fourrages. Ils ne veulent pas publiciser leur travail à ce sujet de peur de se mettre en porte-à-faux avec l'administration qui rend obligatoire la lutte contre l'ajonc dans les milieux cultivés (notamment par le biais de l'arrêté préfectoral de 2006 relatif aux Bonnes Conditions Agricoles et Environnementales).

Figure 9-2 : L'ajonc, la gourmandise des chèvres (N. Udo, 2014)

L'ajonc est arrivé sur l'île avec le statut de plante utile. Ce statut a peu été publicisé par les institutions agricoles mais a eu et a toujours une existence silencieuse, officieuse auprès de la population et des éleveurs de la plaine agricole, tout au moins dans certains espaces circonscris. A l'avenir, ce statut pourrait ré-émerger dans l'espace public, via des initiatives individuelles ou collectives, dans le contexte de la promotion croissante d'une nouvelle agriculture plus autonome.

3.2. Plante patriotique

Selon la légende créole, l'ajonc a été introduit sur l'île de La Réunion parce qu'il rappelait aux colons arrivant de métropole leur terre natale (Atlan *et al.* 2015c, **CHAPITRES 5 ET 6**). Qu'il ait ou non été introduit pour cette raison, toujours est-il qu'il a encore un statut de plante symbolique sur l'île, connectant la colonie (devenue département en 1946) à sa métropole. Dès lors, ce statut correspond essentiellement à des argumentaires de nature sensible et chargés

[22] L'ajonc réduirait la lactation des chèvres ce qui peut être intéressant en période de manque de fourrage, notamment en hiver. L'alimentation de la chèvre est alors allouée à sa croissance et sa santé et non plus aux chevreaux qui peuvent eux être nourris au biberon pendant l'hiver.

d'émotions. Les attributs de la plante mis en avant dans ce statut sont surtout son origine géographique, la France.

A titre d'illustration, voici l'extrait d'un récit écrit par un colon métropolitain à La Réunion au 19ème siècle, au cœur de l'époque romantique :

« […] *les riches arbustes des tropiques mêlant leur magnificence aux fleurs les plus fraîches et les plus parfumées de l'Europe, - gracieuses messagères venues de loin, elles aussi, pour nous parler de la patrie absente et faire vivre à nos yeux sa riante image.* […] *Comment oublier, à ce propos, l'émotion qui gagna notre âme lorsque, au milieu de toutes ces richesses florales des deux hémisphères, semblable à l'étoile du soir perçant tout à coup les voiles de pourpre du couchant, vint sourire à nos yeux l'une des plus modestes entre toutes les fleurs connues, et des moins faites, à coup sûr, pour tenter l'importation tropicale ? Qui nous aurait dit à nous, enfant de la pauvre Marche Limousine, qu'un jour, à quatre mille lieues du village regretté, sous le ciel qui voit l'élégance du palmier et les splendeurs du flamboyant superbe, la main pieuse d'un savant modeste nous réservait la touchante surprise d'un pauvre ajonc en fleur, l'ajonc, cet humble frère de la bruyère violette, la simple et rustique plante au buisson épineux toute fleuronnée d'or, d'où l'alouette s'élance le matin pour chanter au soleil la romance du printemps. Soudain, et comme d'un coup de baguette magique, jeunesse, patrie, famille, toutes les joies du passé, toutes les aspirations de l'avenir, tout ce qui bat au cœur de l'absent, tout s'éveille à ta vue, pauvre fleur du souvenir, naïve parure des landes aimées de notre enfance. Que bénie soit la main qui t'a planté pour la joie de nos yeux !* » (Moreau [1858] 1975).

Ce statut social de l'ajonc patriotique a été publicisé de 1853 à 1980, avec un pic entre 1920 et 1950.

3.2.1. Période de publicisation : contexte général, promoteurs et spatialisation

Au cours du 19ème siècle, le statut social de plante patriotique a notamment été publicisé par des colons récemment débarqués ayant grandi en métropole comme Jules Moreau, auteur du texte ci-dessus. Ensuite, entre 1920-1950, il a été publicisé par des botanistes de la Société Nationale d'Acclimatation, écrivant que les « *les ajoncs de Bretagne* […] *donnent aux voyageurs une suprême vision de la mère-patrie* » (Société nationale d'acclimatation de France, 1925), des écrivains réunionnais comme Marius-Ary Leblond, théoriciens reconnus du roman colonial (Beniamino 1999), écrivant qu'ils voudraient « *voir multiplier les photographies des landes abandonnées que l'ajonc dore aussi opulemment qu'en Bretagne* » (Leblond &

Martineau, 1931), et par des géographes publiant dans les revues coloniales comme (May & Verdat, 1931).

La période de publicisation du statut social de plante patriotique s'inclut dans l'époque des colonies, pendant laquelle le "*call home syndrome*" décrit par Mack (2001) a longtemps caractérisé une partie des tentatives d'introduction et de naturalisation d'organismes dans le monde entier. Ce syndrome était présent chez les colons lorsqu'ils sélectionnaient des plantes de la terre natale permettant de répondre à toute sorte de besoins imprévus dans un lieu éloigné dont on ignore l'environnement physique et naturel, mais permettant aussi de se sentir en sécurité, et de se sentir chez soi, entouré de plantes familières. La période de publicisation couvre la période des deux grandes guerres, pendant laquelle les relations entre la métropole et La Réunion ont été très limitées et où l'île s'est sentie oubliée ; cet isolement a duré jusqu'aux années 60, voir jusqu'aux années 80 dans les Hauts de l'île (Vaxelaire 2012).

Pendant le pic de publicisation, entre 1920 et 1950, ce statut a surtout été publicisé à la Plaine des Cafres ce qui s'explique par le fait qu'il s'agit à cette époque de la principale population d'ajonc (**CHAPITRE 6**).

3.2.2. Facteurs explicatifs du déclin de la publicisation

Le déclin de ce statut est peut-être dû à la transformation de l'île de colonie à département en 1946 parallèle à une perte de certaines institutions liées à l'administration coloniale et un affaiblissement des discours patriotiques associés à l'état de colonie. Les études de géographies et de botanique visent d'ailleurs dans les décennies suivantes à décrire l'île telle qu'elle est, pour elle-même et à travers ses spécificités (ex : Defos de Rau 1960).

3.2.3. Existence du statut de plante patriotique hors publicisation

Aujourd'hui, même si ce statut social n'est plus du tout publicisé, il y a des gens pour qui l'ajonc continue d'éveiller l'image des paysages de France et plus particulièrement de Bretagne. Des touristes et des métropolitains habitants sur l'île sont ainsi parfois ravis de retrouver l'ajonc dans les paysages de La Réunion. Une promeneuse en balade au Massif du Maïdo, habitant l'île depuis 7 ans, raconte « *j'aime le genêt*[23]*, il m'évoque la Bretagne et j'aime la Bretagne. Je suis contente de le voir ici, même si au début, j'ai trouvé ça surprenant, je ne m'y attendais pas* » (2014).

[23] Autre nom commun donné à l'ajonc à La Réunion. Les genêts (du genre *Genista*) ne sont pas présents à La Réunion

L'ajonc est arrivé sur l'île avec le statut social de plante patriotique en plus de celui de plante utile. Le statut de plante patriotique a essentiellement été publicisé par des personnes fortement reliées à la métropole. Aujourd'hui, il est toujours présent, majoritairement dans l'esprit des métropolitains ou touristes. Ce statut n'a jamais conduit à des actions particulières.

3.3. Plante indigénisée et appréciée

L'ajonc est décrit comme une plante indigénisée dans la végétation (au sens de « socialement rendue indigène »), c'est-à-dire comme intégrée, faisant partie de la végétation des Hauts de La Réunion, aux côtés d'autres espèces qu'elles soient exotiques, indigènes ou endémiques (selon la classification des sciences de la vie, Gargominy *et al*. 2014). Dès 1895, Cordemoy écrit dans sa flore que l'ajonc « *a les allures d'une plante indigène* » (Jacob de Cordemoy 1895). Plus tard, on peut lire que *« la Plaine des Cafres est une steppe semée de buissons d'ajonc* » (Vidal de la Blache et Gallois 1938), que « *l'ajonc, la bruyère arborescente, le tamarin des hauts* [deux espèces endémiques] *s'étagent sur la planèze entre 1600 et 2200 m* » (Acta geographica, 1956), ou encore que la Plaine des Cafres est caractérisé par « *des vieux tamarins, une forêt primitive avec ses fougères arborescentes, ses ajoncs* » (Lavaux [1975] 1998). Plus qu'indigénisée, l'ajonc peut être apprécié physiquement, pour « *ces fleurs jaunes d'or* », pour le fait qu'il « *éclaire* », et « *égaye* » près de 10 mois par an la végétation indigène des hauts de l'île, généralement décrite comme sombre et mélancolique (Héry 1883; Jacob de Cordemoy 1895).

L'aspect indigénisé d'un côté et l'aspect apprécié physiquement de l'autre pourraient être analysés comme deux statuts sociaux différents car ils ne mobilisent pas les mêmes registres et ne s'attardent pas sur les mêmes attributs de l'ajonc : le premier mobilise plutôt un registre scientifique (de la part des sociétés savantes et des géographes) et les attributs de la plante mis en avant sont alors son port architectural apparenté à celle des espèces indigènes[24] ; le second est plutôt teinté d'éléments sensibles et porte sur sa floraison colorée et parfumée. Pour autant, nous avons fait le choix de les regrouper pour plusieurs raisons. Premièrement, nous considérons à partir des données collectées que lorsque l'ajonc est apprécié physiquement, dans la très grande majorité des cas sur de vastes étendus dans des espaces semi-naturels, il est aussi intégré dans le paysage. Deuxièmement, ces deux aspects sont publicisés par de mêmes acteurs (majoritairement des géographes), parfois dans de mêmes ouvrages et sur les même périodes.

[24] L'ajonc comme les espèces indigènes des milieux d'altitude de La Réunion avec qui il cohabite sont des arbustes buissonnants, ramifiés, plutôt rigides, portant de petites feuilles coriaces et dont le port peut être façonné par les contraintes du vent et du sol

Enfin, ces deux aspects sont très généralement marqués par une amnésie de son introduction sur l'île, de son caractère exotique.

Le statut de plante indigénisée et appréciée a été publicisé de 1862 à aujourd'hui, avec un pic entre 1950 et 1990.

3.3.1. Période de publicisation : contexte général, promoteurs et spatialisation

Cette indigénisation de l'ajonc à La Réunion a été essentiellement publicisée par des géographes[25] des sociétés savantes de métropoles en prospection sur l'île, à travers des thèses, des comptes rendus, des ouvrages et des manuels scolaire de géographie. Il faut aussi savoir qu'à cette époque, un seul chercheur à La Réunion, J. Defos de Rau, dirige les travaux de tous les enseignants de géographie en poste dans les années 1970 (Beniamino, 1999). Même si nous n'avons pas les moyens de décrire ce réseau aussi finement que ce qui a pu être mis en évidence pour les acteurs de l'environnement promouvant le statut invasif (**CHAPITRE 8**), il est fort probable que la communauté de chercheurs ainsi constituée ait permis un temps au moins, la stabilité de ce statut dans l'espace public.

Entre 1960 et 1980, la publicisation de ce statut est accentuée avec l'arrivée de nombreux métropolitains fonctionnaires en détachement (Beniamino 1999). En effet, ces acteurs, ayant un usage contemplatif et sportif des paysages de l'île (la « civilisation des loisirs », Vaxelaire [1999] 2012) vont concourir directement ou indirectement à la publicisation de ce statut social via différents types d'ouvrages à destination du grand public, comme des romans, des ouvrages historiques, des livres photos, des cartes postales, des guides de voyages. Aujourd'hui encore, dans certains guides (Le Petit Futé, La Réunion, de 2012 à 2014 ; Iwersen 2007 ; guide de présentation de la ville du Tampon, 2012 ; tentationsautrsales.fr ;) on peut sentir cette appréciation de l'ajonc, et son intégration complète dans le paysage :

> *« Sur ces 20 km de lacets de la N3 qui n'en finit plus de grimper, une bruine humide couvre peu à peu la nature de plus en plus variée, des brumes enserrent un paysage étonnant d'ajoncs et de genêts*[5]*, dont la belle couleur jaune éclate d'août à novembre, se découpant dans le ciel bleu du matin.*» (Le Petit Futé, La Réunion, 2013).

[25] La géographie classique française est héritière du mouvement naturalistes : les naturalistes deviennent géographes au moment où ils abordent les relations homme-milieux, elle se considère jusqu'au milieu du XXème siècle comme une science naturaliste, une science du paysage. Appuyé sur un regard contrôlé, la géographie doit permettre d'offrir une image objective du monde, d'en analyser les composantes, d'y discerner les structures et les processus (Clavel, 2012 De la terre aux hommes).

Tout au long de la période de publicisation, le statut de plante indigénisée et appréciée est présent dans les espaces vécus comme espaces de loisirs et de contemplation par les auteurs. Jusque dans les années 1970, c'est le cas de la Plaine des Cafres, zone touristique, alors réputée pour ses fleurs, leur beauté et leur odeur ; elle est appelée « *le jardin des fleurs de l'île* » et constitue « *sans aucun doute la ville la plus coquette de La Réunion* » (Hoareau & Gris 1982). L'ajonc, au même titre que le géranium et l'hortensia, fait partie des plantes à observer sur le *« circuit des mille fleurs* » (Goyet 1983). Un processus semblable s'opère dans le Massif naturel du Maïdo, à partir du moment où il devient accessible et aménagé pour le public dans les années 1976-77. R. Lavergne (1980) décrit ainsi le paysage: «*en septembre dernier, nous regardions depuis Grand Place sa jeune floraison déborder le « cassé de Mafate » et descendre vers la crête des orangers, à droite du Piton Maido. Ce soleil végétal accroché au « rampart » nous réchauffait le cœur* ». Les landes à ajoncs s'inscrivent ainsi dans la grande diversité des paysages de l'île, diversité sans relâche vantée tant par les scientifiques que par la société, et synonyme de l'identité même de l'île de La Réunion (ex: Colette 2001).

3.3.2. Facteurs explicatifs du déclin de la publicisation

La publicisation de l'ajonc parmi les plantes « typique » des hauts de l'île a été très affaiblie par les arrivées successives de nouveaux acteurs, en l'occurrence des agronomes et des écologues, soutenus par les politiques publiques. Ces acteurs ont conduits à l'émergence de nouveaux statuts sociaux très publicisés incompatibles avec celui d'espèce indigénisée dans les espaces en développement agricole (l'ajonc comme nuisible agricole, publicisé à partir des années 1970) puis dans les espaces naturels (l'ajonc comme invasive, publicisé à partir des années 1990).

Le basculement n'a pas été brutal comme en atteste la très récente modification d'illustrations du guide touristique de la ville du Tampon (Plaine des Cafres). Dans l'édition de 2012 l'ajonc illustre la première page tandis qu'il a été remplacé par une photo du volcan de l'île et de fromage frais dans l'édition de 2013-2014. De même, la page consacrée en 2012 aux couleurs et parfums des plantes (endémique et exotique) de la ville a été supprimée dans l'édition suivante.

3.3.3. Existence du statut de plante indigénisée hors publicisation

Le statut social de plante indigénisé est également assigné à l'ajonc par les randonneurs, promeneurs et pique-niqueurs[26], créoles et métropolitains, qu'ils aient lu ou non les ouvrages sus mentionnés : « *l'ajonc, c'est pour ça que je viens, c'est beau, je pensais que c'était endémique* » (une promeneuse au Maïdo, 2012), « l*'ajonc, invasif, ah bon, c'est nouveau, moi je l'ai toujours vu ici* » (un randonneur au Maïdo, 2014), « *l'ajonc, c'est la couleur qui rehausse la beauté du site* » (couple de touriste, 2014).

Pour les habitants d'un village en contrebas du Massif du Maïdo, dans le Cirque de Mafate, l'ajonc « *c'est présent dans la terre depuis toujours, depuis la création* », il fait complètement *« parti du décor »*, et ce depuis très longtemps « *il a toujours été là, les gens sont habitués, ils ont toujours vu ça*». Selon les sensibilités de chacun, il est apprécié «*j'aime bien, c'est joli, c'est la nature* », ou déprécié « *l'ajonc est une plante qui blesse, quand elle est sèche, les petits morceaux restent dans la peau*. *Je me faisais blesser par cette plante au Maïdo »*.

Un jeune créole habitué du site et originaire du cirque de Mafate tient un discours sur l'ajonc très émotionnel et sensible. Pour lui, l'ajonc est avant tout « *l'emblème du Maïdo », « l'or même du Maïdo* » par « *ses fleurs, ses couleurs, et surtout son odeur* », parce qu'« *il est en fleur presque toute l'année* […] et que *quand il est en fleur, il y a du vert, du jaune, il est beau, il est superbe là-haut* », et d'ailleurs, « *il n'y a qu'au Maïdo qu'il est aussi joli* […] *parce qu'il monte pas trop parce que il y a la roche qui barre à lui, il reste étalé, bas* […] *et c'est ça qui est beau »*. Il va jusqu'à dire, en riant, que s'il n'y avait plus d'ajonc au Maïdo, ce serait comme « *les Pyrénées sans la neige* ». Tout au long de l'entretien, il le compare à d'autres espèces, indigènes, mais l'ajonc revient toujours en tête de ses préférences : *« Au niveau de l'odeur, mi trouve que les ajoncs ils sentent plus l'odeur que le fleur jaune* [une espèce endémique]» *; « dans le tamarin* [la forêt de Tamarin, espèce endémique également], *il y a plus de fleur, il y a plus rien, c'est un moment mort, et quand on arrive en haut, ah les fleurs d'zépine, il donne du baume au cœur, il est bien »* (2014). En outre, selon certains acteurs de l'environnement, une association locale a envoyé au préfet une lettre dans les années 2000 pour exprimer leurs mécontentements sur les actions de lutte contre l'ajonc entreprises par les gestionnaires et témoigner de leur attachement à l'égard de cette plante.

[26] L'activité de pique-nique dominicale a longtemps été la principale activité de loisir de La Réunion avec un million de pratiquants annuels, il s'agit d'une pratique culturelle typiquement créole (Bouchet et Gay, 1998, Les Hauts de La Réunion conquis par les loisirs ; Mappemonde 51)

Ainsi, à travers ces extraits assortis au fait que l'ajonc porte sur l'île des noms créoles tels que *zépine, zépinard, sapan,* il semble que cette plante a été intégrée au régime cosmologique créole : elle a été nommée, elle fait partie de l'univers intellectuel, spirituel, social des êtres qui constituent la terre. Le fait qu'il ait probablement été introduit au Maïdo vers la fin du 19ème siècle pour limiter les mouvements des créoles (**CHAPITRE 6**) ne joue pas ou plus dans le statut social qui lui est aujourd'hui attribué. Il faut à ce titre rappeler que l'ajonc, établi sur la Plaine des Cafres et au Maïdo respectivement depuis plus de 150 et plus de 80 ans a été intégré dans le cadre de vie de plusieurs générations, ce qui le rend particulièrement important et le hisse probablement au rang des espèces qui comptent (Humair *et al.* 2014; Kueffer & Kull 2015 sous presse).

L'ajonc a été indigénisée et apprécié physiquement assez rapidement après sa naturalisation et son début d'expansion. Tel a été le cas dans les milieux agricoles, puis dans les milieux naturels quand ils ont été accessibles au public. Ce statut a été publicisé par des géographes, mais est également porté aujourd'hui encore par les habitants de l'île ou touristes de passage.

3.4. Plante nuisible dans les milieux agricoles

L'ajonc peut être problématique pour le développement et la pérennisation de l'élevage et être de ce fait considéré comme une plante nuisible dans les milieux agricoles (Blanfort 1996; Mandret 2000; Barbet-Massin *et al.* 2003). Il se développe dans les prairies avec de fortes capacités de colonisation et de recolonisation, entre en concurrence avec les espèces fourragères et réduit les surfaces utilisables: « *l'herbe ne pousse pas sous l'ajonc et c'est une partie perdue dans la parcelle* », « *il faut l'éliminer car c'est une peste pour les vaches, ça pique les mains, ça pique les vaches aussi, et ça prend la place de l'herbe. Rien ne pousse autour* » (extraits d'entretiens avec des éleveurs, 2014). De plus, la lutte coûte extrêmement cher, 100-120 euros/ha et par an pour les produits chimiques, tout en sachant qu'il faut aussi couper les ajoncs auparavant et que le passage de produit chimique demande beaucoup de temps. Les arguments mobilisés par ce statut sont de nature technico-économique. Les attributs de la plante mis en avant sont sa croissance rapide, son importante fructification, sa capacité de régénération. Son aspect « exotique » apparait peu ou de façon très secondaire.

Le statut de plante nuisible existe de 1917 à aujourd'hui, mais a été publicisé dans la littérature spécialisée essentiellement entre 1970 et 2000.

3.4.1. Période de publicisation : contexte général, promoteurs et spatialisation

La publicisation du statut de plante nuisible est directement liée aux différentes tentatives de développement, rationalisation et sédentarisation de l'élevage. L'ajonc est en effet particulièrement un problème dans le cadre de ce modèle agricole. Deux périodes de développement agricole ont été identifiées correspondant à deux étapes de publicisation du statut nuisible.

Tout d'abord, ce statut émerge pendant la première guerre mondiale et subit une première période de publicisation après la seconde, dans les années 1950. A cette époque, le gouvernement encourage les productions agricoles pour que l'île ne soit plus aussi dépendante des importations, et que les périodes de disettes des décennies précédentes ne se reproduisent plus. Ceci conduit les institutions agricoles (publiant dans la Revue agricole de l'île de La Réunion) à la volonté d'un élevage plus productif, et donc plus « rationnel ». L'ajonc n'a pas sa place dans ce modèle agricole pensé pour les Hauts de l'île et va jusqu'à être inclus dans la « *végétation parasite* ». La volonté d'une agriculture plus rationnelle et sédentaire est également recherchée par l'ONF quand elle prend en main la gestion du domaine dans les Hauts de l'île après la départementalisation en 1946. Ce modèle agricole leur permet de supprimer le pâturage extensif, hors de contrôle, dans les milieux naturels et dans les parcelles de sylviculture. Jusqu'aux années 1970, les projets de rationalisation de l'élevage ont toutefois eu du mal à se mettre en place.

Ensuite, à la fin des années 1970, c'est davantage le retard de développement accumulé dans les Hauts depuis la départementalisation et la volonté de stabiliser la population en concourant au développement d'activités économiques et de lien social qui promeuvent l'élevage. L'ajonc est alors à son pic d'expansion sur la plaine (**CHAPITRE 6**), il s'oppose à la mise en place de prairie de pâturage et de fauche : il faut l'éliminer. Le Cirad réalise des études pour comprendre comment éviter la recolonisation des prairies par l'ajonc (Blanfort 1996) et l'Association Réunionnaise de Pastoralisme (ARP) développent des itinéraires techniques de luttes à l'intention des éleveurs (Barbet-Massin *et al.* 2003). Le 31 août 2000 l'ajonc est inscrit dans l'arrêté du ministère de l'agriculture et de la pêche établissant la liste des organismes nuisibles aux végétaux, produits végétaux et autres objets soumis à des mesures de lutte à La

Réunion (et dans sa version plus récente du 25 août 2011)[27]. Le statut social public nuisible dans les milieux agricoles prend un caractère juridique et officiel.

Dès les années 60, ce statut est aussi publicisé par d'autres types d'acteurs comme le journaliste et écrivain R. Vailland dans son ouvrage sur La Réunion (Vailland 1964), le géographe Bertile dans les cahiers universitaires de La Réunion (Bertile 1973) et est repris dans des articles encyclopédiques.

3.4.2. Facteurs explicatifs du déclin de la publicisation

Soutenues politiquement et économiquement, les actions de lutte mécaniques et chimiques contre l'ajonc à la plaine des Cafres ont été très efficaces entre 1980 et 2000 : les surfaces occupées et les densités des peuplements ont significativement régressé (**CHAPITRE 6**). En conséquence, le statut social public de plante nuisible dans les milieux agricoles a progressivement été remplacé par celui de plante gérée et sous contrôle pour les institutionnels. Pour un responsable agricole actuel l'ajonc « *ce n'est pas un problème particulier* », il s'agit « *d'un petit problème technique* » et « *ce n'est pas ça qui met en péril l'économie des exploitations* ». Pour un autre, « *c'est le compagnon de toujours, l'ajonc, ils* [les éleveurs] *ont grandi avec* » (2014). On retrouve ici des éléments de discours chevauchant ceux mobilisés dans le statut de plante indigénisée et ceux en vigueur dans les zones agricoles de la zone d'origine (Atlan *et al.* 2015c **CHAPITRE 5**).

3.4.3. Existence du statut de plante nuisible hors publicisation

Sans participer directement à la publicisation du statut de plante nuisible, les éleveurs travaillant « à l'européenne » (Benoit 1991) attribuent aussi ce statut nuisible à l'ajonc présent sur leurs parcelles agricoles. Parmi les éleveurs, ce sont surtout les éleveurs de vaches à viande qui sont concernés, et parmi ces derniers, ceux qui possèdent des moyens humains et/ou financiers réduits.

Actuellement, bien que le statut de plante nuisible ne soit plus publicisé par les institutionnels, pour les éleveurs rencontrés, l'ajonc est un problème majeur catégorisé parfois au premier plan, au même titre que le manque de fourrage en hiver. Un jeune éleveur informe que l'ajonc recouvre 50% de ses prairies de pâturages puis il se ravise en disant que c'est sur

[27] L'ajonc est classé parmi les organismes nuisibles, contre lesquels la lutte n'est pas obligatoire sur tout le territoire et de façon permanente, mais dont la propagation peut présenter un danger soit à certains moments, soit dans un périmètre déterminé, soit sur certains végétaux, produits végétaux et autres objets déterminés, et qui peuvent nécessiter des mesures spécifiques de lutte obligatoire.

plus des 2/3; d'un air découragé, sa femme montre en écartant les bras une distance d'un mètre environ et dit « *voilà, c'est l'écart maximum entre deux pieds d'ajoncs dans la prairie*».

La faible publicisation du statut nuisible de l'ajonc par les éleveurs tient en partie au fait qu'ils considèrent qu'il s'agit d'un problème qu'ils peuvent gérer et qu'il est de leur responsabilité de gérer, en famille « *non, je n'ai jamais demandé de l'aide pour gérer l'ajonc, je fais comme mon père le faisait avant, on a l'habitude de le gérer, même si c'est pas toujours* facile » (un éleveur, 2014).

L'ajonc n'a pas été compatible avec le développement de l'agriculture moderne et intensive. Dans ce contexte, il apparaît comme une plante indésirable et donc nuisible dont la lutte fait l'objet d'une mesure coercitive. Même si pour les institutions il s'agit d'un problème aujourd'hui géré, pour certains éleveurs l'ajonc continue de générer des coûts très importants.

3.5. Plante invasive

L'ajonc est présenté comme une espèce invasive dont l'expansion menace les espèces indigènes et endémiques et concourt à homogénéiser le paysage (Figier & Souleres 1991; Triolo 2005; Gautier & Triolo 2008; Soubeyran 2008). Plus particulièrement, il menacerait celles des milieux d'altitude correspondant aux milieux les plus préservés des perturbations anthropiques de l'île (Cadet 1974 ; Sigala 2001 ; Strasberg 1995, 2005). De plus, son côté pyrophile participe à créer des écosystèmes de feu, qui perturbent le processus de succession végétale des espèces indigènes et endémique (Boullet & Françoise 2003; Rochier *et al.* 2015). Les argumentaires mobilisés sont de nature scientifique, écologique et conservationniste. Les attributs de la plante mis en avant dans ce statut sont sa croissance rapide, son importante fructification, l'importance de sa banque de graines dans le sol, sa capacité de dispersion et de régénération, ses capacités pyrophile et son origine exotique.

Le statut de plante invasive existe de 1978 (R. Lavergne 1978) à aujourd'hui, mais a été publicisé dans la littérature spécialisée essentiellement à partir de la fin des années 1990.

3.5.1. Période de publicisation : contexte général, promoteurs et spatialisation

Entre 1978 et la fin des années 1990, le statut d'espèce invasive est chevauchant avec celui d'espèce nuisible (les auteurs parlent à cette époque de « peste végétale) et concerne à la fois les impacts de l'expansion géographique dans le milieu naturel et dans le milieu agricole (Plaine des Cafres essentiellement). Sur cette période, il est porté par des botanistes, souvent adhérents à la Société Réunionnaise pour l'Etude et la Protection de la Nature (Lavergne 1978, 1980;

Dupont 1988-2000), des responsables de l'ONF, des chercheurs en biologie de l'Université de La Réunion (Figier & Souleres 1991) mais reste relativement peu publicisé.

A partir du milieu des années 2000, la publicisation du statut invasif augmente surtout grâce à des agents de l'ONF de La Réunion et des chercheurs en écologie et biologie de la conservation, en même temps que l'attention se concentre sur les milieux naturels ou semi-naturels d'altitude (Sigala 2001; ONF *et al.* 2002; Hivert 2003; Kueffer & Vos 2003; Baret *et al.* 2006; Tassin *et al.* 2006a, 2006b; Triolo & Hoff 2006). Ces acteurs sont rejoints au fil du temps par d'autres acteurs qui publicisent aussi ce statut : des agents du Parc National de La Réunion (Beltran & Pausé 2012; Payet 2012), des représentants de différents ministères[28] (Creuchet *et al.* 2012; Madigner 2012), de l'Unesco (UNESCO 2013), des ingénieurs du secteur privé (BRL Ingénierie & Département de La Réunion 2000; Asconit Pareto 2011; Cyathea 2011), des chercheurs en biologie évolutive (Atlan *et al.* 2010; Hornoy *et al.* 2011; Hornoy 2012). Plusieurs actions sont ainsi engagées : des recherches sur les stratégies adaptatives de l'ajonc, des cartographies visant à objectiver l'expansion spatiale dans le milieu, des stratégies de luttes, des actions de gestion. Sur un projet de Mesure Agro-Environnementale territorialisée, des collaborations ont été mises en place avec des agents du Parc national, de la DAAF, la chambre d'agriculture et l'ARP (Association Réunionnaise de Pastoralisme). Plusieurs de ces projets ont été soutenus financièrement par l'Europe et les collectivités locales (région, département). La catégorisation de l'ajonc parmi les plantes invasives est parallèle au développement des travaux sur les espèces invasives à l'échelle régionale, nationale et internationale (Kühn *et al.* 2011, voir figure 7.3) et est liée à la classification de l'ajonc en 2000 sur la liste des '*100 of the world's worst invasive alien species*' (Lowe *et al.* 2000).

Malgré l'attention des acteurs de l'environnement quasi-exclusivement portée sur les milieux naturels, ce statut engendre des mesures publiques coercitives au-delà, en particulier dans les milieux agricoles. En 2006 puis en 2012 un arrêté préfectoral au titre des Bonnes Conduites Agricoles et Environnementales (BCAE) pose comme conditionnalité aux aides de la Politique Agricole Commune (PAC) la lutte contre l'ajonc du fait qu'il s'agit d'une espèce exotique envahissante (respectivement l'arrêté préfectoral n°3006 et l'arrêté préfectoral n°1140). En 2011, un arrêté préfectoral contraint le propriétaire d'une carrière de la Plaine des Cafres à défricher les ajoncs autour de sa zone d'exploitation afin d'éviter le transport des

[28] Ministère de l'Écologie,du Développement durable, des Transports et du Logement ; Ministère de l'Intérieur de l'Outre-mer, des Collectivités territoriales et de l'Immigration ; Ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation, de la Pêche, de la Ruralité et de l'Aménagement du Territoire

graines d'ajonc dans l'île (Arrêté préfectoral n°2011-493/SG/DRCTCV). Les forestiers de l'ONF sont également dans l'obligation de nettoyer leurs équipements après avoir traversé des zones occupées par l'ajonc.

3.5.2. Facteurs explicatifs du déclin de la publicisation

Il y a à ce jour quelques prémices qui pourraient indiquer le début du déclin de la publicisation du statut invasif dans l'espace public : les difficultés de la lutte et l'échec de l'éradication de l'ajonc, l'allocation des moyens sur d'autres espèces invasives pour lesquelles les objectifs de contrôles semblent davantage atteignables, les doutes sur les impacts négatifs de l'ajonc sur la biodiversité émis par quelques agents du Parc national et de l'ONF, les critiques de la part de certains gestionnaires de l'utilisation de produits chimiques au sein de zones naturelles protégées et des controverses internationales remettant en cause les impacts jugés négatifs des espèces invasives. Pour autant, il est encore trop tôt pour s'assurer de la tournure des reconfigurations des catégories à venir.

3.5.3. Existence du statut social de plante invasive hors publicisation

En dehors des arènes publiques et des acteurs institutionnels, des individus, peu nombreux, attribuent aussi le statut de plante invasive à l'ajonc. Parmi les personnes enquêtées au Massif du Maïdo, ce sont majoritairement ceux qui ont un diplôme d'étude supérieur ou ceux qui connaissent personnellement des personnes travaillant dans la connaissance ou la gestion des milieux naturels. La communication sur le statut invasif lors de journées de sensibilisation organisée par le Parc National, l'ONF et la SREPEN sont aussi des occasions de le diffuser vers le grand public, même s'il s'agir là encore très majoritairement de personnes déjà sensibilisées aux problématiques environnementales. En outre, certains éleveurs qui mobilisent une terminologie proche de celles des écologues (peste végétale, espèce envahissante) complètent leur discours sur les impacts économiques de l'ajonc par l'impact sur la biodiversité. Ils ont en général intégré ces éléments grâce aux communications dans la presse grand public, dans des ouvrages encyclopédiques ou lors de discussion avec des agents de l'ONF.

L'ajonc est aujourd'hui publiquement considéré comme une espèce invasive qu'il faudrait idéalement supprimer de l'île. Ce statut est porté par la communauté des acteurs de l'environnement mais n'est que peu présent dans la sphère publique élargie. Il amorce actuellement un très léger déclin de sa publicisation.

4. SUCCESSION DES STATUTS PUBLICS DE L'AJONC PARALLELEMENT A LA SUCCESSION DES LECTURES DU MONDE

L'ajonc a cumulé depuis son introduction sur l'île cinq statuts publics. Tous ces statuts ont une trajectoire de conquête de l'espace public assez semblable, composée d'une naissance avec une phase de latence plus ou moins longue, une publicisation croissante (avec un pic de publicisation), puis une publicisation en déclin, suivi d'une persistance discrète voir totalement silencieuse dans l'espace public (figure 8-3).

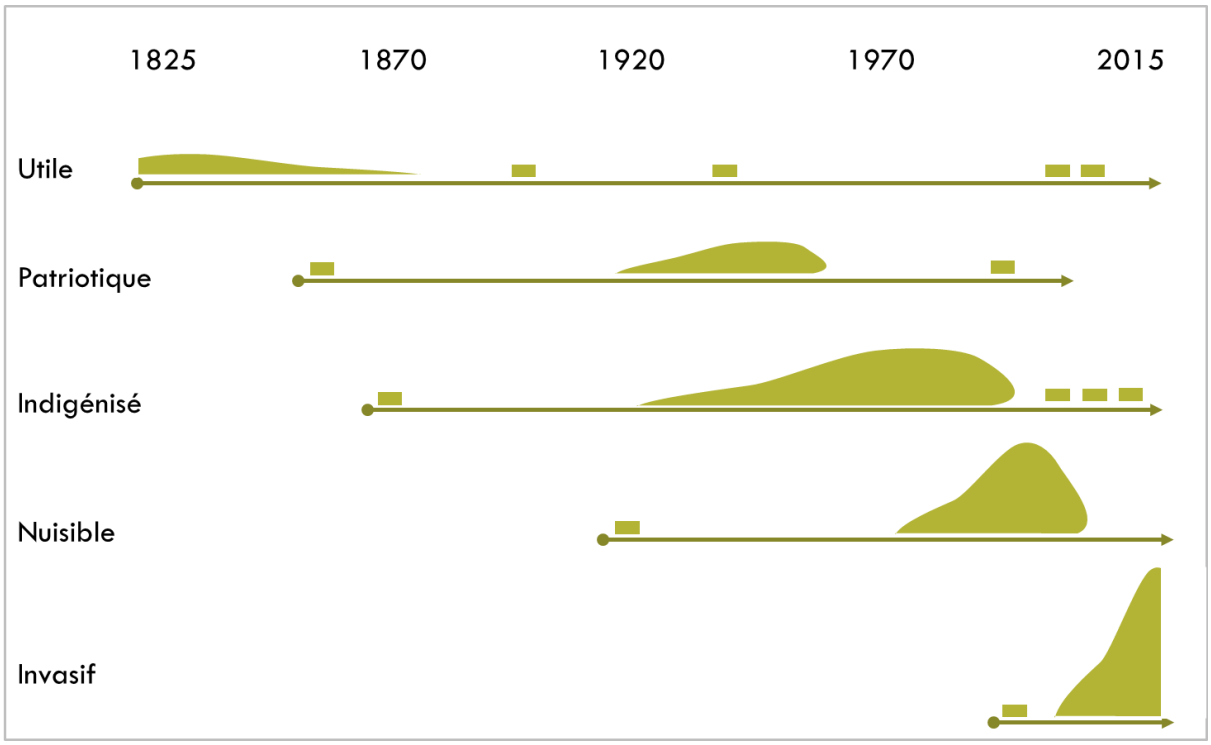

Figure 8-3 - Trajectoire des statuts publics de l'ajonc à La Réunion, de son introduction en 1825 à aujourd'hui.

Les aires vertes sont proportionnelles à l'intensité de la publicisation du statut dans les documents de littérature spécialisée et dans les ouvrages à destination du grand public.

Les pics de publicisation des statuts se succèdent. L'ajonc n'a donc jamais eu simultanément deux statuts fortement publicisés mobilisant des registres d'arguments incomparables et engageant des actions contradictoires (sauf peut-être autour des années 1970-1980, entre le statut de plante indigénisée et celui de nuisible agricole). Ceci peut expliquer l'absence de controverses publiques sur le statut social de l'ajonc à La Réunion depuis son introduction dans l'île. Cette situation diffère de celle de la Nouvelle-Zélande où l'ajonc semble avoir simultanément au moins quatre statuts sociaux publicisés : celui d'espèce invasive à risque

augmentant le risque incendie porté par des scientifiques (Hill *et al.* 1996, 2008 ; Rees & Hill 2001), celui de plante nurserie favorisant la succession végétale avec des espèces forestières indigènes et des habitats pour la faune locale par des chercheurs et protecteurs de la nature (Hackwell 1980 ; Lee *et al.* 1986 ; Williams *et al.* 2002 ; Harris *et al.* 2004 ; Wotton *et al.* 2013), celui d'espèce nuisible dans les milieux agricoles (Hill *et al.* 2008) et celui d'espèce utile pour l'apiculture (Syrett *et al.* 1985 ; Hill & Sandrey 1986). En Nouvelle-Zélande, la cohabitation de ces statuts semble favoriser des alliances mais aussi des controverses entre les acteurs concernés (Read 2003 ; Isern 2007 ; Bagge 2014).

L'intensité des publicisations des différents statuts à La Réunion est de plus en plus grande au cours du temps, ce qui peut s'expliquer par un plus grand nombre d'acteurs et par la disponibilité de plus en plus grande de moyens de communication. Les périodes de publicisation ont en revanche une périodicité régulière, comprise entre 25 et 35 ans. Nous allons discuter dans les paragraphes suivants les facteurs à l'origine des grandes phases de trajectoire de ces statuts pour en déceler les régularités et les singularités.

La naissance de nouveaux statuts sociaux est liée au succès écologique de l'ajonc : deux statuts sont présents tant qu'il est cultivé, un troisième apparaît quand il est naturalisé et successivement deux nouveaux quand il s'étend dans les milieux agricoles, puis dans les milieux naturels (tableau 8-2). Le rôle du succès écologique dans la succession des statuts publics d'une espèce a déjà été décrit par Van Dam (2001) au sujet du lapin (*Oryctolagus cuniculus*) en Europe. Toutefois, une même phase de la dynamique spatiale peut entrainer différents statuts publics. Par exemple, le fait qu'il s'étende géographiquement conduit, selon les époques, à le considérer comme indigénisé, nuisible ou invasif. Le succès écologique n'est donc pas le seul à expliquer les percées successives des différents statuts dans l'espace public.

Tableau 8-2 - Relation entre la dynamique de l'ajonc dans le milieu (son succès écologique) et les différents statuts qui lui sont attribués.

Statut / **Dynamique spatiale**	Utile	Patriotique	Indigénisé Apprécié	Nuisible	Invasif
Cultivé	✓	✓			
Naturalisé		✓	✓		
Expansion géographique		✓	✓	✓	✓

La naissance de chacun des statuts sociaux est aussi toujours liée à l'arrivée de nouveaux acteurs dans l'île et en l'occurrence ici souvent des intellectuels et très majoritairement des scientifiques des sciences de la vie : botanistes, géographes, agronomes, écologues (tableau 8-3). L'arrivée successive de ces nouveaux acteurs signe à chaque fois l'émergence d'une nouvelle lecture scientifique des milieux naturels et de leurs interactions avec la société, entre des éthiques très anthropocentrées, par exemple l'ajonc utile, à des postures plus biocentrées, dans le cas par exemple de l'ajonc invasif. Ces nouvelles lectures scientifiques du monde, en d'autres termes les paradigmes scientifiques dominants (Kuhn 1972) induisent à chaque fois de nouvelles places sociales possibles pour l'ajonc dans l'éco-socio-système. Nos résultats sont à ce titre cohérents avec ceux de Starfinger *et al.* (2003) abordant l'évolution des perceptions économiques et des rôles biologiques du cerisier tardif, *Prunus serotina,* en Allemagne et dans les pays voisins. Ils ont ainsi montré que les usages et perceptions scientifiques connotées négativement ou positivement de cet arbre dépendent des disciplines des chercheurs impliqués au cours du temps et des valeurs qu'ils soutiennent et véhiculent, souvent de façon implicite.

Tableau 8-3 - Relation entre l'arrivée de nouveaux acteurs sur l'île et les différents statuts qui lui sont attribués au fil des siècles.

Statut / Acteurs	Utile	Patriotique	Indigénisé Apprécié	Nuisible	Invasif
Jardiniers-botanistes	✓ 19ème	✓ 19-20ème			
Géographes, botanistes			✓ 20ème	✓ 20ème	
Agronomes,	(✓ 20ème)			✓ 20ème	
Écologues, gestionnaires			✓ 20ème	✓ 20-21ème	✓ 21ème

L'évolution des paradigmes scientifiques écologiques et biologiques au cours du temps peut, par exemple, se raconter en fonction de la connotation positive ou négative attribuée à l'origine de la plante. En effet, il est ressorti de notre étude que pour tous les statuts, le caractère exotique de l'ajonc ou son caractère intégré dans l'île sont des éléments centraux. A ce jour, toutes les configurations ont existé : la connotation positive du caractère exotique, la connotation positive de son intégration dans le paysage, la connotation négative de sa « trop réussie » intégration, la connotation négative de son origine exotique (figure 8-4). De manière prospective et au regard de ce qui est aujourd'hui proposé par certains chercheurs au sujet des nouveaux écosystèmes par exemple (Kueffer *et al.* 2013 ; Mascaro *et al.* 2013 ; Morse *et al.*

2014), un nouveau statut de l'ajonc pourrait s'appuyer sur une connotation neutre de l'origine exotique considérant que l'espèce a aujourd'hui sa place à la fois dans le système naturel et dans le système social. Toutefois, la percée dans l'espace public d'un nouveau statut de l'ajonc n'est pas uniquement le résultat de l'apparition d'un nouveau paradigme.

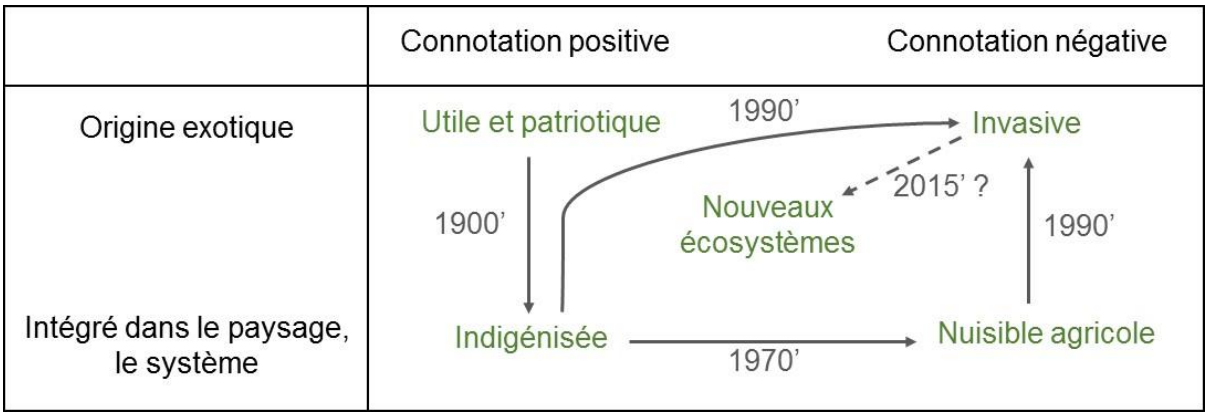

Figure 8-4 - Succession des statuts publics de l'ajonc en fonction des connotations positives ou négatives attribuées à son origine ou sa place dans le système.

La publicisation de chacun des statuts sociaux advient quand la lecture du monde, le paradigme scientifique, dans lequel se place les acteurs et en l'occurrence les chercheurs, est bien établi, transmis et véhiculé par tout un réseau. On entre alors dans un fonctionnement de « science normale », les recherches se meuvent à l'intérieur de la matrice disciplinaire (Kuhn 1970). La périodicité de 25-35 ans des pics de publicisation mise en évidence (figure 8-3) pourrait alors correspondre à la durée de carrière d'un chercheur qui forme une génération de collègue, ou au temps nécessaire à la création d'un réseau. Cela semble notamment être le cas pour le réseau de jardiniers-botanistes et notables ayant publicisé le statut de plante utile (1825-1860), le réseau de géographes ayant publicisé le statut de plante indigénisé (1950-1985), et le réseau d'écologues et gestionnaires pour celui de plante invasive (1990-2015). La périodicité des publicisations des différents statuts fait écho aux révolutions scientifiques développées par Kuhn (1972), dont chaque cycle se divise en une phase initiale pré-paradigmatique, puis une phase de structuration de la science, de ces théories et méthodes, puis enfin une période de crise conduisant au basculement vers un autre paradigme dominant qui était présent mais dormant. A partir des cas qu'il étudie, en physique, Kuhn (1972) défend l'idée que le monde ne change pas réellement mais qu'il change pour le scientifique quand le paradigme change. Dans notre cas, nous voyons que le monde change aussi, l'ajonc s'étend et se densifie et cela participe à l'évolution des paradigmes. En d'autres termes, l'image du monde change parce qu'il se

modifie effectivement et que le paradigme change et entraine avec lui de nouveaux instruments pour l'appréhender sous un nouveau jour.

La publicisation des statuts de l'ajonc est aussi directement liée aux statuts sociaux et vocations socio-économiques des territoires dans lesquels il se développe : territoire agricole, de loisirs, protection de la biodiversité et du patrimoine. Chérubini (2006), dans une étude portant également sur les espèces invasives de La Réunion, souligne lui aussi que les perspectives de développement économiques des territoires jouent un rôle dans la perception de l'invasion par certaines espèces. Ces logiques socio-économiques et politiques génèrent des relais institutionnels mobilisant des moyens importants, normatifs, économiques ou techniques, tantôt en faveur et tantôt en défaveur de l'ajonc. Cet élément nous rapproche de la notion référentiel global d'action publique développée par Jobert & Muller (1987) et de la réflexion sur le bien commun comme construit territorial développée par Lascoumes & Le Bourhis (1998). Ces deniers mettent en évidence que tout référence à l'intérêt général ou au bien commun, ce qui constitue la toile de fond de la plupart des statuts publics de l'ajonc pris en charge par des politiques publiques, est la validation sur une période donnée de la qualification et de la pondération d'un problème (dans notre cas : manque de ressources naturelles dans la colonies, terrains agricoles peu productifs, perte de biodiversité). La qualification de « ce qui fait problème » et le construit de l'intérêt général sont indissociables du contexte dans lequel le problème est cité, des échanges entre acteurs, des identités de ces derniers et de « qui » est reconnu comme légitime pour identifier l'intérêt général.

Enfin, même si cette dimension n'a été exploré que de façon restreinte, les représentations académiques, sociales et individuelles des paysages dans lequel l'ajonc s'étend (tel que les milieux d'altitudes et la végétation des Hauts) et des paysages qu'il participe à créer (tel les landes et les friches) jouent certainement un rôle dans l'émergence des statuts sociaux publics mais également dans leur existence plus silencieuse. Les travaux de Luginbühl (1989, 1999, 2008) sur les représentation des paysages agricoles cultivés et non cultivés sont à titre très enrichissantes et pourraient permettre de poursuivre cette analyse.

L'atténuation de la publicisation des statuts publics peut être soit « absolue », due à des facteurs internes (manque de réseau, de moyens, de sens dans le contexte), soit « relative », due à des facteurs externes (un autre statut est plus puissant, grâce à un réseau plus large, mieux organisé et possédant plus de moyens), soit les deux à la fois. La première situation peut s'illustrer par le statut de plante utile : son déclin semble dû à la trop faible mise à disposition de moyens économiques et techniques ce qui n'a pas permis sa valorisation. La seconde

situation peut s'illustrer avec le statut indigénisé et apprécié : son déclin semble dû à l'émergence de nouveaux larges réseaux d'acteurs dans les milieux agricoles et dans les milieux naturels promouvant des statuts incompatibles en termes de valeurs et d'actions publiques à mettre en place.

En conclusion, en à peine 200 ans, cinq statuts publics de l'ajonc se sont déjà succédé à La Réunion. A partir de nos résultats, il apparait que les différents statuts publics sont le produit d'un succès écologique, de paradigmes scientifiques biologiques et écologiques successifs sur les espèces et les espaces et de construction de référentiel global d'action publique souvent construit sur la base d'arguments scientifiques. A travers ces résultats, il semble que l'un des moteurs de la publicisation de tous ces statuts soit la constitution d'une communauté de chercheurs ayant reçu la même formation, assimilé la même littérature technique dont ils ont retiré le même enseignement et qui font qu'à une époque considérée une matrice disciplinaire domine. Cet état change quand de nouvelles lectures du monde percent, sous l'effet de nouvelles communautés de chercheurs ou d'acteurs au sens large. Cette hypothèse est renforcée par les similitudes au niveau temporel entre la succession des statuts de l'ajonc à La Réunion et ceux d'autres plantes dans d'autres espaces géographiques comme le cerisier tardif en Europe (Starfinger *et al.* 2003) : statut de plante utile jusqu'à la fin du 19ème siècle, statut de peste végétale à partir des années 1970, statut, encore latent, d'espèce intégrée au début du 21ème siècle.

Que nous suggèrent ces résultats ? Premièrement, la naissance et le développement du statut invasif dans l'espace public ne sont pas originaux. Ils s'opèrent de la même façon que pour les autres statuts publics de l'ajonc et s'inscrivent dans une dynamique générale de renouveau des lectures du monde même si l'expansion géographique de l'ajonc est bien de plus en plus importante dans l'île. Deuxièmement, la question se pose de savoir si nous approchons de la fin d'un cycle, d'une « crise » et sommes à l'aube d'une nouvelle période et d'un nouveau statut public de l'ajonc. Quelles sont les valeurs, les croyances, les techniques de l'époque actuelle permettant de pressentir l'émergence d'un nouveau paradigme ? Quelles sont les transformations en cours de notre société ? Dans quelles directions guident-elles le futur statut social public de l'ajonc ? La lecture des textes de Muller (2010) sur les transformations à l'œuvre dans le monde agricole, l'article de Bergandi et Blandin, (2012) sur le développement durable, les articles de Kueffer *et al.*, (2013) Mascaro *et al.* (2013), Morse *et al.* (2014) sur les nouveaux écosystèmes ainsi que celui de Tassin et Kull (2015) sur les services rendus par les

espèces invasives apportent de précieux éclairages sur de nouvelles visions de l'environnement par la société, sur de nouveaux enjeux et sur des paradigmes en gestation.

A travers ces lectures on peut voir se préparer, de façon encore embryonnaire, un nouveau référentiel global possible qui pourrait influencer le discours sur les espèces invasives. Muller (2010) parle de référentiel global de développement durable et de désectorisation avec un renouveau de la circulation de l'information et l'entrée en scène des collectifs citoyens dans les forums hybrides tant sur les sujets des politiques agricoles que du changement climatique ou de la perte de biodiversité. La constitution de forums hybrides est soutenue dans le monde agricole par les travaux de Martin (2013) et d'une façon plus générale sur les questions environnementales par les travaux de Callon *et al.* (2001). Nos observations corroborent ces théories : le collectif citoyen C.MAC a par exemple découvert seul le rapport des chercheurs de Rennes sur la valorisation économique de l'ajonc et le diffuse à présent sur les réseaux sociaux. De leurs côtés, Bergandi et Blandin (2012) voient de leur analyse historique de la notion de développement durable un « *oxymore éthique et politique* » dans lequel la vision très utilitariste et anthropocentrée de la nature reste centrale, et ce malgré des postures éthiques *a priori* plus biocentriques. Dans une vision plutôt utilitariste de la nature justement, Tassin et Kull (2015) voient dans certaines espèces invasives une aide pour les espèces indigènes et les populations humaines pour s'adapter aux changements globaux et notamment climatiques en pérennisant ou produisant de nouveaux services écosystémiques. L'ajonc est à ce titre déjà reconnu comme une plante qui peut être favorable aux espèces indigènes en Nouvelle-Zélande (Williams *et al.* 2002 ; Wotton *et al.* 2013) et au Sri Lanka (Somaweera *et al.* 2012). Compilé au fait que l'ajonc a déjà été reconnu à La Réunion comme une plante économiquement utile, ces différents éléments portent à croire qu'à moyen terme, l'ajonc, tout en étant d'origine exotique, pourrait publiquement être (re)intégré dans les éco- et socio-systèmes de l'île et être pensé comme une ressource sur le plan environnemental, économique et culturel.

SYNTHESE ET DISCUSSION GENERALE

La science est une aventure humaine fondée
sur la « construction de réalités possibles »
bien plus que sur la « découverte » de quelque chose
qui serait définitivement « donné » à nos sens ou à nos esprits.

Donato Bergandi, 2013

Dans le cadre de cette synthèse et discussion générale, le « nous » est utiliser pour parler des résultats des différents chapitres construits en interaction avec l'équipe et le « je » est utilisé pour ce qui concerne mes propres choix et analyses dans cette partie finale.

L'objectif général de ce travail était d'identifier les facteurs naturels et humains conduisant au statut invasif, avec pour cas d'étude l'ajonc d'Europe sur l'île de La Réunion. Pour atteindre cet objectif, nous avons conduit des études ancrées dans différentes disciplines, et quand cela a été nécessaire nous avons pratiqué la transdisciplinarité. Dans un premier temps, nous avons poursuivi le travail de Hornoy (2011, 2012, 2013a, 2013b) sur l'étude des adaptations biologiques de l'ajonc à La Réunion par rapport à la zone d'origine en nous focalisant sur les capacités de germination, des caractéristiques physiques des graines et leur accumulation dans la banque de sol. Dans un second temps, nous nous sommes immergées dans l'histoire de la dynamique spatiale des ajoncs au regard des pratiques humaines et des contextes socio-économiques, d'une part en Europe, la zone d'origine et d'autre part dans les colonies européennes et plus spécifiquement à La Réunion. Dans un troisième temps, nous avons porté notre attention sur la construction du discours porté sur l'ajonc à La Réunion, depuis son introduction à aujourd'hui, avec un focus tout particulier sur la situation actuelle et donc le statut public d'espèce invasive. Ces travaux nous ont permis de répondre à notre question initiale et de mieux comprendre à quoi tient le statut invasif attribué à une plante, véritable produit de nature et de culture. Les apports de cette thèse ne se jaugent pas par la somme des résultats de chaque chapitre mais par la mise en relation, en réseau, des données. La thèse est un ensemble construit et c'est pourquoi cette discussion a aussi le statut de synthèse générale.

Les trois parties centrales de la thèse rendent compte d'un processus qui se complexifie progressivement, les facteurs naturels et humains explicatifs du statut invasif s'accumulant au cours des chapitres. La discussion générale a pour objectif de remettre en relation tous les facteurs biologiques et sociaux au sein d'un même mécanisme, à travers une approche plus systémique et en s'intéressant aux boucles de rétroaction. La discussion est organisée en quatre points et construite en miroir inversé de l'**INTRODUCTION GENERALE**. Dans un premier point, compte tenu des résultats des derniers résultats, je reviens sur le fait que l'étude des espèces invasives peut être appréhendée comme une période de science normale selon la définition de Kuhn (1972). Dans un second point, j'assemble tous les éléments conduisant au statut invasif de l'ajonc de la thèse et mets en évidence les régularités et singularités de nos résultats par rapport à ceux d'autres études. Dans un troisième point, je reviens sur la posture interdisciplinaire adoptée dans le cadre de cette thèse, ses difficultés et ses avantages. Dans un quatrième point enfin, je propose quelques réflexions sur la construction du paradigme scientifique définissant les espèces invasives.

Une hétérogénéité de la définition donnée aux espèces invasives entre les différentes parties de la thèse est présente. Alors que dans les **PARTIES 1 ET 2** j'ai défini l'invasion par le phénomène d'expansion géographique, dans la **PARTIE 3**, dans laquelle j'étudie le discours des acteurs locaux, l'invasion devient synonyme d'expansion géographique et d'impacts sur la biodiversité. Cette évolution de la définition crée une difficulté pour la discussion commune de tous les résultats. Puisque la discussion générale porte sur la mise en relation de tous les facteurs conduisant au statut invasif de l'ajonc à La Réunion et qu'à La Réunion le statut invasif prend en compte l'expansion géographique et les impacts sur la biodiversité, j'entends dans la discussion générale par espèce invasive une espèce qui a de grandes capacités d'expansion géographique induisant des modifications des écosystèmes et réduisant la biodiversité. Quand nécessaire je préciserai bien que je parle de l'expansion géographique *sensu stricto*.

1. L'ETUDE DES ESPECES INVASIVES APPREHENDEE COMME UNE PERIODE DE 'SCIENCE NORMALE'

Le dernier chapitre de cette thèse, « *L'ajonc 'plante invasive', un statut social public inscrit dans la succession des lectures du monde* » (**CHAPITRE 8**), concernant l'étude des différents statuts publics de l'ajonc depuis son introduction sur l'île m'a permis de prendre de la hauteur sur le statut de plante invasive pour le reconsidérer comme une des lectures scientifiques successives du phénomène parmi d'autres lectures possibles. Cette mise en perspective historique m'a rapproché de la philosophie et sociologie des sciences et notamment les concepts de « paradigme scientifique », de « matrice disciplinaire » et de « science normale » définis par Kuhn (1972). Je propose ainsi de commencer cette discussion de thèse par une remise en contexte rapide du paradigme scientifique actuel sur les espèces invasives.

Le concept de paradigme scientifique est polysémique et même Kuhn (1972), qui l'a largement développé, en donne tout un ensemble de définitions. Retenons celle-ci : un paradigme scientifique (ou matrice disciplinaire) est une « *sorte de métathéorie, un cadre de pensée souvent implicite, à l'intérieur duquel un consensus est réuni pour définir les questions pertinentes qui orientent les expériences à faire* ». Le paradigme scientifique définit ensuite la science normale qui suppose une norme à respecter qui exerce une régulation *a priori* et surtout *a posteriori* de l'activité des scientifiques. Le savoir est normé par sa propre rectification. Mais un paradigme reste un choix, même s'il est implicite, une interprétation systématique et rationnelle du monde naturel et humain, jamais définitive et en renouvellement continu (Shapin 1991 ; Bergandi 2013). Chaque période de science normale est une condition *sine qua non* pour l'accumulation de données sur un objet ou une question. Kuhn va jusqu'à dire que les

scientifiques ne peuvent pas chercher sans paradigme car la capitalisation du savoir serait impossible sans repères. La période de science normale permet ainsi de se rapprocher d'une facette de la réalité matérielle d'un objet de manière collective (Bergandi 2013). Mais les paradigmes dominants et les périodes de science normale se succèdent au cours du temps, et les ruptures, les « crises » sont souvent des changements entiers de perspectives.

Les travaux de certains chercheurs ont montré que la constitution d'un paradigme a une explication plus psychologique ou sociologique qu'épistémologique dans le sens où elle dépend d'un espace-temps culturel, de la constitution d'un réseau de chercheurs et d'acteurs, de pression politiques et économiques, de croyances, de valeurs dominantes (Ben-David 1971 ; Kuhn 1972 ; Callon & Latour 1991). Pour Bergandi (2013) ce sont des valeurs, des normes qui nous guident dans le choix des faits et des éléments théoriques considérés comme légitimes et utiles au développement de la connaissance. Pour toutes ces raisons, selon Rumelhard (2005), le concept de paradigme peut même être un moyen de repenser le concept d'idéologie dominante et donc les rapports entre savoir, culture et pouvoir[1]. Dès lors, il faut garder à l'esprit que toute démarche scientifique est socialement contextualisée.

Deléage (2010), dans son *Histoire de l'écologie*, insiste sur le fait que tout au long de la construction de cette discipline en particulier, il est très difficile de séparer science, société, pouvoir et idéologie, ce qui a aussi été souligné par Lach *et al.* (2003). Sur les espèces invasives en particulier, Larson (2007) insiste sur le fait qu'il n'est pas possible et pas souhaitable d'isoler nos faits, nos recherche de notre humanité (*humanness*), les valeurs et les idéologies n'affectant pas seulement l'application des connaissances, mais constituant des ingrédients essentiels de la connaissance elle-même. A ce titre, j'ai tenté l'exercice d'une présentation de mon cadre de référence, de mes valeurs, convictions extrascientifiques et préférences éthiques (une sorte

[1] J'aurais pu discuter la dimension cognitive des espèces invasives avec les termes de « référentiel global » et « référentiel sectoriel » définis par Jobert et Muller (1987) pour traiter des questions de politiques publiques. Pour ces auteurs, la notion de référentiel correspond à un système de représentation commun, une vision du monde partagée en référence à laquelle les acteurs de politiques publiques conçoivent les problèmes et élaborent les solutions et le processus de construction d'un référentiel est à la fois une prise de parole et une prise de pouvoir. Le cadre de référentiel global était aussi pertinent car sur la question des invasives, le lien entre science et politique est constant. En matière d'action publique, selon Hassenteufel (2011) la notion de paradigme se rapproche de celle de référentiel. Pour Muller également, la différence entre les deux notions est faible, il note tout de même que « *ce qui distingue le paradigme du référentiel concerne les conditions de leur invalidation, alors qu'un paradigme se verra invalidé, in fine, à travers l'épreuve de la vérification expérimentale, il n'en est évidemment pas de même pour ce qui concerne l'invalidation d'un référentiel, qui reposera sur une transformation des croyances partagées* » (Muller 2000). En fait, d'après Kuhn (1972) justement, une crise de paradigme n'est pas tant liée à une découverte scientifique qu'un nouvel agencement des acteurs, et l'adoption de nouvelles valeurs. Dans cette discussion, le terme de paradigme scientifique m'est apparu plus approprié car je mets un focus sur les acteurs scientifiques et peu sur les acteurs politiques.

d'auto-psychanalyse) afin de permettre aux lecteurs de contextualiser mon discours, mes arguments et mettre en perspective les conclusions obtenues (**ANNEXE 4**).

Les travaux tels que ceux de Subramaniam (2001) et Rémy et Beck (2008) analysant le parallèle entre les discours portés sur les migrants humains et ceux sur les espèces exotiques s'inscrivent dans l'analyse de la construction de la « science normale » conduite sur les invasions biologiques. Selon ces auteurs, l'anxiété des sociétés modernes pour l'intégration sociale de nouveaux membres conduit à une montée en puissante de l'exclusion de l'autre, de l'étranger qu'il soit humain ou non-humain ou tout au moins à une sélection drastique de quel individu a le droit ou non de rentrer et de rester sur le territoire. Les jugements négatifs portés sur les espèces invasives seraient le symptôme d'un mal être dû à la mondialisation et la globalisation engendrant des inquiétudes économiques, sociales, politiques et culturelles à propos des étrangers (Subramaniam 2001). Rémy et Beck (2008) précisent d'ailleurs que ce n'est pas – contrairement à ce qui est généralement annoncé – l'origine de l'espèce qui détermine son « droit d'intégration » dans un nouveau territoire, mais plutôt un jeu de négociation prenant en compte les bénéfices que l'on en retire en termes de ressources ou de prestiges. Dans les milieux insulaires au moins, il me semble que l'origine de l'espèce joue tout de même un rôle fondamental. Le paradigme scientifique des espèces invasives se construit en effet en miroir de celui portant sur l'importance de conserver les espèces indigènes et endémiques.

Dans un autre registre, les biologistes Davis *et al.* (2001) et Lévêque (2013) défendent l'idée que le paradigme des espèces invasives est dominant car il représente, somme toute, une « entité stratégique », un bon « capital scientifique » (dans les termes de Latour 2001) face à la pression toujours croissante de publication et de recherche de financements. Selon Rumelhard (2005) d'ailleurs, un paradigme peut persister au-delà de sa remise en cause par un groupe de scientifique s'il favorise l'attribution de crédits pour mettre en place des programmes de recherche.

Ces quelques éléments permettent de rappeler l'importance des facteurs externes à l'objet étudié (convictions éthiques, morales, politiques, consciente ou inconsciente des chercheurs) dans la construction du paradigme sur les espèces invasives dans lequel cette thèse a été initiée. Décrypter et rendre compte de la construction du paradigme n'a pas été l'objectif du présent travail, bien que la question soit passionnante. L'objectif est bien de voir dans un cas particulier, quels sont les facteurs qui jouent sur l'attribution du statut invasif sur une espèce précise. En fin de discussion, au vu des résultats de notre étude, je porterais toutefois une critique

argumentée personnelle, en tant qu'écologue, sur le paradigme dominant. Mais avant cela, revenons sur les résultats que nous avons produits et qui enrichissent la question scientifique des espèces invasives, la dite « science normale ».

2. QUELS SONT LES FACTEURS NATURELS ET HUMAINS CONDUISANT AU STATUT INVASIF DE L'AJONC A LA REUNION ?

Des facteurs naturels et humains participant à la désignation publique d'une plante comme espèce invasive majeure ont été identifié au cours des différents chapitres. Ces facteurs peuvent être répartis au sein de quatre grands éléments agissant en synergie et appartenant à un même mécanisme: (i) la construction du paradigme scientifique sur les espèces invasives, (ii) l'expansion géographique de l'ajonc à La Réunion, (iii) la lecture de l'expansion géographique avec le paradigme scientifique des espèces invasives, (iv) la publicisation du statut invasif de l'ajonc. Ces quatre éléments sont d'abord présentés successivement à partir de nos résultats avant d'être reliés dans un mécanisme global.

2.1. Retour sur les quatre éléments du mécanisme

2.1.1. Elément 1 : Construction et adoption du paradigme sur les espèces invasives

Le premier élément, nous venons de l'évoquer au début de cette discussion, est celui qui conduit à la construction du paradigme scientifique permettant d'appréhender la question des espèces invasives. Cet élément fournit un cadre de pensée général, construit et définit les concepts utilisés, pose les hypothèses qu'il convient de tester, propose les méthodologies adéquates. L'ajonc a pu obtenir le statut invasif à La Réunion parce que ce paradigme existait préalablement et qu'il y a dans l'île depuis les années 1980 un réseau d'acteurs, scientifiques, experts, et gestionnaires qui le porte et le traduit en propositions et actions concrètes sur l'île (en d'autre terme qui l'intègre dans un référentiel plus général d'action publique). C'est ce que nous avons montré dans le **CHAPITRE 7**. Comme précisé précédemment, la question des espèces invasives s'imbrique dans le paradigme scientifique et politique plus global de protection et de conservation de la biodiversité et se construit en parallèle de l'attention scientifique et politique croissante portées sur les espèces indigènes et endémiques.

2.1.2. Elément 2 : Expansion géographique de l'ajonc

Les facteurs explicatifs de l'expansion géographique de l'ajonc ont été étudiés en deux temps. Dans un premier temps nous nous sommes concentrés sur ses caractéristiques biologiques et sur l'évolution de ses capacités de colonisation entre la zone d'origine, la France,

et une zone envahie, La Réunion. (**PARTIE 1**) Dans un second temps, nous nous sommes intéressés aux lieux et motivations de l'introduction dans le monde et à La Réunion, aux effets de la non-transmission des savoir-faire et aux effets des changements d'usages du sol dans le processus d'expansion géographique (**PARTIE 2**). Nous avons donc combiné à la fois les caractéristiques de l'espèce et les caractéristiques de l'environnement socio-naturel à l'échelle spatiale intermédiaire (10-100 km) selon la classification de Milbau *et al.* (2008). Le résultat commun à ces deux approches est que les capacités d'expansion géographique de l'ajonc sont très importantes, mais plus encore à La Réunion qu'en France.

D'une manière générale, l'ajonc possède les capacités pour se reproduire et croître dans des environnements relativement variés en s'adaptant, génétiquement et phénotypiquement, aux contraintes biotiques et abiotiques du milieu. Nous avons notamment montré qu'en France comme à La Réunion, les taux de germination des graines sont supérieurs à 95% dans les conditions optimales et supérieurs à 85% pour des températures allant de 5 jusqu'à 20°C (**CHAPITRE 2**). Dans les deux régions également, l'ajonc est en fructification plusieurs mois par an et produit de grandes quantités de graines, qui ont des capacités de dispersion dans le temps et dans l'espace importantes du fait de leurs résistances et de leurs longévités. Mais l'ajonc à La Réunion possède des caractéristiques supplémentaires qui optimisent encore plus sa rapidité d'expansion géographique et sa densification. Le dénominateur commun de ces avantages est la perte de ses prédateurs de graines. Cette perte conduit en effet directement à augmenter la densité de graines dans le sol qui se trouve être près de quatorze fois plus importante à La Réunion qu'en France (**CHAPITRE 4**), elle permet une diminution des corrélations génétiques (**CHAPITRE 1**) et elle pourrait aussi être impliquée dans l'augmentation de la hauteur des plantules, de la masse des graines et des taux de germination via une réallocation des ressources non utilisées pour la défense (**CHAPITRES 1, 2, 3**). Au niveau de patrons de germination, à La Réunion, l'ajonc a la particularité de cumuler deux stratégies de dispersion temporelle des graines : sur le temps court, grâce à des graines possédant une faible dormance tégumentaire et une germination rapide, et sur le temps long grâce à des graines possédant une importante dormance tégumentaire et une germination étalée dans le temps (**CHAPITRE 2**).

L'ajonc a rencontré à La Réunion un environnement naturel et social particulièrement propice à son expansion géographique. Tout d'abord, il a été introduit volontairement dans les hauteurs de l'île (au-dessus de 1000 m) dans les conditions climatiques permettant son établissement. Ensuite, son expansion a été favorisée tout au long du 20ème à la fois dans la végétation éricoïde d'altitude à fort taux d'endémicité possédant probablement des niches

écologiques vacantes utilisables par l'ajonc, et à la fois dans des friches agricoles. Ces friches se sont développées sous l'effet de facteurs socio-économiques et culturels successifs et variés : le parcellaire traditionnel qui limite les capacités de culture et d'élevage en découpant les terrains en fins rubans, l'abandon successifs de l'élevage (1900) puis de la culture du géranium (1970), la déprise agricole suite à la départementalisation (1946), l'élevage traditionnel transhumant (surtout jusqu'en 1990) et la pratique régulière des incendies (surtout jusqu'en 1980) (**CHAPITRE 6**). Aujourd'hui, l'expansion est toujours importante dans les petites exploitations possédant une faible force de travail et une trésorerie réduite (**CHAPITRES 5 ET 6**). Elle l'est aussi dans le contexte de la spéculation foncière croissante qui privilégie l'abandon de terres agricoles plutôt que leur vente et valorisation (**CHAPITRE 6**). A moyen terme, il est possible que cette spéculation foncière conduise soit à une artificialisation plus grande des espaces (via l'urbanisation), soit à une augmentation des exploitations agricoles intensives (les seuls possédant la trésorerie nécessaire à l'achat de ces terrains). Dans ces deux cas, les surfaces d'ajonc réduiront très probablement, mais ces changements d'usages du sol favoriseront certainement d'autres espèces invasives, avec d'autres stratégies de colonisation (Vilà & Ibáñez 2011).

L'étude de la nature et de l'évolution des usages agricoles de l'ajonc et des savoir-faire en rapport à sa gestion et son contrôle a montré qu'en dépit d'une introduction volontaire de l'ajonc de la France vers La Réunion, ces connaissances n'ont pas été transmises et sa capacité à envahir les pâturages et les milieux ouverts a peu été anticipé (**CHAPITRE 5**). Cet élément est un argument de plus permettant d'expliquer son expansion très rapide et incontrôlée dans l'île.

Au cours du processus d'expansion géographique donc, la synergie entre les caractéristiques biologiques et physiques de l'ajonc et du milieu, les choix techniques et pratiques des sociétés, les contextes socio-économiques historiques est continuelle, et l'isolément de l'un ou l'autre des types de facteurs n'a d'autres logiques que celles imposées par les disciplines universitaires promouvant les approches réductionnistes.

2.1.3. Elément 3 : Lecture sociale et scientifique de l'expansion géographique

L'ajonc est donc en expansion géographique à La Réunion, dans les milieux naturels et dans les milieux agricoles depuis le début du 20ème siècle (**CHAPITRE 6**). Cette expansion géographique a été, au cours du temps, différemment « lue » par les scientifiques, géographes, naturalistes, botanistes, écologues de l'île. En effet, nous avons vu dans le **CHAPITRE 8** que l'expansion a tantôt conduit à le considérer comme une plante indigénisée, faisant partie de la

végétation de l'île, puis comme une plante nuisible pour l'agriculture, puis, à partir du début des années 1980 et surtout des années 2000 comme une plante invasive. Que s'est-il passé ? L'expansion géographique a été étudiée, analysée et interprétée à travers « les lunettes » de différentes disciplines et de différents réseaux d'acteurs, et, dans le dernier cas par le paradigme des espèces invasives (voir l'élément 1).

Que dit le paradigme sur les espèces invasives à La Réunion ? Sa définition a évolué au cours du temps tel que nous l'avons montrée dans le **CHAPITRE 7**, mais disons que la définition partagée par les scientifiques et gestionnaires depuis le début des années 2000 prend en compte comme invasives majeures les « *taxons dominant ou co-dominant dans les milieux naturels ou semi-naturels, ayant un impact direct fort sur la composition, la structure et le fonctionnement des écosystèmes* » (Lavergne 2008). L'ajonc est en expansion dans les milieux naturels et semi-naturels de l'île et dominant dans certains espaces, il représente donc un danger pour la végétation indigène et endémique. Le statut invasif lui est attribué, tout comme il est attribué aujourd'hui à d'autres espèces (9 espèces dans Sigala 2001 ; 39 dans Lavergne 2008 ; 35 dans Kueffer *et al.* 2010).

Le fait que le milieu dans lequel l'ajonc s'étend (végétation éricoïde d'altitude) soit reconnu à la fin du 20ème siècle parmi les plus riches en endémiques et les plus indemnes des perturbations anthropiques et donc les plus proches d'une nature « originelle » a joué un rôle majeur dans l'attribution du statut invasif pour l'ajonc (**CHAPITRE 7**). Inversement, le fait qu'il soit en expansion dans les milieux agricoles n'a pas joué un rôle majeur dans l'attribution de ce statut invasif. Cette traduction de l'expansion géographique en statut invasif est aussi renforcée par le fait que des organismes internationaux comme l'UICN et des scientifiques et gestionnaires d'autres régions du monde, notamment en Australie et en Nouvelle-Zélande, « traduisent » l'expansion de l'ajonc par l'attribution du statut invasif (**CHAPITRE 7**).

2.1.4. Elément 4 : Publicisation du statut invasif de l'ajonc

A ce stade, l'ajonc est une espèce invasive parmi d'autres. D'autres facteurs entrent en compte pour rendre public ce statut et pour catégoriser l'ajonc parmi les espèces invasives majeures de l'île de La Réunion (**CHAPITRE 7**).

Dans un premier temps, entre 2000 et 2006 le statut invasif de l'ajonc fait une première percée dans l'espace public dans un contexte de montée en puissance internationale et régionale de la problématique des espèces invasives. Au niveau régional, la professionnalisation des acteurs de l'environnement de l'île, et le changement de statut écologique et administratif des

Hauts de La Réunion en phase d'être réglementé par un Parc National ont été des moteurs importants de cette publicisation. A ces éléments s'ajoutent des jeux d'acteurs et en particulier des conflits de légitimité dans la gouvernance des milieux naturels. Ce sont ces éléments qui ont été les facteurs déclenchants une attention tout particulière sur l'invasion par l'ajonc car cette plante compilait des caractéristiques biologiques et sociales en faisant un objet d'étude et de lutte pertinent et pragmatique. En d'autres termes, on pourrait aller jusqu'à dire que l'attention mise sur l'ajonc a vraisemblablement été autant un moyen qu'une fin en soi.

Dans un second temps, entre 2010 et 2013, l'expansion géographique gagne en visibilité suite à deux incendies qui activent la germination rapide et la repousse des souches d'ajonc avant les autres espèces indigènes. La visibilité de l'expansion géographique entraine la mobilisation de nouveaux acteurs institutionnels travaillant déjà en réseau et relié par de multiples relations professionnelles et personnelles. La publicisation de l'ajonc invasif augmente de par les multiples arènes publiques que ces acteurs sont capables d'investir. L'entrée en scène de nouveaux acteurs, internationaux, nationaux et régionaux entraine des relations de compétitions entre gestionnaires qui favorisent également la publicisation du statut invasif de l'ajonc essentiellement sur les stratégies et modalités des dispositifs de lutte.

Les relations sociales observées au sein du réseau des acteurs de l'environnement mises en évidence dans notre étude ne sont absolument pas propres à La Réunion. Les conflits de légitimité entre le Parc National et l'ONF ou les relations concurrentielles entre organismes présents à l'échelle locale se retrouvent ainsi, par exemple, dans les Cévennes (Larrère *et al.* 1992), dans le Parc de la Vanoise (Selmi 2006), dans le Parc marin de la mer d'Iroise (Van Tilbeurgh 2007), et la force des relations interpersonnelles dans le réseau pour certaines prises de décisions se retrouvent dans la réserve de naturelle de Tueda (Marcelpoil & Langlois 2006).

2.1.5. Mécanisme global et boucle de rétroaction

La figure D-1 synthétise dans un même schéma les quatre grands éléments du mécanisme expliquant la construction et la publicisation du statut invasif de l'ajonc à La Réunion et leurs interrelations.

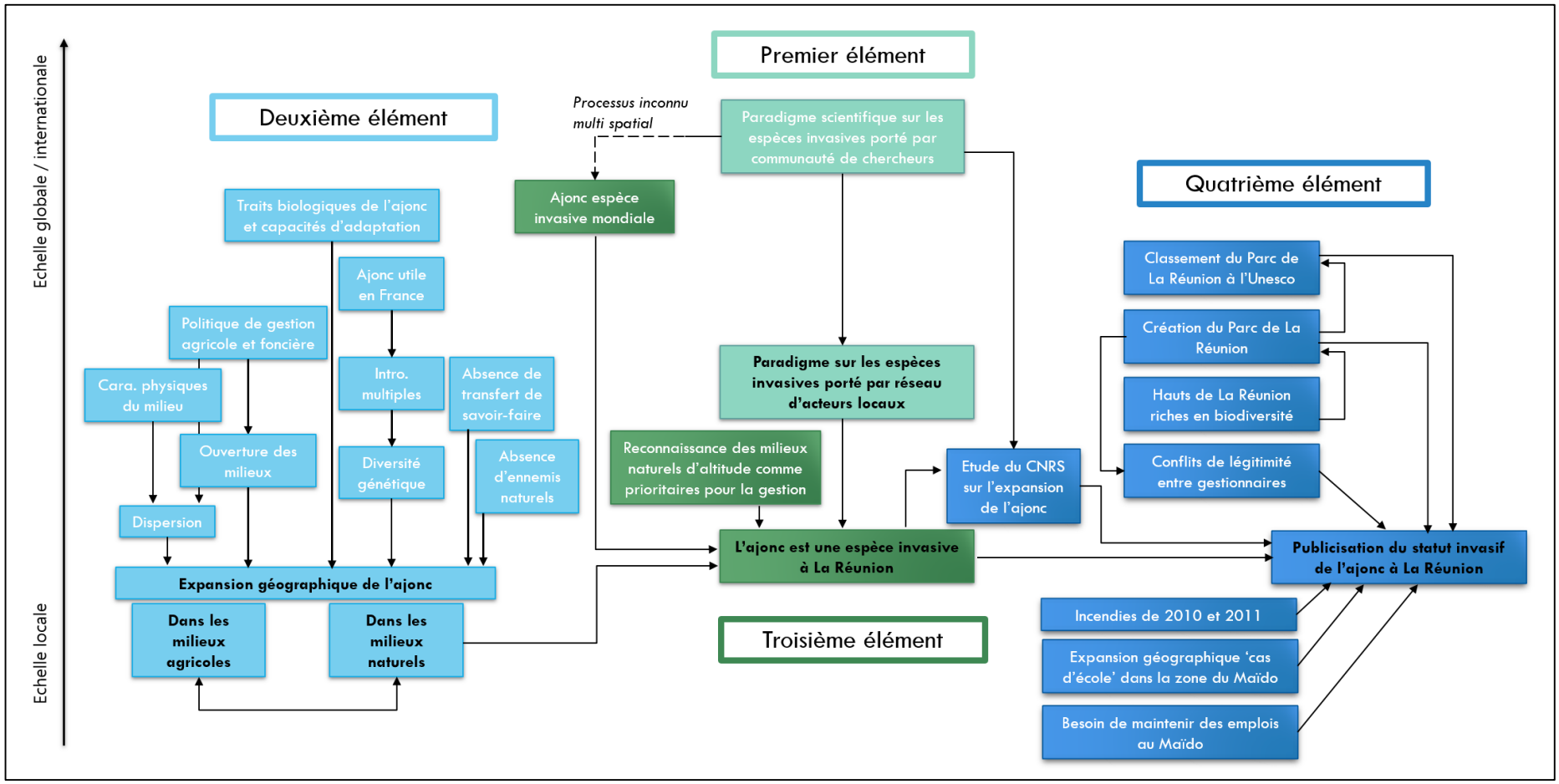

Figure D-1 - Les quatre éléments du mécanisme expliquant la construction du statut invasif de l'ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*) à La Réunion

Jusqu'à présent, le mécanisme s'apparente à un processus plutôt continu dont les éléments s'ajoutent progressivement. En fait, il existe entre les quatre éléments du mécanisme plusieurs boucles de rétroaction qui tendent à le renforcer. J'en ai identifié trois (figure D-2).

Premièrement, la publicisation importante du statut invasif de l'ajonc à La Réunion renforce le référentiel sur les espèces invasives porté par le réseau d'acteurs régional (Retour A de la figure D-2). En effet, l'ajonc est souvent cité comme un des « exemple typique » des espèces invasives par les acteurs de l'environnement de La Réunion. Deuxièmement, la publicisation importante du statut invasif de l'ajonc à La Réunion semble participer à renforcer le statut de l'ajonc en tant qu'espèce invasive mondiale (Retour B de la figure D-2). Par exemple, dans le rapport de Bingelli *et al.* (Université de Bangor au Royaume-Uni) *An overview of Invasive Plants in the Tropics* (1998) sont cités les articles des chercheurs réunionnais mentionnant l'invasion par l'ajonc : Cadet (1974) et Figier et Soulères (1991). Dans l'article plus récent de Richardson et Rejmánek (2011), les fourrés d'ajonc de La Réunion servent aussi à illustrer les arbustes invasifs. De même, les données produites en biologie évolutive et publiées dans des revues académiques internationales contribuent à renforcer l'attribution du statut invasif à l'ajonc dans le monde et à La Réunion. Troisièmement, la publicisation importante du statut invasif de l'ajonc à La Réunion influence le processus d'expansion géographique par les actions de lutte et de contrôle mises en œuvre (voir **CHAPITRES 5 ET 6**, Retour C de la figure D-2).

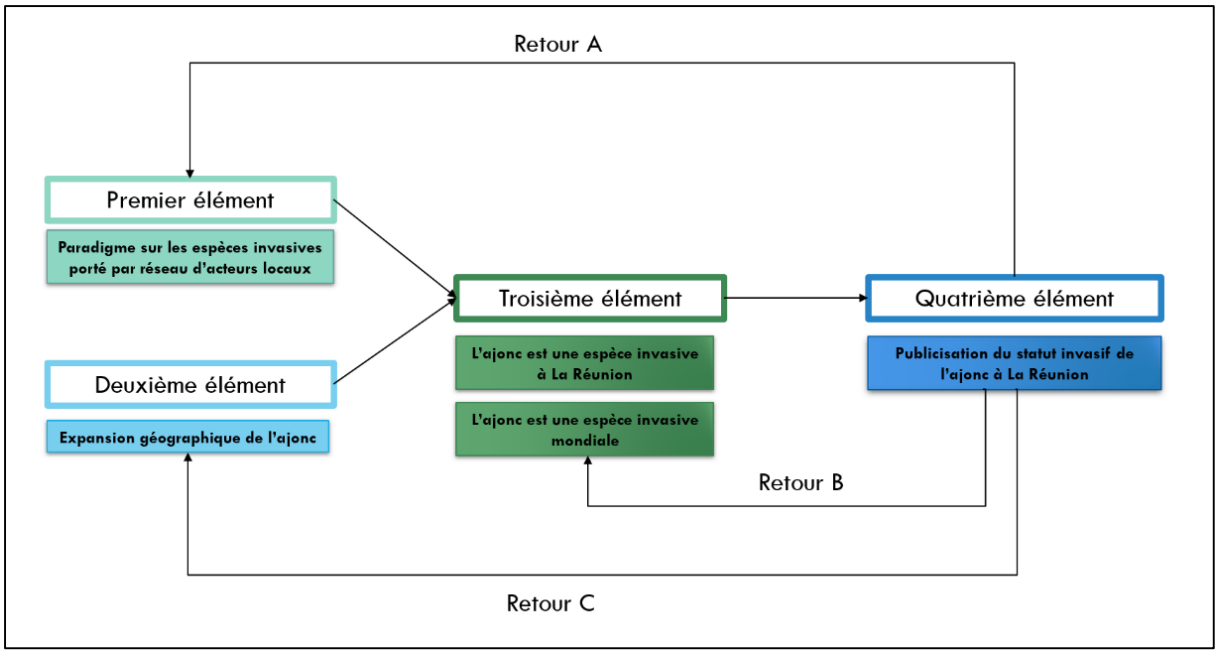

Figure D-2 - Boucles de rétroaction dans le processus de publicisation du statut invasif de l'ajonc à La Réunion

2.2. Entre singularités et généralités des résultats

Au début de cette thèse, nous avons présenté l'étude du statut invasif de l'ajonc d'Europe à La Réunion comme un bon modèle pour étudier l'imbrication des facteurs naturels et humains dans la construction du statut invasif. Afin de tester la portée des résultats de cette étude et d'initier une montée en généralité il convient de comparer nos résultats avec ceux d'études précédentes. Puisqu'aucune n'a étudié les quatre éléments simultanément, j'effectue une analyse comparative élément par élément avant de proposer un schéma de synthèse global.

2.2.1. Elément 1 : Construction et adoption du paradigme scientifique sur les espèces invasives

Les milieux insulaires sont reconnus par les scientifiques et les acteurs de la conservation de la biodiversité (politiques, association, ONG) comme des territoires d'exception sur la question de pertes de biodiversité induites par l'expansion géographique des espèces invasives (ex: Reaser *et al.* 2007 ; Kueffer *et al.* 2010). Les politiques de gestion des espèces invasives ont d'ailleurs dès les années 1980 fait des milieux insulaires des cas tout particulièrement digne d'intérêt (Deloughrey 2004 ; Soulimant 2011 ; Soubeyran *et al.* 2015). Ceci peut s'expliquer par le fait qu'il s'agit des espaces terrestres où les pressions anthropiques ont été très rapides (Vitousek *et al.* 1997 ; Jakobs *et al.* 2010 ; Tassin 2011) et ont eu des conséquences très visibles en raison de la vulnérabilité biologique de ces milieux (Le Guyader 2008), comme nous l'avons rappelé pour La Réunion. Plus généralement, je pose l'hypothèse que les anciennes colonies sont des territoires qui ont particulièrement subi des changements environnementaux rapides dus à des activités anthropiques intenses et de grandes ampleurs sur des périodes relativement courtes. En Amérique du Nord par exemple, les conséquences des activités humaines ont été relatées dès le 19ème siècle par le naturaliste G.P. Marsh (1864) dans son ouvrage *Man and nature* et ont rapidement été traduites en actions de protection ou de conservation (Masutti 2006; Bergandi & Blandin 2012)[2]. Aujourd'hui encore, au sein de la Société de Biologie de la Conservation et tout comme dans les programmes d'étude et de lutte contre les espèces invasives, l'implication des chercheurs américains est très forte. D'après cette analyse,

[2] A l'inverse, sur le continent européen, même si dès le 19ème, et même plus tôt les effets des activités humaines sur l'environnement sont décriés (par exemple par Elysée Reclus), il me semble que l'histoire très ancienne entre les humains et la nature conduit à une remise en question de l'effet de « l'Homme comme agent perturbateur » plus fréquente. On cherche d'ailleurs dans de nombreux parcs régionaux et nationaux à conserver des paysages typiquement créés par l'humain, comme les landes, les prairies, les pâturages (Larrère *et al.* 2009).

l'élément 1 «*Construction et adoption du paradigme scientifique sur les espèces invasives* » pourrait ainsi être particulièrement prégnant dans les milieux fragiles, perturbés et vulnérables.

Dans les faits toutefois, la mobilisation du paradigme désignant les espèces invasives comme impactant pour la biodiversité, l'économie ou la santé semble partagée dans tous les espaces administratifs où la protection de la biodiversité apparait publiquement comme un enjeu fort par les scientifiques et/ou les politiques. Il semblerait ainsi que la visibilité et à la rapidité des changements de l'environnement dans certains espaces du globe (milieux fragiles, perturbés et vulnérables) servent de modèle dans la construction du consensus à l'œuvre dans l'actuelle période de « science normale ».

Un point semble toutefois différent entre les débats existants au sein de la communauté scientifique internationale et ceux au sein de la communauté d'acteurs de l'environnement régionale : dans cette dernière, les controverses telles que présentées succinctement en **INTRODUCTION GENERALE** (critère de l'origine, de la temporalité, des impacts) y sont relativement peu présentes et discutées. Pourtant, les controverses dans les sciences sont un des moteurs principaux des recherches et des nouvelles découvertes en remettant perpétuellement en doute ce qui est dit ; elles sont à l'origine des effets de rationalité, de la répétabilité des faits, de la solidité des énoncés qui en sont tirés (Latour 2001). En d'autres termes, peu d'éléments, à La Réunion, rappellent que la thématique des espèces invasives est une science en train de se faire, selon la définition qu'en donne Latour (2001). D'ailleurs, concernant l'ajonc dans l'île, on a relevé la faible voir absence de recherche d'alliances avec de nouveaux acteurs et peu d'objectivation, par l'administration de nouvelles preuves, des effets des espèces invasives, deux éléments caractérisant la science en train de se faire d'après Latour (2001).

Plusieurs hypothèses peuvent être formulées pour expliquer cette différence, qui n'est certainement pas propre à La Réunion. Premièrement, ces controverses y trouvent moins de pertinence ; l'origine exotique des espèces dans un milieu insulaire est plus rarement sujette à débat et les modifications induites dans l'environnement et dans le paysage sont très visibles. Deuxièmement, le réseau de scientifiques local est très solidaire, et ces membres ont été formés pour tout ou partie de leurs cursus universitaire dans les mêmes établissements et avec de nombreux enseignements communs, ce qui les conduit à partager les mêmes paradigmes (**CHAPITRE 7**). Troisièmement, la forte cohésion entre les chercheurs et les gestionnaires et certains administrateurs dans le réseau des acteurs de l'environnement (sans compter la double voir triple mission de la plupart des acteurs) favorise les réflexions sur les modalités de la lutte

et du contrôle de ces espèces et laisse assez peu de place à la remise en question du statut même d'invasive.

L'adoption du paradigme scientifique sur les espèces invasives semble partagée par les territoires où les questions de perte de biodiversité animent les débats scientifiques et politiques. On peut poser l'hypothèse qu'il est plus puissant dans les pays ou régions où les changements environnementaux induits par les activités humaines ont été les plus rapides et les plus brutaux (anciennes colonies, milieux insulaires).

2.2.2. Elément 2 : Imbrications de facteurs naturels et humains dans l'expansion géographique d'une espèce exotique

La littérature académique produite sur les conséquences des activités humaines sur l'augmentation des capacités d'expansion géographique de certaines espèces introduites naturalisées est abondante (ex : McNeely *et al.* 2001 ; Vilà & Pujadas 2001 ; Catford *et al.* 2009; Guo *et al.* 2012 ; Rotherham & Lambert 2012). A partir de cette littérature, nous pouvons aller jusqu'à dire que chaque décision politique d'organisation du territoire ou de gestion des espaces, qu'elle soit prise à l'échelle globale ou à l'échelle très locale influencera de façon directe ou indirecte le succès ou non de certaines espèces invasives dans le futur. La méta-analyse de Vilà et Ibáñez (2011) conduit aux mêmes conclusions, « *The current changes in the landscape* [*land-use types associated with the historical legacy of changes in lande-use*] *can determine future invasions* ». Cette relation entre décisions politiques et succès biologique des espèces invasives est d'autant plus important que les changements d'usage du sol sont rapides car de nombreuses espèces invasives ont en commun une forte capacité d'adaptation (Catford *et al.* 2009). Ainsi, les décisions conduisant à l'abandon de milieux ouverts favoriseront (à court terme en tout cas) les espèces héliophiles, peu exigeantes, avec un comportement pionnier ou rudéral, c'est par exemple le cas d'*Ambroisia artemisiifolia et de Fallopa japonica* en Europe, d'*Acacia mearnsii* à la Réunion (Tassin 2002), ou encore de *Prunus serotina* en forêt de Compiègne (Javelle *et al.* 2006). A l'inverse, dans le cadre de projet de reforestation ou de sylviculture, des espèces plus ombrophiles seront favorisées (Aragón & Morales 2003 ; Borgmann & Rodewald 2005 ; Joshi *et al.* 2009 ; Kuhman *et al.* 2010)

L'imbrication des facteurs naturels et humains dans le processus d'expansion géographique n'est ainsi absolument pas propre à l'ajonc. On peut émettre l'hypothèse que l'élément 2 « *Imbrications de facteurs naturels et humains dans l'expansion géographique d'une espèce*

exotique » est partagé pour les espèces invasives s'étendant dans les territoires densément occupés par les humains.

Notons tout de même qu'il y a des espèces invasives qui peuvent se développer dans des milieux peu ou pas perturbés par l'action humaine, mais présentant naturellement des niches vacantes. C'est par exemple le cas du *Miconia calvesens* dans les forêts de Tahiti (Meyer & Florence 1996), ou *Carpobrotus edulis* (Griffe de sorcière) dans les dunes littorales, arrières-dunes et falaises de Méditerranée. Mais, même dans ces situations, l'humain a joué un rôle clé au moins dans les premières phases du processus, au moment de la sélection des individus et de la pression de propagule (dans les deux cas cité, il s'agit d'espèces ornementales).

L'expansion géographique de la majorité des espèces invasives est le fruit d'une complémentarité entre l'histoire des humains et de la plante dans la zone d'origine, l'histoire des usages du sol et du type de milieu envahi et des caractères biologiques et exigences écologiques des plantes introduites et naturalisées.

2.2.3. Elément 3 : Lecture scientifique et sociale de l'expansion géographique

L'expansion géographique d'une espèce exotique dans un espace donné est désignée comme une invasion biologique après une étape d'analyse[3] des acteurs qui portent le paradigme scientifique préexistant sur les espèces invasives. S'opère un processus de nomination, de catégorisation, de classification d'un phénomène matériel (ici l'expansion géographique). Ce processus de catégorisation est socialement et culturellement situé, il est réalisé à une époque donnée et par un ou des groupes d'acteurs spécifiques (généralement impactés ou concernés par l'expansion).

Notons qu'une même espèce exotique en expansion géographique dans une même région peut être classée ou non parmi les espèces invasives selon la définition donnée à la catégorie « espèces invasives » (prise en compte de l'expansion ; de l'expansion et des modifications de l'environnement ; de l'expansion et d'impacts environnementaux, économiques ou sanitaires). Comme vu en **INTRODUCTION GENERALE**, la définition attribuée aux « espèces invasives » varie en fonction des groupes d'acteurs (scientifiques, gestionnaires), au sein des scientifiques

[3] L'étape d'analyse qui permet de justifier, d'objectiver, d'administrer la preuve scientifique que la ou les dites espèces sont à leur place dans la catégorie espèces invasives passe par exemple par des cartographies de répartition, des études en biologie évolutive (cf. la **PARTIE 1** de cette thèse par exemple), la comparaison de la richesse spécifique de zones envahies et non envahies, l'étude des interactions biotiques, etc.

en fonction des disciplines et au sein des disciplines en fonction des individus. Ceci permet d'expliquer que dans une même région, en fonction des acteurs de l'environnement, le nombre d'espèces invasives majeures répertoriées varient. A La Réunion par exemple, nous avons vu qu'en fonction des acteurs de 9 à presque 40 espèces peuvent être classées parmi les espèces invasives majeures de l'île.

La catégorisation d'une espèce exotique parmi les invasives dépend également de son statut public dans d'autres régions du monde comme en atteste la référence fréquente aux listes mondiales des pires espèces invasives ou aux listes noires des espèces qu'il faut veiller à ne pas introduire. La liste la plus connue est celle de l'UICN réalisée par l'ISSG et publiée par Lowe *et al.* (2000). Cette liste a été un énorme succès en terme de communication avec plus de 1000 citations dans la littérature scientifique et dans l'élaboration de listes d'espèce invasives pour différentes régions ou environnements (Luque *et al.* 2014). De par ces listes, une espèce peut être qualifiée d'invasive avant d'être présente sur le territoire ou avant d'être en expansion. En d'autres termes, le statut d'espèce invasive précède le phénomène d'expansion géographique qui n'aura peut-être jamais lieu (parce qu'elle ne sera pas introduite, éradiquer rapidement, ou ne rencontrera pas les conditions du milieu permettant son expansion). C'est l'application du principe de précaution : « *en cas de risques ou de dommages graves ou irréversibles, l'absence de certitude scientifique absolue ne doit pas servir de prétexte pour remettre à plus tard l'adoption de mesures effectives visant à prévenir la dégradation de l'environnement* » (Principe 15 de la déclaration de Rio, 1992, repris et développé en France dans la loi Barnier de 1995).

A une échelle plus locale, la désignation d'une espèce exotique comme d'une invasive dépend aussi du statut de l'espace dans lequel elle est en expansion : espace protégé, espace plus ou moins anthropisé, type de formation végétale, etc. Cette approche n'a pas constitué le cœur de notre étude, mais les travaux, par exemple, de Luginbühl (1989, 1999, 2008) sur l'évolution des représentations des milieux cultivés et des friches agricoles et de Calvez (1989, 2010) abordant l'évolution des représentations des landes en Bretagne rappellent que le statut des espaces est directement lié à la manière dont les acteurs se saisissent et se positionnent au sein des ruptures ou continuités notamment entre le sauvage et le cultivé, le rural et l'urbain, le naturel et l'artificiel.

La lecture de l'expansion d'une plante exotique conduisant à la définir comme une espèce invasive nécessite la présence d'un réseau préconstruit d'écologues scientifiques et/ou gestionnaires qui a un moment donné s'entend pour nommer cette expansion. Cette

lecture est dépendante du statut public attribué à cette espèce dans d'autres régions du monde où elle a été introduite et du statut social de l'espace envahi.

2.2.4. Elément 4 : Publicisation des espèces invasives majeures

Les espèces catégorisées parmi les invasives ne peuvent pas toutes faire l'objet de mesures de gestion compte tenu des moyens techniques, financiers, humains disponibles. S'en suit un moment stratégique pendant lequel s'opère un tri.

Le succès social d'une espèce invasive en particulier peut s'apparenter au processus menant au succès des innovations sociales et techniques (Akrich *et al.* 1988). Selon ces auteurs, ce succès tient à l'art de l'intéressement et au choix de bons porte-paroles. En d'autres termes, il est nécessaire « d'intéresser et de tenir son monde » (Latour & Biezunski 2005), de réussir à impliquer une multiplicité d'acteurs, de créer des associations, du réseau, autour de questions communes. Les innovations seront d'autant plus fortes qu'elles vont lier un plus grand nombre d'horizons, le dé-confinement du problème est ainsi reconnu comme central pour élaborer des compromis et construire le socle du réseau (Callon & Latour 1991).

Ce sont par ces processus sociaux que par exemple le sénéçon en arbre (*Baccharis halimifolia*) en Camargue, la Jussie (*Ludwiga spp*.) dans les zones humides du Nord-Ouest, la caulerpe (*Caulerpa taxifolia*) en Méditerranée ou l'ambroisise (*Ambrosia artemisiifolia*) en Rhône-Alpes ont été publicisés en tant qu'espèces invasives (Javelle *et al.* 2006; Claeys 2010a; Menozzi 2010). C'est aussi par ces processus que sont publicisés les statuts gênant voir nuisible du Cormoran (*Phalacrocorax carbo*) en France, du Goéland leucophée (*Larus michahellis*) dans le Sud de la France, ou des algues vertes (*Ulva sp.*) en Bretagne (Méchin 2007 ; Bernardina 2010 ; Gramaglia 2010 ; Claeys 2010b ; Levain 2014). Ces espèces ont toutes en communs la production d'impacts économiques ou sanitaires importants entrainant la mobilisation et la coalition de certains collectifs professionnels ou citoyens et engageant par voie de conséquence, dans certains espace-temps au moins, la mise sur agenda politique (Javelle *et al.* 2010). Ces espèces sont en effet étudiés par des scientifiques, des sciences de la vie et des sciences humaines, souvent parce qu'émanent de la société ou de ses représentants élus une demande de régulation (Fall & Matthey 2011).

Dans le cas de l'ajonc, l'invasion dans les milieux naturels ne suscite pas d'enjeux économiques et de conflits d'intérêts entre groupes sociaux. La publicisation du statut invasif n'a pas été favorisée par des intéressements et enrôlements d'acteurs successifs (et ceci en dépit du fait que les acteurs de l'environnement partagent avec les éleveurs l'analyse d'une expansion

géographique de l'ajonc préjudiciable) (**CHAPITRE 7**). Les facteurs sociaux impliqués dans la publicisation relèvent davantage de la recherche de légitimité de gestionnaires dans la gouvernance des milieux naturels, de la préexistence d'un réseau d'acteurs de l'environnement (scientifiques, experts, gestionnaires, administration) composés de nombreux liens forts et de la capacité de certains acteurs à mobiliser des moyens techniques, économiques et cognitifs leur permettant de faire passer (voire imposer) leurs lectures du monde. Dans le cas de l'invasion par la crépidule (*Crepidula fornicata*) dans la rade de Brest, le travail de Chlous (2014) fait aussi ressortir le poids d'un groupe d'acteurs en particulier, en l'occurrence les scientifiques, dans l'émergence de ce problème public. Des intéressements d'autres acteurs et notamment des agriculteurs ont été espérés mais aucune alliance n'a pu être scellée faute de problématique et d'objectifs partagés. Dans le cas de l'invasion par le cerisier tardif (*Prunus serotina*), le travail de Javelle *et al.* (2006) souligne que la publicisation ne se fait que dans le cercle restreint des gestionnaires et des scientifiques car l'invasion n'a pas de visibilité sociale. Dans ces deux cas, comme dans notre étude, l'élargissement du réseau n'a pas joué un rôle central dans la publicisation du statut invasif. Dans ces cas tout comme dans le cas de l'ajonc, le statut invasif des espèces concernées ne fait ni débat, ni n'est accepté socialement (selon la définition de Micoud & Bobbé 2006). Au contraire, il s'agit d'un problème public sectorisé.

La classification des espèces invasives majeures à l'échelle locale apparait comme le fruit de logiques, de stratégies, de jeux d'acteurs ayant chacun certaines visions du monde ; cette classification mêle dans la plupart des cas des arguments scientifiques, économiques et politiques. Si chaque cas de publicisation reste toujours original et spécifique, deux situations peuvent toutefois être distinguées : d'un côté les espèces dont le statut invasif est partagé par une grande diversité d'acteurs de par la pluralité des effets engendrés (économique, sanitaire, écologique) et de l'autre les espèces dont le statut invasif n'est dû qu'aux effets écologiques, et pour lesquelles la problématique reste sectorisée au cercle des acteurs de l'environnement.

Pour illustrer ces deux situations contrastées, si l'on prend uniquement le cas de l'ajonc, je soutiens l'hypothèse que les processus sociaux qui ont conduit à la publicisation du statut invasif à La Réunion sont très différents de ceux qui ont conduits à sa publicisation en Nouvelle-Zélande ou en Australie. Dans ces deux pays en effet et contrairement à La Réunion, des alliances sur la lutte contre l'ajonc me semblent clairement scellées entre les protecteurs de la nature et les agriculteurs comme en atteste la référence permanente à l'expansion dans les pâturages et la perte de biodiversité dans la littérature académique et les rapports produits (ex:

Hill *et al.* 2000 ; Gouldthorpe *et al.* 2006 ; Hill *et al.* 2008). En d'autres termes, on pourrait aussi dire que dans ces pays anglo-saxons ce sont les conséquences économiques et environnementales de l'expansion de l'ajonc qui ont conduit à la publicisation du statut invasif alors qu'à La Réunion, ce sont quasi-exclusivement les conséquences environnementales.

2.3. Schéma de synthèse

Pris un à un, les quatre éléments conduisant à la désignation publique d'une plante invasive majeure ne sont pas propres au cas de l'ajonc à la Réunion. Je pose donc l'hypothèse générale que le mécanisme mis en évidence n'est pas non plus propre à La Réunion, et qu'il est identique pour de nombreuses espèces déclarées invasives (figure D-3).

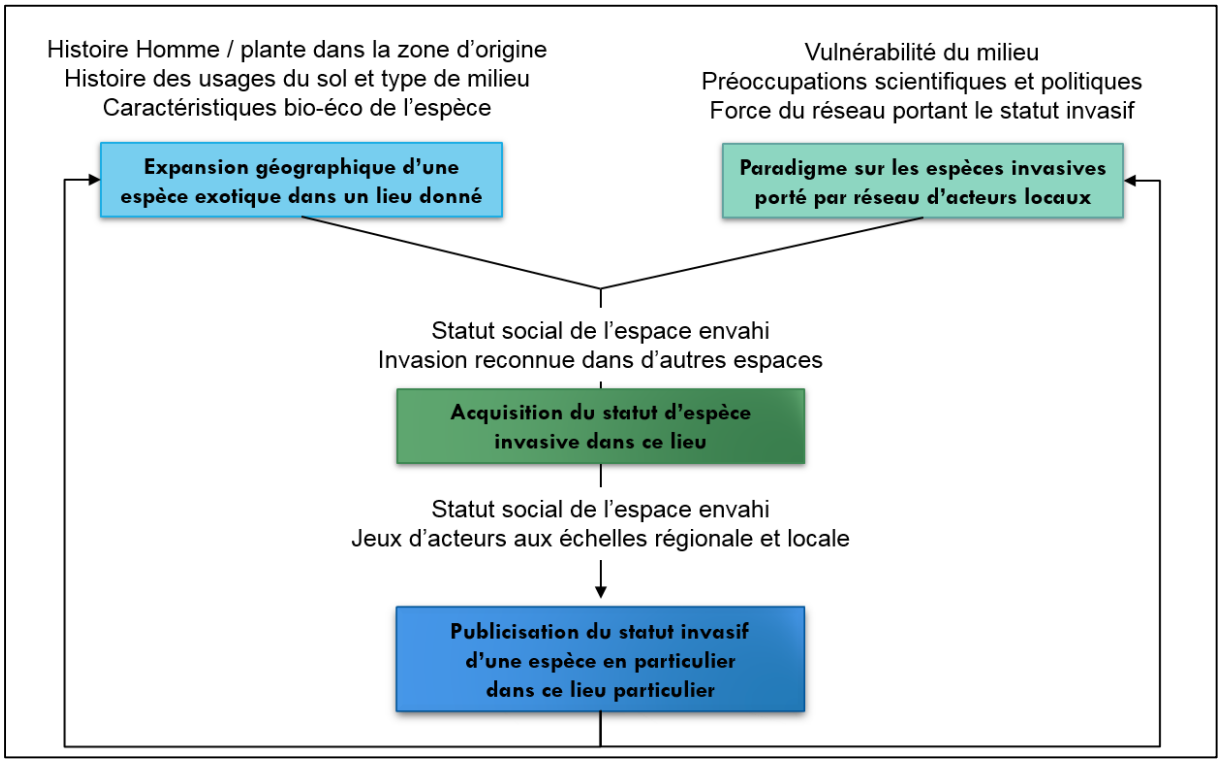

Figure D-3 - Schéma de synthèse sur les facteurs naturels et humains conduisant à la désignation publique d'une plante invasive majeure

Il faut toutefois considérer d'après les singularités mises en évidence que (i) les modes et le degré d'interaction des facteurs naturels et humains peuvent différés en fonction des lieux et des espèces considérées, (ii) l'élément 2 (expansion géographique) peut ne pas s'opérer dans le même territoire que les autres éléments et (iii) le mécanisme est exacerbée et plus rapide dans un espace insulaire de par les caractéristiques du milieu, la promiscuité des acteurs et la richesse des interrelations.

Ce schéma peut servir de trame pour comparer la construction du statut invasif de plusieurs espèces dans un même lieu, ou d'une même espèce dans des lieux différents. Ces études complémentaires sont nécessaires pour tester les limites de validé de notre hypothèse. Ceci d'autant plus que dans toutes les disciplines, en science de la vie comme en sciences humaines, le monde des îles apparait comme un monde qui a aussi des logiques qui lui sont propres (Taglioni 2003 ; Gombaud 2007 ; Soulimant 2011 ; Bertrand & Richard 2011 ; Simon 2012 ; Furt & Maupertuis 2013).

Le fonctionnement de ce mécanisme est tout sauf un long fleuve tranquille. Il n'a pas la régularité des rouages d'une horloge. L'importance donnée à l'approche diachronique dans tous les chapitres de ma thèse met en évidence les différences de temporalités entre les quatre éléments qui ont chacun leur propre dynamique avec des périodes d'intensification, d'accélération, de ralentissements et des effets de seuil : le temps d'une fructification de l'ajonc, le temps de l'expansion, le temps d'un projet de recherche financé, le temps d'un plan d'aménagement, le temps d'une carrière, etc. Ces différences de temporalités induisent des déformations du mécanisme au cours du temps.

Je suis aussi consciente que, malgré la volonté d'une approche systémique et globale de notre objet d'étude, ce schéma reste incomplet. D'autres facteurs naturels, socio-naturels et sociaux renforcent ou réduisent probablement la force, la puissance du statut invasif. Je pense notamment aux changements climatiques, aux interactions biologiques entre l'espèce considérée et les communautés végétales et animales réceptrices. Je pense aussi aux relations sociales à plus grandes échelles entre groupes sociaux, telles qu'entre l'Etat français, les scientifiques, les citoyens, les métropolitains et les créoles à La Réunion. J'ai en effet dans cette étude occulté les relations à l'étranger, les rapports de force et de domination à l'œuvre entre ces groupes sociaux encore prégnant dans les contextes postcoloniaux comme en atteste par exemple les travaux de Ghasarian (2008), Picard (2008), Thiann-Bo Morel (2009), Dupé (2015).

3. RETOUR SUR LA POSTURE ADOPTEE ET LE CHEMIN « INDISCIPLINE » PARCOURU

3.1. Posture générale adoptée

Le pari de cette thèse a été l'étude des dimensions naturelles et sociales d'un même objet par une même personne plutôt que par une équipe de travail interdisciplinaire partageant une question commune. Cette démarche n'est pas nouvelle et a déjà été testée, dans le cadre de travail de doctorat, par exemple par Vimal (2010) sur les réseaux écologiques dans le sud de la France ou par Lehébel-Péron (2014) sur les ruchers-troncs dans les Cévennes. Dans ces deux cas toutefois, les travaux de recherche étaient clairement appliqués et impliqués en vue de la protection de la biodiversité. Dans le cadre de la présente thèse j'ai opéré une mise à distance plus importante de l'objet d'étude en ne me situant pas dans la recherche action (Liu 1997). Il s'agissait en effet d'abord et avant tout de comprendre comment les choses s'opéraient pour éventuellement, dans un second temps, apporter un regard réflexif et proposer des suggestions. En d'autres termes, l'enjeu de l'interdisciplinarité dans cette thèse se constitue en termes de *problem finding* c'est-à-dire privilégiant la construction des questions ainsi que les démarches et connaissances qui permettent d'y répondre plutôt qu'en *problem solving* caractérisant les approches qui donnent la priorité aux démarches et connaissances directement opérationnelles dans un souci de résolution de problème (Billaud & Hubert 2006).

Dans les paragraphes ci-dessous, je reviens sur les difficultés mais surtout les avantages de cette posture que j'ai nommée l'interdisciplinarité intériorisée.

3.2. Un parcours semé de quelques difficultés surmontables …

Les chercheurs pratiquant l'interdisciplinarité ont depuis longtemps soulevé les difficultés inhérentes à une telle démarche. Tout d'abord, il faut réussir à s'imprégner du langage, des théories, des écoles de pensées, des paradigmes, des démarches méthodologiques, de chacune des disciplines. Ceci est primordial pour contextualiser les questions de recherches mais prend du temps, beaucoup de temps. Plus qu'un nouveau langage qu'il faut réussir à apprivoiser, une des difficultés rencontrées a été liée à la multiplicité des sens et des définitions attribuées à certaines notions et concepts utilisées dans différentes disciplines et dans le langage courant (le terme « naturalisation » par exemple a des sens très différent en fonction des disciplines). Cette difficulté a été soulignée depuis longtemps par les chercheurs pratiquant l'interdisciplinarité (Guerrini & Muxart 1989 ; Simonet 2009) mais n'en reste pas moins présente à chaque étape de la production de connaissances, de la problématisation à

l'interprétation des résultats. En effet, sans prendre garde de manière constante aux définitions précises des termes employés, les malentendus peuvent s'installer durablement.

Une autre difficulté rencontrée tout au long de la thèse a été de garder autant que faire se peut l'équilibre entre observé et observant ; entre écologue qui travaille sur la nature et sociologue qui étudie les écologues. Dans les faits, j'ai perdu l'équilibre à plusieurs reprises, au début d'abord, du côté de l'écologie, au retour des terrains d'enquête ensuite, du côté de la sociologie. L'équilibre ne se retrouve pas dans une démarche isolée mais dans une démarche collective. C'est en partageant mes postures successives avec mes encadrants que j'ai pu, *in fine*, prendre une véritable posture de funambule, ou, en d'autres termes, de « passeurs de frontière » (Jollivet 1992).

Les difficultés énoncées ci-dessus sont des problèmes qu'il faut travailler au corps mais qui ne sont pas insurmontables et dépendent de l'investissement et de la posture du chercheur engagé (Brun *et al.* 2007). Il en est d'autres qui ne dépendent pas du chercheur mais de la communauté scientifique. La première concerne le manque de légitimité par rapport aux chercheurs « disciplinés » et spécialisés. En effet, j'ai pu, comme d'autres pratiquants de l'interdisciplinarité (Bühler *et al.* 2006) souffrir du fait que mes connaissances sur un sujet en particulier sont plus faibles que ceux se spécialisant et devenant de véritables experts dans certaines thématiques ou méthodologies. Le travail conduit en sciences humaines par exemple (**CHAPITRES 7 ET 8**) n'est pas comparable à ce qui aurait pu être produit par un sociologue ou anthropologue. Toutefois, ce sentiment est souvent gommé par les commentaires très souvent enjoués voir envieux des collègues à l'évocation de l'approche interdisciplinaire, affranchie, ouverte, dédaléenne que j'ai pratiquée. La deuxième difficulté concerne la publication académique qui oriente voire dicte aujourd'hui l'activité scientifique, tout particulièrement en science de la vie mais qui reste encore peu adaptée aux travaux interdisciplinaires. Toutefois, il convient là aussi de relativiser devant l'élargissement disciplinaire des scopes et des éditeurs en chef de certaines revues, telles que *Nature Science et Société* et *VertigO* bien sûr, mais aussi *Revue d'Ecologie : La Terre et la Vie* dont l'éditeur en chef, en dépit des commentaires de relecteurs sur la pertinence de la publication de notre article sur les usages de l'ajonc (**CHAPITRE 5**) dans une revue d'écologie, l'a accepté. Soulignons aussi la jeune revue *Neobiota*, dont la diversité des articles souligne l'ouverture d'esprit des éditeurs à l'interdisciplinarité dans l'étude des espèces invasives.

Il ne s'agit pas, en fin de thèse, avec un regard quelque peu déjà nostalgique du chemin parcouru, de livrer un récit édulcoré de la posture interdisciplinaire intériorisée. Les difficultés

énoncées ci-dessous sont bien réelles mais, comme précisé à chaque fois, ne sont pas ou plus insurmontables. Et chaque nouvelle exploration procure un grand plaisir intellectuel.

3.3. … permettant une approche globale, dans la recherche et dans l'action

Les approches interdisciplinaires ne sont pas à considérer comme plus ou moins utiles ou intéressantes que les études spécialisées voir hyperspécialisées. Il s'agit pour moi d'une parfaite complémentarité, d'une dépendance totale : l'une sans l'autre n'a que peu de sens.

Les études interdisciplinaires telles que la présente thèse reconstruisent les ponts qui ont été fortement rompus depuis les années 1980, période à partir de laquelle la spécialisation n'a eu cesse d'être promue, pour des raisons multiples, tant à la fois politiques que scientifiques (Lefeuvre 1989 ; Lévêque 2013). Elles permettent de construire des approches systémiques, englobant un large spectre de facteurs explicatifs inscrits dans la durée. Ces approches systémiques, holistiques rappellent l'instrument fictif inventé par l'écologiste américain Howard Thomas Odum (1970) et développé en France par Joël de Rosnay ([1979] 2014) : « le macroscope ». Tandis que le microscope permet d'étudier l'infiniment petit, et que le télescope permet d'étudier l'infiniment grand, la macroscope permet d'étudier l'infiniment complexe et notamment la richesse des interactions entre les sociétés et leurs environnements. C'est un instrument qui conduit à une nouvelle manière de voir, de comprendre et d'agir.

Si les études spécialisées et les études interdisciplinaires sont toutes deux indispensables à la capitalisation de connaissances, les secondes apparaissent toutefois particulièrement adaptées quand il s'agit d'apporter des outils d'aide à la décision (Vimal 2010). Je rejoints ainsi tout à fait Picon, qui, en 1997 déjà, voyait dans ces pratiques de recherche les prémices d'un nouveau courant de pensée susceptibles de façonner la théorie de nouveaux modes de gestion de l'environnement. Les passeurs de frontières ont à ce stade un rôle crucial à jouer, en tant que médiateurs scientifiques facilitant le dialogue, l'échange d'informations et la traduction (Selmi 2006, 2009).

3.4. … conduisant à des méthodologies innovantes

L'intériorisation de l'interdisciplinarité ouvre la voie à la transdisciplinarité, définit comme une méta-discipline atténuant, un temps, quand cela est nécessaire, des frontières disciplinaires (Mathevet *et al.* 2010). Elle a en ce sens un grand potentiel d'innovation.

Une approche particulièrement transdisciplinaire a été pratiquée pour retracer la dynamique spatio-temporelle de l'ajonc sur l'île de la Réunion au regard des facteurs naturels et humains

(**CHAPITRE 6**). La méthodologie a consisté à compiler sur une large période historique des données de nature très variées (sociétales, écologiques, géographiques), souvent parcellaires et à des échelles spatiales variables. Les objectifs attendus ont été atteints, l'histoire a pu être retracée assez précisément sur près de 200 ans et la dynamique du processus d'invasion est cohérente avec la dynamique écologique habituellement décrite des espèces exotiques envahissantes (Kolar & Lodge 2001 ; Blackburn *et al.* 2011). La méthodologie construite est ainsi complémentaire de celles plus couramment utilisé en biologie pour répondre à ce genre de questions, à savoir les marqueurs moléculaires, l'étude des parts d'herbier, les comparaisons cartographiques, d'échantillonnage ou d'inventaires.

Mais cette méthodologie n'est pas seulement complémentaire des autres et efficace, elle promeut le partage de connaissances entre acteurs du territoire et peut jouer un rôle dans le processus de prise de décision. En effet, il s'agit d'une méthodologie de l'immersion qui met en évidence la complémentarité et la diversité des savoirs des locaux, des gestionnaires et des scientifiques (Larrère & Larrère 2009 ; Roué 2009). L'écriture participative de l'histoire environnementale récente peut aussi être un moyen de relier les acteurs entre eux et de permettre l'empathie des uns envers les autres, la confiance partagée et la coopération en vue de faciliter le dialogue. Elle a ainsi la capacité à accompagner la co-construction d'une histoire commune sur un territoire commun, de faire en sorte que « *le territoire des autres devienne le territoire de tous* » (Joutard 1985, cité dans Lizet 2009).

3.5. … et engageant une réflexion sur sa formation initiale

Selon Rumelhard (2005), l'essentiel du travail d'enseignement scientifique est un travail de deuil et de renoncement à ces représentations. Le travail interdisciplinaire permet cette mise à distance des concepts et méthodologies enseignées dans la formation universitaire disciplinaire initiale. Il permet de regarder sous un nouvel angle, à partir d'un autre point de vue, les mêmes objets de façon à en appréhender la complexité et permettre la critique constructive (Gérini, 2005). En ce sens, il s'agit d'un moteur pour progresser dans ses propres champs d'expertise et imposer une démarche réflexive sur ses propres positionnements et sur ses propres croyances.

Dans mon cas, la démarche interdisciplinaire m'a conduite tout au long de mon travail de recherche à porter des réflexions sur la construction de la discipline à laquelle j'ai été formée, l'écologie et plus spécifiquement à la construction du paradigme sur les espèces invasives.

4. REFLEXIONS SUR LA CONSTRUCTION DU PARADIGME CONCERNANT LES ESPECES INVASIVES

L'objectif de la sociologie n'est en aucun cas de porter un jugement sur la nature des argumentaires et sur les registres de justifications conduisant à l'élaboration d'un fait scientifique. En sociologie des sciences plus spécialement, l'objectif n'est pas de dire comment la science devrait être faite mais de raconter comment la science se fait (Kuhn 1972 ; Callon & Latour 1991). Toutefois, en tant qu'écologue ayant porté grâce à la sociologie des sciences – surtout – et la philosophie des sciences – un peu – un regard réflexif sur mon objet d'étude, la mise en critique du paradigme des invasions biologiques dans lequel mes travaux se sont inscrit est une étape qui m'apparaît essentielle et que je ne peux ni ne veux ignorer. C'est donc avec un regard d'écologue que j'annonce dans un premier point quelques limites – non exhaustives – sur la façon dont s'accumulent à ce jour les connaissances sur les espèces invasives et sur la façon dont sont prises les décisions de gestion. Dans un second point, je propose quelques suggestions pour tenter de pallier ces limites.

4.1. Un paradigme avec des critiques « classiques »

Au début de cette discussion, je suis déjà revenue sur le fait que le paradigme dominant sur l'étude des espèces invasives passe par les étapes communes à la majorité des paradigmes scientifiques. Je propose ici de revenir sur quelques étapes clés soulignées par Rumelhard (2005) : la généralisation hâtive et la dogmatisation temporaire. Prendre en considération ces étapes permet de faire un premier pas de mise à distance du paradigme.

Selon certains chercheurs, le paradigme sur les espèces invasives s'est en partie créé via une généralisation des phénomènes à partir de quelques invasions spectaculaires, par exemple celle de *Miconia calvescens* à Thaiti, de *Ludwiga sp*. (jussie) et de *Fallopia japonica* (renouée du Japon) dans les zones humides d'Europe et d'Amérique du Nord, ou encore de *Pueraria lobata* (kudzu) aux USA (Sagoff 1999 ; Slobodkin 2001 ; Lévêque *et al.* 2012 ; Tassin 2014). Ce phénomène de généralisation, parfois catégorisé de trop hâtif, a conduit aujourd'hui à regrouper sous la même terminologie des espèces aussi différentes que des animaux ou des végétaux, et parmi les végétaux, des pionnières comme des arbres de forêts, se développant dans des milieux insulaires, comme continentaux, fortement anthropiques comme semi-naturels. Les espèces invasives regroupent aussi sous la même terminologie à la fois des espèces qui modifient les communautés végétales et le fonctionnement des habitats (ex : *Genista aetnensis* en Italie, Stinca *et al.* 2013) autant que des espèces qui induisent d'importants coûts

économiques (ex : *Ludwigia sp.* en France, Thouvenot *et al.* 2013), ou encore qui provoquent des crises sanitaires (ex : *Ambrosia artemisiifolia* en Europe, Schindler *et al.* 2015).

Le regroupement de tout un ensemble d'espèces aux caractéristiques très hétérogènes derrière les termes « espèce invasive » limite la portée des résultats sur les facteurs explicatifs des capacités d'expansion géographique de ces espèces car ils sont toujours très majoritairement dépendant du contexte environnemental et social. La fragmentation des habitats, l'intensification agricole, l'urbanisation, la catégorie socio-professionnelle des habitants peuvent tout aussi bien favoriser ou défavoriser des espèces invasives. Ainsi, par exemple, dans le cas de l'ajonc à La Réunion nous avons montré dans le **CHAPITRE 6** que l'intensification agricole a conduit à une réduction importante de la densité des fourrés d'ajonc et de leurs surfaces. Pour autant, ce même critère est relevé par Vilà et Ibáñez (2011) comme un des principaux usages du sol favorisant les espèces invasives. Dans le **CHAPITRE 3**, dans lequel nous abordons la comparaison de la masse des graines entre les zones d'origines et les zones envahies et leur rôle dans l'expansion géographique, il est bien apparu que selon les caractéristiques du milieu des graines plus petites ou au contraire des graines plus grosses peuvent être avantagées.

La généralisation hâtive dans la construction des paradigmes peut conduire à une dogmatisation temporaire (Rumelhard 1970, 2005). La dogmatisation correspond à l'énoncé de certaines affirmations sur un ton plutôt sentencieux et autoritaire, parfois de façon péremptoire. Plusieurs de ces affirmations sont listées dans l'article de Young et Larson (2011). Comme je l'ai déjà évoqué, le dogme général sur les espèces invasive serait que *« une espèce exotique est une espèce à détruire en raison des menaces qu'elle fait peser sur les espèces indigènes* » (Rémy & Beck 2008). Rumelhard (2005) pose la question fatidique : le dogme est-il une croyance certes généralisée abusivement, mais indispensable temporairement au progrès du travail ou constitue-il un obstacle aux découvertes par un manque de docilité aux faits ?

L'analyse de la construction du statut invasif de l'ajonc à La Réunion tendrait plutôt à pencher pour la seconde proposition. En effet, le statut invasif de l'ajonc a percé dans l'espace public sans que tous les arguments scientifiques attendus d'après la définition mobilisée par les acteurs ne fassent l'objet d'étude scientifique : il y a à ce jour peu de preuves scientifiques d'un impact négatif de l'ajonc sur la végétation indigène de l'île et pas de recherche initiée pour comprendre les effets de l'expansion (**CHAPITRE 7**). Ceci n'est pas qu'une question de moyens : l'impact négatif de l'ajonc est « évident » ; et l'ajonc n'est pas la seule espèce invasive dans cette situation (Javelle *et al.* 2006, 2010). Au vu de ces résultats il m'apparait que le dogme sur

les espèces invasives, porté comme nous l'avons vu par un réseau d'acteurs de l'environnement caractérisé par de multiples liens forts personnels et professionnels (**CHAPITRE 7**) constitue à ce jour, à La Réunion en tout cas, un obstacle aux nouvelles découvertes dans le sens où il augmente le risque de perte de vigilance sur la procédure rationnelle de justification. Sans doute un peu trop provocateur, Chérubini (2006) qui a aussi travaillé sur les espèces invasives de La Réunion va même jusqu'à écrire que « *le statut d'espèces « qui dérangent », d'espèces « nuisibles » n'est pas du tout attribué en fonction d'une quelconque analyse scientifique des invasions biologiques* ». En fait, il me semble qu'il est plus juste de parler, encore une fois, d'une analyse scientifique socialement située ainsi que de glissements multiples successifs entre plusieurs concepts au cours du processus d'administration de la preuve, ce que je vais développer à présent.

Afin de comprendre ce que je nomme, avec les mots de Berthelot (2002), un « défaut d'administration de la preuve », il faut déjà considérer la grande polysémie du terme biodiversité. Même si ce terme est souvent employé et entendu comme son ancêtre « diversité biologique », et correspond de fait surtout au nombre d'espèces et à leur abondance, la biodiversité ne se limite pas à cela. Ce terme embrasse en effet à la fois la diversité génétique, spécifique, fonctionnelle, des communautés, des habitats, des paysages, des interactions inter et intraspécifique, des réseaux trophiques, et ce dans les milieux les plus sauvages comme dans les milieux cultivés et urbanisés, de l'infiniment petit à l'infiniment grand (Prévot-Julliard *et al.* 2010) ; et il ne concerne pas uniquement la diversité biologique actuelle mais est aussi les processus de diversification (Maris 2007). De ce fait, par le biais de ce mot à grande plasticité sémantique, un glissement inconscient de la nature des impacts de l'ajonc a pu s'opérer du constat de l'expansion à la perte de diversité spécifique (figure D-4). En effet, dans les discours des acteurs de l'environnement de La Réunion sur le terrain c'est généralement le « *paysage qui devient tout jaune* » (un institutionnel, 2014) qui constitue le principal argumentaire attestant des impacts de l'ajonc, ce qui est analysé par une réduction de l'abondance des espèces indigènes et traduit dans les rapports et publications officielles par « *perte des espèces indigènes et endémiques* » (**CHAPITRE 7**).

Figure D-4 – Glissement inconscient des argumentaires entre expansion géographique de l'ajonc et ses impacts sur les espèces indigènes via la notion de « Biodiversité ».

Ce glissement est d'autant plus rapide que, comme rappelé en **INTRODUCTION GENERALE**, l'expansion des espèces invasives est toujours vue de prime abord de façon négative, via l'étude des relations de compétition et de prédation, alors que d'autres types de relations interspécifiques, neutres et positives ont par ailleurs été mis en évidence (Rodriguez 2006 ; Kull *et al.* 2015 ; Tassin & Kull 2015).

A travers le cas de l'ajonc à La Réunion, nous avons donc relevé un glissement entre le phénomène d'expansion géographique et les impacts négatifs (supposés) sur la végétation indigène. D'autres glissements entre plusieurs termes employés à tort comme des synonymes alors qu'ils ne se recoupent qu'en partie ou sont hiérarchisés l'un sous l'autre ont été relevés par d'autres auteurs. C'est ainsi que Head et Muir (2004) pointent du doigt les glissements sémantiques fréquents entre « *exotic* » et « *invasivness* » ; Beisel et Lévêque (2010) les glissements entre « introduit » et « gênant », ou encore entre « invasion » et « pullulation » et Lévêque *et al.* (2012) entre « prolifération », « nuisance » et « exotique ». Dans le même esprit, Kendle et Rose (2000) critiquent l'association trop souvent faite de manière consciente ou inconsciente d'un côté des termes « exotique » et « mauvais » et de l'autre de « natif » et « bon », avérée fausse depuis longtemps, que l'on s'intéresse au fonctionnement des écosystèmes, ou plus encore à l'utilisation de la nature par l'humain. En effet, il faut garder à l'esprit qu'une partie seulement des espèces introduites deviennent envahissantes, et que des espèces autochtones, parfois même protégées comme le cormoran en Bretagne (Méchin 2007) ou le goéland dans le Sud de la France (Gramaglia 2010) peuvent proliférer et conduire à des modifications du fonctionnement des écosystèmes (voir aussi les articles de Valéry et al. 2008, 2009). A l'inverse, des espèces classées parmi les invasives peuvent aussi avoir des effets jugés positifs sur l'environnement (ex: Chlous 2014 ; Kull *et al.* 2015 ; Tassin & Kull 2015).

4.2. Quelques suggestions

Face aux problèmes identifiés dans la construction du paradigme et leurs répercussions dans la construction de statut de certaines espèces je propose quelques suggestions pour une meilleure précision sémantique des phénomènes observés et pour aider à la compréhension des incompréhensions entre acteurs. Ceci m'amène logiquement à une réflexion sur la posture du chercheur dans la prise de décision de la nécessité ou non de la gestion et si oui de ces modalités.

4.2.1. Enrichir le vocabulaire pour mieux nommer le type de problème

A plusieurs reprises au cours de ce manuscrit, j'ai abordé la diversité des définitions données aux espèces invasives. Cette diversité n'est pas nécessairement un frein à la recherche

et à l'action : selon Kueffer *et al.* (2007) et Larson (2007) cela constitue même le terreau d'une période féconde et dynamique pour un jeune sujet de recherche. Ce que je pointe du doigt en revanche, c'est l'imprécision au sein de chacune de ces définitions alors qu'il y a une grande diversité de facteurs tant biologiques que sociologiques impliqués, de jeux d'échelles dans le temps et dans l'espace, de types d'impacts engendrés, de groupes d'acteurs concernés. Une des solutions seraient de développer une classification plus fine des espèces invasives et d'enrichir le vocabulaire pour les présenter. Une première liste, non exhaustive, des éléments à prendre en compte dans cette classification est présentée en **ANNEXE 5**. Une telle classification devrait permettre d'accéder à des réflexions sur la gestion (ou non gestion) adaptée aux types de facteurs impliqués et aux échelles spatiales concernées. Vilà et Ibáñez (2011) rappellent d'ailleurs que nous devons être conscients que les décisions prises en un lieu ne pourront être répliquées ni d'un lieu à un autre ni d'une espèce à une autre. Cette classification permettra aussi d'identifier plus facilement et plus justement tous les groupes d'acteurs susceptibles d'être impliqués et concernés par l'expansion géographique de certaines espèces.

La réflexion sur une classification plus fine au sein des espèces invasives amène à (re)réfléchir sur les notions telles que « weeds », « environmental weeds », « pestes végétales » communément utilisés par certains chercheurs (Richardson *et al.* 2000), experts et gestionnaires notamment en Australie et Nouvelle-Zélande mais aussi à La Réunion à la fin du XX^{ème} siècle (**CHAPITRE 7**). Alors que de prime abord, au début de mes recherches, je ne voyais dans ces termes que la subjectivité du vocabulaire j'y vois aujourd'hui, finalement, une plus grande part d'honnêteté intellectuelle sur les justifications réelles du contrôle et de la volonté d'éradication. Le débat, de mon point de vue, est ouvert.

Mieux nommer les problèmes induits par une expansion géographique est une étape essentielle mais qui se limite encore à un cercle restreint d'acteurs qui ne voit dans l'espèce invasive que son expansion géographique. Or, ces espèces ont d'autres attributs qui conduisent à leurs accorder d'autres places dans le système social.

4.2.2. Comprendre ce qui fait sens et ce qui pose problème

Afin d'aider à comprendre les incompréhensions et tenter de réduire les tensions et résoudre les conflits entre acteurs sur la place à accorder à certaines espèces, il est indispensable d'identifier ce qui fait sens et ce qui pose problème pour chaque acteur. L'inventaire des différents statuts de l'ajonc est une bonne illustration des différents attributs biologiques de la

plante qui peuvent être pointés du doigt dans un contexte donné et des différentes dimensions de l'argumentation (incommensurables) qui peuvent être mobilisées.

Dans une dimension technico-économiques (production agricole), son introduction et son statut de plante utile ont été et sont toujours justifiés par sa structure épineuse (ce qui en fait de bonne haie ou clôture), sa richesse en protéine (ce qui en fait un bon fourrage), sa capacité à fixer l'azote atmosphérique (ce qui en fait un bon engrais vert). Dans une dimension technico-économiques également, mais mobilisant un autre modèle de production agricole, ce sont la croissance rapide, la grande production de graines, la capacité de régénération, et l'inflammabilité de cette plante qui amènent à le considérer comme nuisible. Dans une dimension scientifique en biologie-écologie, ce sont ces mêmes attributs, ajoutés à son origine exotique et sa capacité d'adaptation qui conduisent à le considérer comme invasif. Dans une dimension sensible, cette même origine exotique, parce qu'elle est de France métropolitaine, a tendu à considérer l'ajonc comme une plante symbole de la patrie au temps des colonies et ces fleurs colorées et parfumées expliquent qu'il puisse être aimé physiquement.

Il ressort de cette analyse, encore inachevée, que chaque statut est le produit d'une configuration originale entre une dimension et des attributs de l'ajonc ciblés, spécifiques (tableau D-1). L'ajonc invasif ne s'oppose ni à l'ajonc utile, ni à l'ajonc aimé, parce que ces trois statuts appartiennent à trois mondes différents, incommensurables : il n'y a pas *un* mais *des* ajoncs sur l'île de La Réunion.

Tableau D-1 – Dimensions mobilisées et attributs de l'ajonc convoqués en fonction des statuts publics de l'ajonc à La Réunion

	Utile	**Patriotique**	**Intégré**	**Aimé physiquement**	**Nuisible**	**Invasive**
Structure très épineuse	**X**					
Richesse en protéines	**X**					
Fixation de l'azote atmosphérique	**X**					
Capacité d'adaptation						**X**
Production de graines importantes					**X**	**X**
Croissance rapide					**X**	**X**
Capacité de régénération					**X**	**X**
Inflammabilité					**X**	**X**
Origine exotique (France métropolitaine)		**X**				**X**
Port architectural			**X**	**(X)**		
Fleurs colorées et parfumées				**X**		
Dimension principale	Technico-économique	Sensible	Scientifique (géographie, botanique)	Sensible	Technico-économique	Scientifique (biologie-écologie)

Dans le cas de conflits publics (potentiels) entre acteurs autour de la place de l'ajonc, et plus généralement d'une espèce invasive, le cadre d'analyse de la justification de Boltanski et Thévenot (1991) serait probablement très utile. Ces auteurs ont créés six « cités », six « mondes »[4] dans chacun desquels des acteurs élaborent des logiques d'argumentations pour justifier leurs prétentions en fonction de principes supérieurs. L'analyse des statuts au regard des cités permettrait d'éclairer l'origine des incompréhensions et malentendus entre acteurs quant à la place qu'il convient d'attribuer à l'ajonc dans un système écologique et social considéré.

L'ensemble des résultats de ma thèse couplée à cette dernière analyse comparative conduit à de nouvelles façons de penser les espèces dites invasives et, par voie de conséquence, à de nouvelles façon de penser la gestion de ces espèces.

4.2.3. Penser à d'autres façons de gérer les espèces invasives

Il ne s'agit pas ici d'ouvrir le débat de la gestion *versus* la non-gestion de la nature. Des penseurs abordent ces questions de façon très approfondie et enrichissante (voir par exemple Blandin 2009 ; Génot & Terrasson 2008 ; Larrère & Larrère 1997, 2009 ; Larrère 2010). L'idée est plutôt de questionner les justifications de la gestion en particulier des espèces invasives : Pour quels acteurs de la société lutte-on ? Qui participe aux débats ? Quelles sont les justifications énoncées ? Sur la base de quelles connaissances scientifiques ? Dans quels contextes ces connaissances ont-elles été capitalisées ? Quels sont les résultats escomptés ? La nécessité invoquée de gestion des espèces invasives est-elle l'aboutissement suprême de la volonté des sociétés occidentales de maîtriser la nature ?

Il y a encore quelques mois, j'avais en tête un « plan de gestion » possible de l'ajonc à La Réunion qui me semblait prendre en compte une grande partie des résultats de cette thèse, tant du point de vue écologique que sociétal. Mais c'est volontairement qu'il n'y est finalement pas intégré. Considérant mon point de vue définitivement culturellement et socialement situé, ma posture en tant qu'apprentie chercheuse a évolué et le rôle que je me donne s'est reconfiguré. En effet, malgré la valeur intrinsèque que notre société accorde à l'expertise et aux données scientifiques, les études rétrospectives sur les révolutions scientifiques dans le champs des

[4] Les six cités sont la cité civique (le principe est la représentativité de l'acteur qui s'exprime au nom d'un collectif), la cité domestique (le principe est la tradition, la loyauté), la cité industrielle (le principe est l'efficacité), la cité de l'opinion (le principe commun est la renommée, la gloire), la cité inspirée (le principe est la créativité), la cité marchande (le principe est l'intérêt, la convoitise).

espèces invasives déconstruisent définitivement l'idée d'universalité et d'intemporalité de nos résultats (Laurent 1990 ; Starfinger *et al.* 2003 ; Chérubini 2006 ; Javelle *et al.* 2010 ; **CHAPITRE 8**). Comme répété à plusieurs reprises tout au long de cette thèse, on ne peut faire l'impasse sur le caractère subjectif dont la science ne peut s'émanciper. L'inconnu et l'incertain doivent être (ré) intégrés dans la science, ce qui devrait par ailleurs permettre de laisser place à d'autres savoirs et savoir-faire dans les prises de décisions.

Considérant ces éléments, je ne souhaite pas que mon travail se termine en apportant des réponses fermées (réponses qui dans la plupart des cas sont inadaptées au contextes et moyens de gestionnaires, Bayliss *et al.* 2013) mais en suscitant des questions que j'imagine discutées de façon la plus collective et démocratique possible entre tous les acteurs concernés à la manière de ce qui est proposée par Callon *et al.* (2001).

Ma thèse invite ainsi à se demander, par exemple, si c'est une solution pragmatique de vouloir contrôler l'ajonc dans les milieux naturels de l'île de La Réunion sans tenir compte de la dynamique d'expansion dans les milieux agricoles. S'il est envisageable de pouvoir contrôler l'ajonc sans tenir compte, au sein des milieux agricoles, de variables telles que l'organisation familiale des exploitations, l'augmentation de la spéculation foncière, et les services rendus par ce même ajonc dans certaines situations. Si c'est une solution socialement acceptable d'abandonner le soutien institutionnel de la lutte contre l'ajonc alors que pour certains éleveurs son expansion conduit à des dépenses majeures et que la lutte intensive à base de phytocides impactent tant leurs santés que celles de leurs sols …

Ces questions sont ouvertes et la prise de décision n'est pas du ressort du chercheur. Une proposition de gestion « clé en main » par le chercheur qui n'a pas pratiqué de recherche-action, et, qui plus est, n'habite plus dans l'île n'a pas de sens et participerait encore à donner un poids dominant aux savoirs scientifiques dans l'action publique. En revanche, en tant qu'acteur social, le chercheur peut donner son point de vue, son analyse en fonction des résultats de sa recherche. Je suis pour ma part très intéressée pour entrer dans un processus de concertation avec les acteurs concernés au cours duquel je me positionnerai dans l'espace à la fois sémantique et opérationnel de l'impartialité engagée telle que définie par Bergandi (2013) : *« une posture comportementale dynamique toujours à la limite entre déséquilibre et contradiction* [qui] *vise l'objectivité scientifique tout en autorisant le scientifique à exprimer un point de vue personnel sans imposer ses convictions éthiques et politiques. »*

Dans le cadre d'un tel processus de discussion, je raconterais à quel point l'ajonc est un témoin historique de nombreux évènements culturels marquants de La Réunion, qu'il fait partie qu'on le veuille ou non de l'histoire de l'île et de l'espace vécu. Et que c'est de cette façon qu'il est probablement perçu par une grande partie de la population.

J'évoquerais par la suite les acteurs sans-voix, qui ne s'expriment pas publiquement, mais qui ont un avis sur l'ajonc différent de son statut invasif tout comme un avis sur les modalités de la lutte aujourd'hui pratiquée, en particulier de la lutte chimique conduite en zone naturelle protégée en amont de parcelles cultivées en agriculture biologique.

Je me ferais le porte-voix des agriculteurs qui testent des alternatives à la lutte chimique contre l'ajonc en innovant à partir de techniques traditionnelles, sans produits chimiques, et de ceux qui luttent avec des moyens mécaniques plus technicisés. J'avertirais aussi que l'ajonc est un problème sérieux pour les petites exploitations agricoles récemment transmises aux jeunes générations possédant des moyens limités, tant sur le plan humain que financier.

Je rappellerais que l'ajonc pourrait devenir la ressource fourragère ou énergétique qu'il était censé représenter à son arrivée sur l'île et peut être plus encore. A ce titre mais pas seulement, je suggèrerais que des échanges pourraient être fructueux entre institutions et acteurs de La Réunion et de Bretagne et qu'il s'agirait même d'un partenariat très novateur (comme une réconciliation, une reconnexion entre une zone d' « origine » et une zone « envahie ») bien que les capacités d'expansion de l'ajonc soient décuplées dans ladite île.

Je soufflerais qu'il y a sans doute bien plus de valeurs partagées qu'il n'y parait entre les gestionnaires des milieux naturels protégés et les collectifs contestataires à l'existence du Parc national. Un processus de négociation pourrait s'initier, pour autant que chacun accepte de faire un pas vers l'autre. Je conseillerais aussi que des alliances sont envisageables sur la résolution de certains problèmes induits par l'expansion de l'ajonc, notamment entre les gestionnaires et les éleveurs. Cela serviraient peut être un certain bien commun, ou tout au moins, permettraient des discussions entre ces deux mondes encore (trop) fortement sectorisés malgré la petite taille de La Réunion.

Pour finir, je dirais que la gestion adaptative (Prévot-Julliard *et al.* 2010; Arnaud de Sartes et al al., 2015) est sans doute un nouveau paradigme de gestion à démocratiser et que la théorie des nouveaux écosystèmes invitent à prendre un tournant dans *la place* à accorder à ces espèces aujourd'hui dites invasives.

Perspectives de recherche

De nombreuses perspectives de recherches futures ont été suggérées explicitement ou implicitement dans les différents chapitres et au cours de cette discussion générale. Je reviens ici sur quatre d'entre-elles qui me paraissent tout particulièrement pertinentes parce qu'elles constituent des chainons manquants ou imprécis du mécanisme global mis en évidence, conduisant à la percée du statut invasif dans l'espace public.

(1) Etudier la construction du paradigme dominant sur les espèces invasives en étudiant les réseaux de scientifiques à l'échelle internationale.

Grâce à une analyse scientométrique de la littérature académique et des entretiens semi-directifs, l'objectif serait de décrire la configuration des réseaux de scientifiques actuels et de leurs évolutions depuis les années 1980 afin de comprendre comment certains paradigmes ont réussi à s'imposer. Les questions abordées seraient notamment : Combien de scientifiques portent et développent le paradigme dominant et combien développent des analyses en dehors de ce paradigme ? Qui sont-ils, à quelles universités ont-ils fait leurs études, dans quels pays ? Quelles ont été et quelles sont les alliances avec d'autres groupes sociaux ? Quels sont les paradigmes émergents et par quels acteurs sont-ils portés et définis? Parmi les chercheurs développant de nouveaux paradigmes, quel est la part de chercheurs qui pratique l'interdisciplinarité avec les sciences humaines et sociales ?

(2) Etudier les interactions entre l'ajonc et les autres espèces du milieu dans lequel il s'étend à La Réunion.

Les principaux objectifs seraient de rendre compte du processus de succession secondaire et des différents types d'interaction entre l'ajonc et les autres espèces, exotiques, indigènes et endémiques (mutualisme, neutralisme, commensalisme, compétition) dans les milieux dans lesquels il s'étend. Cette étude serait rendue possible grâce aux données d'inventaires passées des différentes espèces collectées notamment par le Conservatoire Botanique National de Mascarin comparées aux données actuelles

de répartition. Elle pourrait aussi se faire via la collecte de nouvelles données sur le terrain sur la structure actuelles des peuplements (âge, densité), et en laboratoire avec différents types de suivi (germinations, croissance d'espèces co-occurrentes). Il serait aussi intéressant d'étudier le rôle des bovins dans la facilitation de l'expansion de l'ajonc, puisque que les gestionnaires suggèrent qu'il s'agit d'un facteur important.

(3) Approfondir les facteurs sociaux conduisant à l'émergence des différents statuts de l'ajonc ou d'une autre espèce invasive à l'échelle du paysage.

Plusieurs facteurs sociaux conduisant à l'émergence puis la publicisation des différents statuts de l'ajonc ont été mis en évidence au cours de ma thèse. La prise en compte de la perception du paysage dans le statut social de l'espèce est apparue comme importante mais n'a pas pu être suffisamment approfondie. Je souhaiterais ainsi poursuivre en analysant plus en détail le rôle du statut social des espaces et des paysages dans la classification des espèces invasives et invasives majeures, soit au cours du temps, soit sur plusieurs espèces aujourd'hui déclarées invasives. Cette analyse pourrait se faire par une nouvelle enquête auprès d'un large panel de collectifs, institutionnels mais aussi grand public.

(4) Comparer les discours portés sur l'ajonc entre la Bretagne et La Réunion par les gestionnaires de milieux naturels, les institutionnels agricoles et les agriculteurs.

En Bretagne comme à La Réunion, l'ajonc a plusieurs statuts sociaux en fonction des acteurs et en fonction des espaces dans lesquels il se trouve. Il serait intéressant de compléter la comparaison des caractéristiques biologiques entre France et Réunion par la comparaison des discours portés sur cette plante et des actions publiques mises en place en faveur ou défaveur de l'ajonc. De premiers éléments de réponse sont présentés en **ANNEXE 6**. Cette perspective fait partie du projet de recherche MARIS (Gestion et analyse de risque d'une plante invasive (*Ulex europaeus*) : apports de la modélisation de la niche socio-écologique et de la dynamique de population de l'espèce le long d'un large gradient climatique) financé par l'Agence Nationale de la Recherche.

LISTE DES SIGLES ET ACRONYMES

APECA : Association pour la Protection de l'Enfance – Centre d'Apprentissage

ARP : Association Réunionnaise de Pastoralisme

BCAE : Bonnes conduites Agricoles et Environnementales

C.MAC : Collectif pour le Maintien des Acticités en Cœur de Parc

CA974 : Chambre d'Agriculture de La Réunion

CBNM : Conservatoire Botanique National de Mascarin

CDB : Convention de la Diversité Biologique

CIRAD : Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement

CNPN : Conseil National de la Protection de la Nature

CNRS : Centre National pour la Recherche Scientifique

CSRPN : Conseil Scientifique Régional du Patrimoine Naturel

DAAF : Direction de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Forêt

DAISIE : Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe

DEAL : Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement

DIREN : Direction Régionale de l'Environnement

GDS : Groupement de Défense Sanitaire

GEIR : Groupe Espèce Invasive Réunion

IGN : Institut Géographique National

ISSG : Invasive Species Specialist Group

MAE(t) : Mesure Agro-environnementale (territorialisée)

MEA : Millenium Ecosystem Assessment

MNHN : Muséum National d'Histoire Naturel

NISC : National Invasive Species Council (US)

ONF : Office National des Forêts

OSUR : Observatoire des Sciences de l'Univers de Rennes

PAC : Politique Agricole Commune

PAH : Plan d'Aménagement des Hauts

PAPIF : Plan d'Action Post-Incendies de Forêts

POLI : Plan opérationnel de Lutte contre les Invasives

SAFER : Société d'Aménagement Foncier et d'Etablissement Rural

SREPEN : Société Réunionnaise pour l'Etude et la Protection de la Nature

UICN / IUCN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature

UNESCO : United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization

WWF : World Wide Fund (fond mondial pour la nature)

ZNIEFF : Zone Naturelle d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique

GLOSSAIRE INTERDISCIPLINAIRE

Adaptation évolutive : Accumulation de caractères héréditaires, qui accroit la capacité d'un organisme de survivre et de se reproduire dans des environnements précis (Campbell et al. 2007).

Allélopathie : Ensemble des interactions biochimiques entre deux ou plusieurs plantes (autres que des micro-organismes).Ces composés allélochimiques jouent un rôle important dans la compétition aux ressources environnementales telles que l'eau, la lumière et les substances nutritives ; dans l'armement chimique de défense des plantes contre leurs prédateurs, et dans la coopération intra- et interspécifique.

Allocation des ressources : **En biologie**, l'allocation désigne les gains et les pertes d'énergie et de matière pour un organisme. Elle correspond à la quantité limitée d'énergie qu'un organisme peut dépenser pour se nourrir, échapper à ses prédateurs, réagir aux fluctuations de son milieu, croître et se reproduire (Campbell et al. 2007).

Allopolyploïde : Hybride polyploïde issu du croisement de deux espèces combinant leurs chromosomes (Campbell et al. 2007).

Arène publique : (Macé, 2000, parle d'espace public spécifique). Les arènes publiques sont des lieux (matériels ou abstraits) de discussion, de sélection, de définitions collectives des problèmes publics ; de production de sens (Hilgartner and Bosk 1988). Les différentes arènes publiques peuvent par exemple être : les rapports institutionnels, la presse, la radio, la télévision, les cours, les sollicitations par courrier, la communauté scientifique, les organisations religieuses, les sociétés professionnelles, internet, les réseaux sociaux ; elles peuvent inclure dans les débats un public plus ou moins élargi ; elles peuvent avoir une portée locale, régionale, nationale, internationale. (Patte 2006) classe les arènes selon qu'elles soient politique, médiatique, associative et juridique et administrative. Les différents types d'arènes publiques ne sont pas occupés par les mêmes types d'acteurs, et ne conduisent pas toutes à la même visibilité sociale des questions abordées (Cefaï 2007).

Auto-compatibilité / Auto-incompatibilité : l'auto-incompatibilité est la capacité qu'ont certains végétaux à rejeter leur propres pollens ou celui d'un proche parent. Ce mécanisme empêche l'autofécondation.

Biodiversité : Ce terme, aujourd'hui propagé à l'ensemble de la société (Aspe et Genin, 2014), est différemment définis entre les approches savantes et les approches populaires (Aubertin et al. 1998 ; Aspe et Genin, 2014), mais aussi au sein de la communauté scientifique (Sagoff 2005; Micoud 2005; Duchemin 2005; Le Guyader 2008; Prévot-Julliard et al. 2010). Il embrasse ainsi à la fois la diversité génétique, spécifique, fonctionnelle, des communautés, des habitats, des paysages, des interactions inter et intra-spécifique, des réseaux trophiques, et ce dans les milieux les plus sauvages comme dans les milieux cultivés et urbanisés, de l'infiniment petit à l'infiniment grand (Prévot-Julliard et al. 2010) et il ne concerne pas uniquement la diversité biologique actuelle mais est aussi les processus de diversification (Maris 2007). De plus, la biodiversité ne fait pas plus juste état de la diversité de ces éléments du milieu, c'est aussi un slogan, un cri d'alerte à

l'attention des politiques et du public, elle porte en elle à la fois son déclin et sa menace et à la fois la nécessité de sa gestion, de sa prise en main (Micoud 2005; Le Guyader 2008; Blandin 2009; Mauz and Granjou 2010). Pour une étude sur la construction de la biodiversité comme problème politique et scientifique depuis l'apparition du terme dans les années 1980, voir l'article de Mauz and Granjou (2010).

Entretien semi-directif : Dans un entretien semi-directif, l'enquêteur prépare une grille d'entretien* en fonction de ses problématique et adaptée à son interviewé, mais il n'a pas d'ordre prédéterminé pour poser ses questions : les questions s'inscrivent dans le fil discursif de l'interviewé, qui est laissé libre de structurer lui-même sa pensée. L'enquêteur pourra être amené à poser, en fonction du discours de l'enquêté, des questions non prévues initialement, et/ou à ne pas poser certaines questions initialement envisagées. L'entretien reste toutefois subordonné à l'objectif de recherche de l'enquêteur, qui pourra intervenir pour ramener l'enquêté sur le sujet en cas de digression trop longue et/ou trop éloigné du thème qui intéresse le chercheur.

Environnement. Environnement est un terme très polysémique. Nous retenons pour la **biologie**, l'environnement comme un synonyme de milieu, qu'il soit naturel, semi-naturel ou anthropisé et en **sociologie**, l'environnement comme l'ensemble de liens d'interdépendance entre une société et son milieu biophysique (Picon 2012).

Espace public : Un espace public peut être défini comme un lieu où les individus ou collectifs discutent de problèmes publics. Toutefois un espace public est diversifié et fragmenté. Il comprend plusieurs arènes publiques* dans lesquelles les idées sont véhiculées et les débats organisés par différents acteurs.

Génotype : Constitution allélique d'un individu par un ou plusieurs caractères (Campbell et al. 2007).

Grille d'entretien : La grille d'entretien est la liste des questions que le chercheur souhaite poser en entretien, ordonnées autour de quelques grands thèmes (entre 3 et 5 en général pour un entretien semi-directif).

Hybride / hybridation : **En biologie**, l'hybridation est le croisement entre deux individus différant par un ou plusieurs caractères héréditaires. **En sociologie** des sciences, et plus particulièrement pour les sociologues du Centre de Sociologie de l'Innovation, la notion d'hybride désigne l'imbrication totale de la nature, de la technique et du social. La « réalité » est hybride, faite d'un entrelacement fin de multiples composants, d'associations d'entités hétérogènes, de processus de traduction, de construction de réseaux plus ou moins solides, plus ou moins étendus (Latour and Biezunski 2005; Latour 2008; Latour 2010).

Indigène : taxon qui est issu de la zone géographique considérée et qui s'y est naturellement développé sans contribution humaine, ou taxon qui est arrivé là sans intervention humaine (intentionnelle ou non) à partir d'une zone dans laquelle il est indigène (Gargominy et al. 2014). Sont regroupés sous ce statut tous les taxons catégorisés « natif » ou « autochtone».

Invasibility : La susceptibilité d'un environnement à la colonisation et l'établissement d'individus d'espèces ne faisant actuellement pas partie de la communauté résidente. Les études portant sur l'invasibility tentent de répondre à la question : Qu'est ce qui détermine

la fragilité d'une communauté ou d'un habitat pour l'établissement et l'expansion de nouvelles espèces ? (Alpert et al. 2000; Davis et al. 2005)

Invasiveness : L'état ou la qualité d'une espèce la conduisant à être invasive (dans le sens de capacité à s'étendre géographiquement, de manière relative et absolue par rapport aux autres espèces avec qui elle est co-occurrente). Les études portant sur l'invasiveness tentent de répondre à la question : quels sont les traits biologiques permettent à une espèce d'envahir un habitat ? (Alpert et al. 2000)

Naturalisée / Naturalisation. **En biologie**, une espèce naturalisée est une espèce capable de se reproduire seule, sans l'intervention de l'homme. **En sociologie,** la « naturalisation » est à l'œuvre dès lors qu'est transgressé *« le précepte de Marx interdisant d'éterniser dans une nature le produit d'une histoire ou le précepte de Durkheim exigeant que le social soit expliqué par le social et par le social seulement* » (Bourdieu et al. [1968] 2005). La naturalisation se manifeste, par exemple, dans la prétention à rendre compte des écarts observés entre pratiques masculines et féminines en les attribuant à des invariants « naturels ». Or, comme l'écrivent (Bourdieu and Passeron [1964] 1994) « *il n'y a jamais lieu d'être certain du caractère naturel des inégalités que l'on constate entre les hommes dans une situation sociale donnée* […] *tant qu'on n'a pas exploré toutes les voies par où agissent les facteurs sociaux d'inégalité* ». Le concept de « naturalisation » est considéré en sociologie comme un danger freinant la révélation des facteurs, sociaux, à l'origine des inégalités sociales.

Phénotype : Ensemble des caractères physiques et physiologiques d'un individu déterminé par son patrimoine génétique.

Plasticité phénotypique : La plasticité phénotypique est la propriété d'un génotype* à produire différents phénotypes* en réponse à différentes conditions environnementales (Pigliucci 2005). Un haut niveau de plasticité, et potentiellement son évolution au cours du processus invasif sont des phénomènes impliqués dans l'expansion géographique de certaines espèces.

Polyploïdie : Taxon (individu, population ou espèce) possédant, dans les espèces où la diploïdie est la condition normale, un multiple supérieur à deux de lots haploïdes de chromosomes (Campbell et al. 2007).

Population. **En biologie** : groupe localisé d'individus appartenant à la même espèce biologique, capables de se reproduire entre eux et d'engendrer des descendants fertiles (Campbell et al. 2007). **En sociologie** : un ensemble d'individus d'un pays formant une catégorie sociale, culturelle ou ethnique particulière.

Publicisation / publiciser : Publiciser est l'action de rendre public, de faire savoir à la société. On peut parler d'un évènement publicisé, soit porté à la connaissance du public, ou dans notre cas, d'un statut publicisé.

Traits biologiques (ou traits d'histoire de vie) : les traits biologiques d'une espèce sont des descripteurs biologiques et comportementaux quantitatifs (liés à stratégie de reproduction, stratégie d'alimentation, croissance, etc.). Ils sont le produit de la sélection naturelle.

BIBLIOGRAPHIE

A

Abric J.-C. (2003) L'approche structurale des représentations sociales : développements récents. Psychologie et Société, 4: 81–103.

Abric J.-C. (2011) Pratiques sociales et représentations. Presses universitaires de France, Paris.

Adrian M. (1904) L'ajonc et la mélasse. In: Revue du service de l'intendance militaire, Henri Charles-Lavauzelle. Editeur militaire, Paris, France, 107–130

Aikio S., Duncan R.P., Hulme P.E. (2010) Herbarium records identify the role of long-distance spread in the spatial distribution of alien plants in New Zealand. Journal of Biogeography, 37: 1740–175

Akrich M., Callon M., Latour B. (1988) A quoi tient le succès des innovations? 1: L'art de l'intéressement; 2: Le choix des porte-parole. In: Gérer et comprendre. Annales des mines, 4–17

Akrich M., Callon M., Latour B. (2006) Sociologie de la traduction: textes fondateurs. L'Ecole des mines de Paris, Paris.

Aléssio F., Bourse L., Dominguez P. (2008) « Approcher la nature : regards disciplinaires croisés »: Compte rendu de journées doctorales (Marseille, 13-14 juin 2007). Natures Sciences Sociétés 16:373–375.

Allan E., Pannell J.R. (2009) Rapid divergence in physiological and life-history traits between northern and southern populations of the British introduced neo-species, *Senecio squalidus*. Oikos, 118:1053–1061.

Alpert P., Bone E., Holzapfel C. (2000) Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. Perspective in Plant Ecology, Evolution and Systematics 3: 52–66.

Alpert P. (2006) The advantages and disadvantages of being introduced. Biological Invasions 8: 1523–1534.

Amaranta C. (2009) Le risque instrumentalisé ? Expertise scientifique et légitimité citoyenne : le cas de l'assainissement de la décharge industrielle de Bonfol en Suisse. VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement.

Amoreux P.J. (1787) Mémoire sur les haies. Cruchet, Paris, France.

Antoine A. (1999) L'élevage en France, XVIe-XVIIIe siècles. In: La terre et les paysans. Productions et exploitations agricoles aux XVIIe-XVIIIe siècles en France et en Angleterre. Presses de l'Université de Paris-Sorbonne, Paris, France.,

Aragón R., Morales JM (2003) Species composition and invasion in NW Argentinian secondary forests: Effects of land use history, environment and landscape. Journal of Vegetation Science 14: 195–204.

Arrow K.J. (1974) The limits of organization. Norton, New York.

Asconit Pareto (2011) Etude de vulnérabilité aux changements climatiques. Evaluation qualitiative. 167 pages.

Aslan C.E., Sikes B.A., Gedan K.B. (2015) Research on mutualisms between native and non-native partners can contribute critical ecological insights. NeoBiota 26: 39–54.

Aspe C., Genin D. (2014) À chacun sa biodiversité.

Atlan A., Barat M., Legionnet A.S., Parize L., Tarayre M. (2010) Genetic variation in flowering phenology and avoidance of seed predation in native populations of Ulex europaeus. Journal of Evolutionary Biology 23:362–371.

Atlan A. Darrot C. (2012) Les invasions biologiques entre écologie et science sociale: quelles spécificités pour l'outre-mer français ? Revue d'écologie, Terre et vie. Supplément 11: 101–111.

Atlan A., Hornoy B., Delerue F., Gonzalez M., Pierre J.-S., Tarayre M. (2015a) Phenotypic Plasticity in Reproductive Traits of the Perennial Shrub Ulex europaeus in Response to Shading: A Multi-Year Monitoring of Cultivated Clones. PLoS ONE

Atlan A., Schermann-Legionnet A., Udo N., Tarayre M. (2015b) Self-Incompatibility in Ulex europaeus : Variations in Native and Invaded Regions. International Journal of Plant Sciences 176: 515–524.

Atlan A., Udo N., Hornoy B., Darrot C. (2015c) Evolution of the uses of gorse in native and invaded regions: What impacts on the dynamics and management ? Revue d'écologie, Terre et vie. Supplément 12.

Aubertin C., Pinton F., Rodary E. (2006) Les aires protégées, zones d'expérimentation du développement durable : recueil des contributions. In: Séminaire de Clôture de l'ATI.Action Transdépartementale Incitative Aires Protégées, Arvieux (FRA), 2006/11/28-30. IRD, Orléans,

Augusseau X., Bonin M., Queste J., Dare W., Antona M. (2012) Adaptations locales de dispositifs agrienvironnementaux français et européens dans deux départements d'Outre-mer français : la Réunion et la Guadeloupe. VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement.

Augusto L., Crampon N., Saur E., Bakker M.R., Pellerin S., de Lavaissiere C.,Trichet P. (2005) High rates of nitrogen fixation of Ulex species in the understory of maritime pine stands and the potential effect of phosphorus fertilization. Canadian Journal of Forest Research, 35: 1183–1192.

Aung T., Koike F. (2015) Identification of invasion status using a habitat invasibility assessment model: The case of Prosopis species in the dry zone of Myanmar. Journal of Aric Environments 120: 87–94.

B

Babou I. (2015) Patrimonialisation et politiques de la nature : le parc national de La Réunion. VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement.

Backer C.A. (1963) Flora of Java (Spermatophytes only). Groningen

Bagge M.L.S. (2014) Valuable ally or invading army? The ambivalence of gorse in New Zealand, 1835-1900. Environment and Nature in New Zealand, 9.

Baillargeon N. (2006) Petit cours d'autodéfense intellectuelle. Lux, Montréal.

Bais H.P. (2003) Allelopathy and Exotic Plant Invasion: From Molecules and Genes to Species Interactions. Science 301:1377–1380.

Bajot M.-L. (1832) Annales maritimes et coloniales. Parties non officielles. Imprimerie Royale, Paris, France.

Baker H.G. (1974) The Evolution of Weeds. Annual Review of Ecology and Systematics, 5: 1–24.

Bakker H. (1955) Self-compatibility and establishment after "longdistance" dispersal. Evolution 9: 347–349.

Bakker H. (1974) The evolution of weeds. Annual Review of Ecology, Evolution and Systemics 7: 1–24.

Bakker H., Stebbins G.L. (1965) The Genetics of Colonizing Species. Academic Press, New York, New York, USA.

Barat M. (2007) Interactions plante-insecte, spécialisation et invasion biologique: écologi évolutive des ajoncs (genre Ulex) et de leurs charançons spécifiques (genre *Exapion*) en Bretagne. Université Rennes 1

Barbault R., Atramentowicz M. (2010) Les invasions biologiques, une question de natures et de sociétés. Éd. Quae, Versailles

Barbé M., Fenton N.J., Lavergne C., Le Péchon T., Baider C., Gigord L. (2015) Changes in lowland dry-forest native and alien plant communities on Réunion Island (Indian Ocean) over 16 years. Botany 93: 843–857.

Barbet-Massin V., Grimaud P., Michon A., Thomas P. (2003) Guide technique pour la création, la gestion et valorisation des prairies à la Réunion. 97 p.

Barbour M.G. (1995) Ecological fragmentation in the Fifties. In: Cronnon W (ed) Uncommon ground: Toward reinventing nature. W.W. Norton, New York, pp 233–255

Baret S., Rouget M., Richardson D.M., Lavergne C., Egoh B., Dupont J., Strasberg D. (2006) Current distribution and potential extent of the most invasive alien plant species on La Reunion (Indian Ocean, Mascarene islands). Austral Ecology 31: 747–758.

Barral J.A. (1860) Journal d'agriculture pratique. Librairie agricole de la maison rustique

Barrett S.C.H., Colautti R.I., Eckert C.G. (2008) Plant reproductive systems and evolution during biological invasion. Molecular Ecology 17: 373–383.

Barrett S.C.H. (2015) Foundations of invasion genetics: the Baker and Stebbins legacy. Molecular Ecology 24: 1927–1941.

Bartuszevige A., Gorchov D., Raab L. (2006) The relative importance of landscape and community features in the invasion of an exotic shrub in a fragmented landscape. Ecography 29: 213–222.

Baskin C.C., Baskin J.M. (1998) Chapter 8 - Causes of Within-Species Variations in Seed Dormancy and Germination Characteristics. Seeds (ed. by C.C. Baskin and J.M. Baskin), pp. 181–237. Academic Press, San Diego.

Bathie H.P. de la (1928) Les Pestes végétales à Madagascar. Revue de botanique appliquée et d'agriculture coloniale 8: 36–43.

Bayliss H, Stewart G, Wilcox A, Randall N (2013) A perceived gap between invasive species research and stakeholder priorities. NeoBiota 19: 67–82.

Beaulieu F. de, Pouëdras L. (2014) La mémoire des landes de Bretagne. Morlaix, Skol Vreizh, 175 p.

Beest M., Roux J.J.L., Richardson D.M., Brysting A.K., Suda J., Kubešová M., Pyšek P. (2011) The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions. Annals of Botany, 27 p.

Beisel J.-N., Lévêque C. (2010) Introductions d'espèces dans les milieux aquatiques. Quae, Versailles

Bélanger L., Mercier J. (2006) Auteurs et textes classiques de la théorie des organisations. Presses Université Laval,

Beller W., d'Ayala P., Hein P. (eds) (1990) Sustainble development and environmental management of small islands. UNESCO, Paris

Beltran J. (2011) Détermination des enjeux patrimoniaux par rapport à l'envahissement de l'ajonc d'Europe et propositions de mesures conservatoires sur le massif du Piton de la Fournaise (La Réunion). Parc National de La Réunion et Université d'Avignon. 45p.

Beltran J., Pausé J.-M. (2012) Détermination des enjeux patrimoniaux du massif du Piton de la Fournaise (La Réunion) et propositions de mesures conservatoires par rapport à l'invasion d'une espèce exotique envahissante: l'Ajonc d'Europe (Ulex europaeus). Parc National de La Réunion et Université d'Avignon. 29 p.

Benda P. (1956) - Recherche d'un équilibre sylvo-pastoral à La Réunion. Revue agricole de l'île de La Réunion 56-57: 141–146.

Ben-David J. (1971) The Scientist's Role in Society: a Comparative View. Prentice-Hall, New York

Beniamino M. (1999) De l'interprétation publique de la réalité à l'Ile de la Réunion. Journal des anthropologues. Association française des anthropologues, 115–137.

Benoist J. (1984) Paysans de La Réunion. Presses Universitaires d'Aix-Marseille,

Benoit G. (1991) Les Hauts de La Réunion. La difficile mise en valeur d'une montagne tropicale. Bois et Forêts des Tropiques 229 : 43–50.

Bergandi D., Blandin P. (2012) De la protection de la nature au développement durable : Genèse d'un oxymore éthique et politique. Revue d'histoire des sciences, Tome 65, 103–142.

Bergandi D. (2013) L'Impartialité Engagée : Objectivité Scientifique Et Engagement Moral. In: Byk (ed) Les scientifiques doivent-ils être responsables ? Fondements, enjeux et évolution normative. Les Études Hospitalières, 137–154

Bernardina S.D. (2010) Les invasions biologiques sous le regard des sciences de l'homme. Synthèses, 65–108.

Berthelot J.-M. (2002) Pour un programme sociologique non réductionniste en étude des sciences. Revue européenne de sciences sociales XL-124 : 233–251.

Berthelot J.-M. (2005) La construction de la sociologie. Presses universitaires de France, Paris

Bertile W. (1973) Unknown. Centre universitaire de la Réunion, Service des publications

Bertile W. (1978) Les Hauts de La Réunion. Etude géographique. Géographie 15–66.

Bertrand F., Richard E. (2011) Adaptation des territoires insulaires : éléments de réflexion à partir de deux îles françaises (Ré et la Réunion). VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement.

Billaud J.-P. (2003) De l'objet d'interdisciplinarité à l'interdisiplinarité des objets. Natures Sciences Sociétés 11: 29–36.

Billaud J.-P. (2009) La sociologie rurale et la question territoriale: de l'évitement à la réhabilitation. Etudes Rurales 1: 113–128.

Billaud J.-P. (2012) Sociologie rurale et environnement : renouveau ou dépassement ? 99–112.

Billaud J.-P., Hubert B. (2006) Interdisciplinarité et production de connaissances : quelles recherches voulons-nous ? Natures Sciences Sociétés 14: 233–234.

Bingelli P. (2001) The human dimensions of invasive woody plants. In: The great reshuffling: human dimensions of invasive alien species. Jeffrey A. McNeely, pp 145–159

Bingelli P., Hall J.B., Healey J.R. (1998) An overview of invasive woody plants in the tropics. University of Wales, Bangor

Bixio A. (1841) Journal d'agriculture pratique et de jardinage. Maison Rustique, Paris

Blache J. (1949) - L'Ile de la Réunion. Jeunesse et archaïsmes. Revue de géographie alpine 37: 553–586.

Blackburn T.M., Essl F., Evans T., Hulme P.E., Jeschke J.M., Kühn I., Kumschick S. *et al.* (2014) A Unified Classification of Alien Species Based on the Magnitude of their Environmental Impacts. PLoS Biology

Blackburn T.M., Pyšek 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 and Evolution 26: 333–339.

Blair A.C., Wolfe L.M. (2004) The evolution of an invasive plant: an experimental study with Silene latifolia. Ecology 85: 3035–3042.

Blandin P. (2009) De la protection de la nature au pilotage de la biodiversité: conférence-débat organisée par le groupe Sciences en questions, Paris, INRA, 4 octobre 2007. Éd. Quae, Versailles.

Blanfort V. (1996) Agroécologie des pâturages d'altitude à l'île de La Réunion. Pratiques d'éleveurs et durabilité des ressources herbagères dans un milieu à fortes contraintes. Université de Paris-sud, UFR Scientifique d'Orsay et CIRAD-EMVT, Paris.

Blossey B., Notzold R. (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. Journal of Ecology 83(5): 887–889.

Blumenthal D.M., Hufbauer R.A. (2007) Increased plant size in exotic populations: a common-garden test with 14 invasive species. Ecology 88: 2758–2765.

Bois Joli Potier H. (1871) Mémoire sur la colonisation de la Plaine des Cafres. La Réunion, 15 p.

Boissard C., Cao X.-L., Juan C.-Y., Hewitt C.N., Gallagher M. (2001) Seasonal variations in VOC emission rates from gorse (Ulex europaeus). Atmospheric Environment 35: 917–927.

Boltanski L., Thévenot L. (1991) De la justification: les économies de la grandeur, Nachdr. Gallimard, Paris

Bonner F.T. (2008) Seed biology. Woody-plant seed manual.

Bonneuil C., Fressoz J.-B. (2013) L'évènement anthropocène, la Terre, l'histoire et nous. Paris, Editions du Seuil, 304 p.

Bonniol J.-L., Benoist J. (1994) Un ordre étagé mis à bas. Contribution à une ethnologie des paysages à La Réunion, 237 p.

Boonman-Berson S., Turnhout E., van Tatenhove J. (2014) Invasive species: The categorization of wildlife in science, policy, and wildlife management. Land Use Policy 38: 204–212.

Borgmann K.L., Rodewald A.D. (2005) Forest Restoration in Urbanizing Landscapes: Interactions Between Land Uses and Exotic Shrubs. Restoration Ecology 13: 334–340.

Bory de Saint-Vincent J.B.G.M. (1804) Voyage dans les quatre principales îles des mers d'Afrique. Fait par ordre du gouvernement pendant les années neuf et dix de la République (1801 et 1802). Paris, Buisson, 477 p.

Bory de Saint-Vincent J.B.G.M. (1803) Essai sur les isles fortunées et l'antique Atlantide, ou Précis de l'Histoire générale de l'Archipel des Canaries. Beaudouin, Paris, France.

Bossdorf O., Auge H., Lafuma L., Rogers W.E., Siemann E., Prati D. (2005) Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. Oecologia 144: 1–11.

Boudes P. (2006) Les démarches des sociologies francophones de l'environnement : comment faire science avec la problématique environnementale ? VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement.

Boudes P. (2009) Simmel et l'approche sociologique de l'environnement. Émulations

Boudes P. (2012) La sociologie de l'environnement : objets et démarches. Québec, Presses de l'Universite Laval,

Boullet V., Françoise S. (2003) Synthèse floristique et patrimoniale des Hauts de l'Ouest. Conservatoire Botanique National de Mascarin, La Réunion

Bourde de la Rogerie H. (1998) Les bretons aux îles de France et de Bourbon (Maurice et la Réunion) aux XVIIe et XVIIIe siècles. Rennes, La Découvrance, 422 p.

Bourdieu P., Passeron J.-C. (1994) Les héritiers: les étudiants et la culture. Les Éditions de Minuit, Paris

Bourdieu P., Chamboredon J.-C., Passeron J.-C., Krais B. (2005) Le métier de sociologue: préalables épistémologiques, 5. éd. Mouton de Gruyter, Berlin

Bourlet Y. (1980) Les landes de Bretagne septentrionale. Etudes de biogéographie végétale. Norois 107:417–432.

Bréon N. (1825) Catalogue des plantes cultivées aux jardins botanique et de naturalisation de l'île Bourbon. Saint-Denis, Imprimerie du Gouvernement, 93 p.

Bretagnolle F., Thompson J.D., Lumaret R. (1995) The Influence of Seed Size Variation on Seed Germination and Seedling Vigour in Diploid and Tetraploid Dactylis glomerata L. Annals of Botany 76:607–615.

Britton N.L. (1918) Flora of Bermuda. C. Scribner's sons, New York

BRL Ingénierie, Département de La Réunion (2000) Le coteau de Brèdes - diagnostic écologique. 42 p.

Bronwyn S. (2005) The Temporal Effects of Ulex Europaeus on Soil Properties, and Modeling Impact of Invasive Species with Respect to Time. University of Washington

Brooks W.R., Jordan R.C. (2013) Propagule pressure and native species richness effects drive invasibility in tropical dry forest seedling layers. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 15: 162–170.

Brown J.H. (1989) Patterns, modes and extents of invasions by vertebrate. In: Drake JA (ed) Biological invasions, a global perspective. Wiley, New York, pp 85–109

Brown J.H., Sax D.F. (2005) Biological invasions and scientific objectivity: Reply to Cassey *et al.* (2005). Austral Ecology 30: 481–483.

Brown P., Daigneault A. (2014) Cost–benefit analysis of managing the invasive African tulip tree (Spathodea campanulata) in the Pacific. Environmental Science Policy 39:65–76.

Brun E., Betsch J.-M., Blandin P., Humbert G., Lefeuvre J.C., Marinval M.C. (2007) Postures des scientifiques et interdisciplinarité dans le champ de l'environnement. Natures Sciences Sociétés 15: 177–185.

Brunzel S., Fischer S.F., Schneider J., Jetzkowitz J., Brandl R. (2009) Neo- and archaeophytes respond more strongly than natives to socio-economic mobility and disturbance patterns along an urban–rural gradient. Journal of Biogeography, 36: 835–844.

Buckley Y.M., Downey P., Fowler S.V., Hill R., Memmot J., Norambuena H., Pitcairn M., Shaw R., Sheppard A.W., Winks C., Wittenberg R., Rees M. (2003) Are invasives bigger? A global study of seed size variation in two invasive shrubs. Ecology 84: 1434–1440.

Bühler È.A., Cavaillé F., Gambino M. (2006) Dossier Interdisciplinarité. Le jeune chercheur et l'interdisciplinarité en sciences sociales: Des pratiques remises en question. Natures Sciences Sociétés 14: 392–398.

Burdick A. (2005) The Truth About Invasive Species | DiscoverMagazine.com. In: Discov. Mag. http://discovermagazine.com/2005/may/cover. Accessed 31 Aug 2015

Butcher J.A., Collier B.A., Silvy N.J., Roberson J.A., Mason C.D., Peterson M.J. (2014) Spatial and temporal patterns of range expansion of white-winged doves in the USA from 1979 to 2007. Journal of Biogeography, 41: 1947–1956.

Buttel (2002) Environmental sociology and the classical sociology tradition: some observations on current controversies. In: Sociological Theory and the Environment: Classical Foundations, Contemporary Insights. Rowman & Littlefield, pp 35–50

C

Cadet T. (1974) Etude de la végétation des Hautes Altitudes de l'île de La Réunion (Océan Indien). Vegetatio 29: 121–130.

Cadet T. (1977) La Végétation de l'île de La Réunion: étude phytoécologique et phytosociologique. Aix-Marseille, Université Aix-Marseille 3.

Callaway R.M., Ridenour W.M. (2004) Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. Frontiers in Ecology and the Environment 2: 436–443.

Callon M. (ed) (1989) La science et ses réseaux: genèse et circulation des faits scientifiques. La Découverte, Paris

Callon M., Lascoumes P., Barthe Y. (2001) Agir dans un monde incertain: essai sur la démocratie technique. Editions du Seuil, Paris

Callon M., Latour B. (1991) La science telle qu'elle se fait: anthologie de la sociologie des sciences de langue anglaise. La Découverte, Paris

Callon M. (1986) Éléments pour une sociologie de la traduction. La domestication des coquilles Saint-Jacques et des marins-pêcheurs dans la baie de Saint-Brieuc». L'Année sociologique 169–208.

Calvel E. (1809) Mémoire sur l'Ajonc ou Genêt épineux, considéré sous le rapport de fourrage, de l'amendement des terres stériles et de supplément au bois. Marchant

Calvez M. (1989) L'invention de la forêt de Brocéliande. In: Du rural à l'environnement. La question de la nature aujourd'hui, A.R.F. Edition / L'harmattan. pp 36–41

Calvez M. (2010) Druides, fées et chevaliers dans la forêt de Brocéliande.

Campbell NA, Reece JB, Lachaîne R, Bosset M (2007) Biologie. Pearson education France, Paris

Candau J, Lewis N. (2012) Introduction. In: Manuel de sociologie de l'environnement. pp 13–31

Candau J., Deldreve V., Deuffic P. (2015) Agriculteurs, pêcheurs et forestiers face à l'impératif environnemental. Activités professionnelles à l'épreuve de l'environnement, 93–113.

Carayol M. (1984) Atlas linguistique et ethnographique de la Réunion. Editions du Centre national de la recherche scientifique, Paris

Catford J.A., Jansson R., Nilsson C. (2009) Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. Diversy and Distribution 15: 22–40.

Cefaï D. (2007) Pourquoi se mobilise-t-on: les théories de l'action collective. Découverte : M.A.U.S.S, Paris

Cervera J.C., Parra-Tabla V. (2009) Seed germination and seedling survival traits of invasive and non-invasive congeneric Ruellia species (Acanthaceae) in Yucatan, Mexico. Plant Ecology 205: 285–293.

Channg Yok H. (1992) Etat des lieux de la végétation de Maido. Université de La Réunion, La Réunion

Charles L., Kalaora B. (2003) Sociologie et environnement en france. Ecology & Politique 1(27): 31–57.

Charvolin F. (2003) L'invention de l'environnement en France: chroniques anthropologiques d'une institutionnalisation. La Découverte, Paris

Chaudenson R. (1980) Encyclopédie de La Réunion, tome 3, la vie rurale. Saint-Denis (La Réunion), Robert Chaudenson, 145 p.

Chauvel B., Dessaint F., Cardinal-Legrand C., Bretagnolle F. (2006) The historical spread of Ambrosia artemisiifolia L. in France from herbarium records. Journal of Biogeography 33: 665–673.

Chérubini B. (1996) Le monde rural à La Réunion. Mutations foncières, mutations paysagères. L'Harmattan, Paris.

Chérubini B. (2006) Le paysan réunionnais et les plantes envahissantes : un partenariat à construire au sein des politiques environnementales. In Auclair L., Aspe C., Beaudot P. Du nord au Sud : le recours à l'environnement, le retour des paysans ? Editions Edisud (Aix-en-Provence) ; IRD (Paris), pp.199-216.

Chevalier A. (1941) Les Ulex comme engrais verts et plantes fourragères. Revue de Botanique Appliquée et d'Agriculture Coloniale 239-240 : 407–425.

Chlous F. (2014) L'invasion biologique de la crépidule : une question sociale ? L'ethnologue dans la tourmente. ethnographiques.org.

Chrobock T., Kempel A., Fischer M., van Kleunen M. (2011) Introduction bias: Cultivated alien plant species germinate faster and more abundantly than native species in Switzerland. Basic and Applied Ecology 12: 244–250.

Chytrý M., Maskell L.C., Pino J., Pyšek P., Vilà M., Font X., Smart S.M. (2008) Habitat invasions by alien plants: a quantitative comparison among Mediterranean, subcontinental and oceanic regions of Europe. Journal of Applied Ecology 45: 448–458.

Claeys C. (2010) Les « bonnes » et les « mauvaises » proliférantes. Éditions de l'EHESS. Etudes Rurales 185 : 101–118.

Claeys C., Sirost O. (2010) Proliférantes natures. Etudes Rurales 185: 9–22.

Claeys C., Thiann-Bo Morel M. (2015) L'apport de la sociologie à l'analyse des invasions biologiques: retour d'expériences et pistes de recherches pour dépasser déceptions méthodologiques et irritations épistémologiques. Revue d'écologie, Terre et vie. Supplément 12.

Claeys C., Sérandour J. (2009) Ce que le moustique nous apprend sur le dualisme anthropocentrisme/biocentrisme : perspective interdisciplinaire sociologie/biologie. Natures Sciences Sociétés 17: 136–144.

Claeys-Mekdade C., Pivot A. (2005) Cécilia Claeys-Mekdade, une sociologue face à l'interdisciplinarité: éloge du doute méthodologique - Propos recueillis par Agnès Pivot. Natures Sciences Sociétés 13:5.

Claeys-Mekdade C., Nicolas L. (2009) Le moustique fauteur de troubles. Ethnologie française, 39 : 109–116.

Clément E. (1856) Ajonc. Nouveau Dictionnaire Pratique de Médecine, de Chirurgie et d'Hygiène vétérinaires. 294–298.

Clements D.R., Peterson D.J., Prasad R. (2001) The biology of Canadian weeds. *Ulex europaeus*. Canadian Journal of Plant Science 81: 325–337.

Colautti R.I., Grigorovich I.A., MacIsaac H.J. (2006) Propagule Pressure: A Null Model for Biological Invasions. Biological Invasions 8: 1023–1037.

Colautti R.I., MacIsaac H.J. (2004) A neutral terminology to define "invasive" species. Diversy and Distribution 10: 135–141.

Colautti R.I., Ricciardi A., Grigorovich I.A., MacIsaac H.J. (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? Ecology Letters 7: 721–733.

Colette Y. (2001) Île de La Réunion paysages et identité. Océan, Saint-André (La Réunion).

Coreau A., Nowak C., Mermet L. (2013) L'expertise pour les politiques nationales de biodiversité en France : quelles stratégies face aux mutations en cours ? VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement.

Cottet M., Piola F., Lay Y.-F.L., Rouifed S., Rivière-Honegger A. (2015) How Environmental Managers Perceive and Approach the Issue of Invasive Species: The Case of Japanese Knotweed S.l. (Rhône River, France). Biological Invasions 1–21.

Cowley J.M. (1983) Life cycle of Apion ulicis (Coleoptera: Apionidae), and gorse seed attack around Auckland, New Zealand. New Zealand Journal of Zoology 10: 83–85.

Creuchet B., De fürst X., Madigner M.-L., Lafitte J.-J., Sauvage P. (2012) Rapport de la mission d'appui, suite aux incendies de forêt de la Réunion. 82 p.

Crévelier J.-J. (1896) Les dernières Brandes Confolentaises. In: La revue scientifique du Limousin. Limoges, France,

Cronk Q.C., Fuller J.L. (2014) Plant invaders: the threat to natural ecosystems. Routledge

Crooks J.A., Suarez A.V. (2006) Hyperconnectivity, invasive species, and the breakdown of barriers to dispersal. In: Crooks KR, Sanjayan M (eds) Connectivity conservation, Cambridge University Press, Cambridge, UK., pp 451–478

Crozier M., Friedberg E. (1977) L'acteur et le système les contraintes de l'action collective. Éd. du Seuil, Paris.

Cyathea, Conseil Régional (2009) Station d'observation de l'atmosphère du Maïdo. Dossier de Demande de dérogation our la destruction, l'altération, ou la dégradation de sites de reproduction ou d'aires de repos d'espèces animales protégées.

Cyathea (2011) Etude test du guide d'évaluation économique des programmes de lutte contre les EEE à La Réunion. 141.

D

D'Andrea L., Broennimann O., Kozlowski G., Guisan A., Morin X., Keller-Senften J., Felber F. (2009) Climate change, anthropogenic disturbance and the northward range expansion of *Lactuca serriola* (Asteraceae). Journal of Biogeography 36: 1573–1587.

Dalama M.-G. (2006) L'île de la Réunion et le tourisme : d'une île de la désunion à la Réunion des Hauts et Bas. L'Espace Géographique 34: 342–349.

Dallimore W. (1919) The Falkland Islands. Forestry. Tussock Grass.

Dalling J.W., Davis A.S., Schutte B.J., Elizabeth Arnold A. (2011) Seed survival in soil: interacting effects of predation, dormancy and the soil microbial community: Seed survival in soil. Journal of Ecology, 99, 89–95.

Damschen E.I., Haddad N.M., Orrock J.L., Tewksbury J.T., Levey D.J. (2006) Corridors Increase Plant Species Richness at Large Scales. Science 313: 1284–1286.

Darrot C. (2005) Enquête ethnologique relative à la haie et au bocage dans le Pays de Rennes. Ecomusée du Pays de Rennes, Rennes, France

Darrot C., Beuret J.-E. (2010) L'ajonc d'Europe en Bretagne. Agrocampus ouest. 58 p.

Darwin C. (1839) Voyages of the Adventure and Beagle. London, UK.

Davidson A.M., Jennions M., Nicotra A.B. (2011) Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. Ecology Letters 14: 419–431.

Davies J., Ireson J., Allen G. (2008) The phenology and impact of the gorse seed weevil, *Exapion ulicis*, on gorse, Ulex europaeus, in Tasmania. Biological Control 45: 85–92.

Davis M., Thompson K., Grime J.P. (2001) Charles S. Elton and the Dissociation of Invasion Ecology from the Rest of Ecologyof invasion ecology from the rest of ecology. Diversy and Distributions 7: 97–102.

Davis M.A., Thompson K, Philip Grime J (2005) Invasibility: the local mechanism driving community assembly and species diversity. Ecography 28: 696–704.

Davis, M.A. (2009) Invasion Biology. Oxford ; New York: Oxford University Press.

Davis M.A. (2013) Invasive Plants and Animal Species: Threats to Ecosystem Services. In: Pielke RA (ed) Climate Vulnerability. Academic Press, Oxford, pp 51–59

Daws M.I., Hall J., Flynn S., Pritchard H.W. (2007) Do invasive species have bigger seeds? Evidence from intra- and inter-specific comparisons. South African Journal of Botany 73: 138–143.

Dawson G.M. (1890) Gorse or Furze. In: Science. p 291

De la Boëssiere (1840) Séance du 5 août. In: Annale de l'agriculture française. Imprimerie Bouchard-Huzard., Paris, France, p 256

Debeaux O. (1894) Flore de la Kabylie du Djurdjura, ou catalogue méthodique et raisonné de toutes les plantes vasculaires et spontanées observées jusqu'à ce jour dans cette contrée. Klincksieck P., Paris, France.

Defos de Rau J. (1960) L'île de la Réunion: étude de géographie humaine. Bordeaux, Institut de géographie, Faculté des lettres, 320 p.

DeGasperis B.G., Motzkin G. (2007) Windows of opportunity: historical and ecological controls on Berberis thunbergii invasions. Ecology 88: 3115–3125.

Delcour D. (1993) Des hommes et un volcan: vivre à La Réunion sur le Piton de la Fournaise. Edition Delcour, Saint-Cyr-les-Lecques

Deléage E. (2005) Mouvements paysans dans l'altermondialisation: Le cas de l'agriculture durable en France. Anthropologie Sociétés 29: 77.

Deléage J.-P. (2010) Histoire de l'écologie: Une science de l'homme et de la nature. La Découverte.

Delerue F. (2013) Dynamique de population d'une légumineuse du sous-bois de la forêt landaise (*Ulex europaeus*) dans le cadre de la sylviculture du pin maritime : proposition d'un modèle conceptuel. Bordeaux 1

Delerue F., Gonzalez M., Atlan A., Pellerin S., Augusto L. (2013) Plasticity of reproductive allocation of a woody species (Ulex europaeus) in response to variation in resource availability. Annals of Forest Science 70: 219–228.

Delerue F., Gonzalez M., Atlan A., Pellerin S., Augusto L. (2014) Pre-dispersal seed predation of gorse (*Ulex europaeus*) along gradients of light and plant density. New Zealand Journal of Ecology, 268–278.

Delerue F., Gonzalez M., Michalet R., Pellerin S., Augusto L. (2015) Weak Evidence of Regeneration Habitat but Strong Evidence of Regeneration Niche for a Leguminous Shrub. PLOS ONE

Delgado J.A., Serrano J.M., López F., Acosta F.J. (2001) Heat shock, mass-dependent germination, and seed yield as related components of fitness in *Cistus ladanifer*. Environmental and Experimental Botany 46: 11–20.

Delisle F., Lavoie C., Jean M., Lachance D. (2003) Reconstructing the spread of invasive plants: taking into account biases associated with herbarium specimens. Journal of Biogeography 30: 1033–1042.

Deloughrey E. (2004) Island Ecologies and Caribbean Literatures1. Tijdschrift voor economische en sociale geografie 95: 298–310.

Despommiers M. (1770) L'art de s'enrichir promptement par l'agriculture, prouvé par des expériences. Guillyn, Paris, France

Desrez A. (1842) Agriculture: Ajonc. In: Journal des Connaissances Utiles, Administration et rédaction des connaissances utiles. Paris, France, pp 7–9

Deuffic P. (2012) Produire et discuter des normes environnementales : écologues et forestiers face à la biodiversité associée au bois mort. Bordeaux 2

Di Castri F. (1985) « Quelques considérations sur l'organisation de la recherche interdisciplinaire sur l'environnement ». In: « Recherches sur l'environnement rural – Bilan et perspective ». PIREN du CNRS, Paris

Di Piazza A. (1995) Les paysagistes océaniens : de la socialisation de la nature. Milieux, sociétés et archéologues (ed. by A. Marliac), pp. 23–33. ORSTOM, Paris.

Didham R., Tylianakis J., Gemmell N., Rand T., Ewers R. (2007) Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. Trends in Ecology & Evolution 22(9): 489–496.

Dodet M., Collet C. (2012) When should exotic forest plantation tree species be considered as an invasive threat and how should we treat them? Biological Invasions 14: 1765–1778.

Domènech R., Vilà M., Pino J., Gesti J. (2005) Historical land-use legacy and Cortaderia selloana invasion in the Mediterranean region. Global Change Biology 11: 1054–1064.

Donnat O. (2011) "Pratiques culturelle des Français": une enquête de marginal-sécant, au croisement de la sociologie de la culture, des médias et des loisirs. Le fil de l'esprit - Augustin Girad, un parcours entre recherche et action pp. 93–112. La documentation française,

Donohue K., Rubio de Casas R., Burghardt L., Kovach K., Willis C.G. (2010) Germination, Postgermination Adaptation, and Species Ecological Ranges. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 41: 293–319.

Du Y., Huang Z. (2008) Effects of seed mass and emergence time on seedling performance in Castanopsis chinensis. Forest Ecology and Management 255: 2495–2501.

Duchemin E. (2005) Catherine Aubertin (dir.), Représenter la nature? ONG et biodiversité.

Duhamel du Monceau H.L. (1761) Traité de la culture des terres. Paris, France.

Dupé S. (2015) Séparer les moustiques des humains à La Réunion. Co-production d'un nouvel ordre socio-naturel en contexte post-colonial. Thèse de doctorat. Université de La Réunion – Muséum National d'Histoire Naturelle. 485 p.

Dupont J. (1988) Notre Dame de la Paix. Inventaire des ZNIEFF

Dupont J. (1990a) Dimitile Nord. Inventaire des ZNIEFF.

Dupont J. (1990b) Plaine des Cafres Nord. Inventaire des ZNIEFF.

Dupont J. (1992) Forêt Durieux. Inventaire des ZNIEFF.

Dupont J. (1999) Hauts de la Plaine des Palmistes - Piton de l'Eau. Inventaire des ZNIEFF.

Dupont J. (2000a) Planèze du Grand Bénard. Inventaire des ZNIEFF.

Dupont J. (2000b) Rempart Ouest de la Rivière des Remparts. Inventaire des ZNIEFF.

Dupont J. (2000c) Rempart ouest de Mafate. Inventaire des ZNIEFF.

Dutoit T, Jäger M, Gerbaud E, Poschlod P (2003) Rôle des ovins dans le transport de graines d'espèces messicoles : le cas d'une exploitation agricole du Parc Naturel Régional du Lubéron. Courrier scientifique du Parc naturel régional du Lubéron, n°7, p. 68-75

E

E.D. (1896) Le Pavé. Revue agricole de l'île de La Réunion.

Easton L.C., Kleindorfer S. (2009) Effects of salinity levels and seed mass on germination in Australian species of Frankenia L. (Frankeniaceae). Environmental and Experimental Botany 65: 345–352.

Ebeling S.K., Stöcklin J., Hensen I., Auge H. (2011) Multiple common garden experiments suggest lack of local adaptation in an invasive ornamental plant. Journal of Plant Ecology 4: 209–220.

Egley G.H. (1989) Water-impermeable seed coverings as barriers to germination. Recent Advances in the Development and Germination of Seeds pp. 207–223.

Ehrenfeld J.G. (2010) Ecosystem Consequences of Biological Invasions. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 41: 59–80.

El-Keblawy A., Abdelfatah M.A. (2014) Impacts of native and invasive exotic Prosopis congeners on soil properties and associated flora in the arid United Arab Emirates. Journal of Arid Environments 100–101: 1–8.

Elton C (1958) The Ecology of Invasions by Animals and Plants. Methuen, London

Emery S.M. (2007) Limiting similarity between invaders and dominant species in herbaceous plant communities? Journal of Ecology 95: 1027–1035.

Erfmeier A., Bruelheide H. (2005) Invasive and native Rhododendron ponticum populations: is there evidence for genotypic differences in germination and growth? Ecography 28: 417–428.

Ewart A., Tovey J. (1909) The Weeds, Poison Plants and Naturalized Aliens of Victoria. Melbourne, Australia.

F

Facon B., Genton B.J., Shykoff J., Jarne P., Estoup A., David P. (2006) A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. Trends in Ecology & Evolution 21: 130–135.

Fall J.J., Matthey L. (2011) De plantes dignes et d'invasions barbares : Les sociétés au miroir du végétal. VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement.

FAO (2011) Gestion des plantations sur dunes. Document de travail sur les forêts et la Foresterie en zones arides, No.3.

Fenesi A., Botta-Dukát Z. (2012) Phenotypic divergences induced by different residence time in invasive common ragweeds. Journal of Plant Ecology 5: 174–181.

Figier J., Souleres O. (1991) Le problème des exotiques envahissantes. Bois et Forêts des Tropiques, 31–34.

Flory S.L., Clay K. (2009) Effects of roads and forest successional age on experimental plant invasions. Biological Conservation 142: 2531–2537.

Flory S.L., Long F., Clay K. (2011) Invasive Microstegium populations consistently outperform native range populations across diverse environments. Ecology 92: 2248–2257.

Foley M.E. (2001) Seed dormancy: an update on terminology, physiological genetics, and quantitative trait loci regulating germinability. Weed Science 49: 305–317.

Fontaine N. (1988) La Normandie en Réunion – La colonisation de la Plaine des Palmistes et de la Plaine des Cafres de 1848 à 1872. Mémoire de maitrise d'Histoire, Université de La Réunion

Forgeard F. (1987) Les incendies dans les landes bretonnes : caracteristiques et consequences sur la vegetation et le sol. Rennes 1,

Forster G. (1777) A voyage round the world. London, UK.

Fox-Keller E. (1991) Language and ideology in evolutionary theory: Reading cultural norms into natural law. In: Sheehan JJ, Sosna M (eds) The boundaries of humanity: Humans, animals, machines. University of California Press, Berkeley, pp 85–102

Furt J.-M., Maupertuis M.A. (2013) Développement touristique insulaire et qualité de vie des résidents : une analyse critique des indicateurs de tourisme durable. Études Caribéennes.

G

Gammans N., Bullock J.M., Gibbons H., Schönrogge K. (2006) Reaction of mutualistic and granivorous ants to ulex elaiosome chemicals. Journal of Chemical Ecology 32: 1935–1947.

Gardarin A., Dürr C., Colbach N. (2011) Prediction of germination rates of weed species: Relationships between germination speed parameters and species traits. Ecological Modelling 222: 626–636.

Gargominy O., Tercerie S., Régnier C., Ramage T., Schoelinck C., Dupont P., Vandel E., Daszkiewicz P., Poncet L. (2014) TAXREF v8. 0, référentiel taxonomique pour la France: Méthodologie, mise en oeuvre et diffusion. Rapport SPN, 42, 2014.

Gautier G., Triolo J. (2008) Les plantes exotiques envahissantes en forêt: connaître et endiguer la menace. Rendez-vous technique, 3–10.

Gavier-Pizarro G.I., Radeloff V.C., Stewart S.I., Huebner C.D., Keuler N.S. (2010) Rural housing is related to plant invasions in forests of southern Wisconsin, USA. Landscape Ecology 25: 1505–1518.

Gay C. (1846) Historia fisica y politica de Chile. Botanica., Paris, France

Gehu-Franck J. (1974) Contribution à l'étude auto- et synécologique de l'ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*). Université de Pharmacie de Lille II, Lille.

Génot, J.-C., Terrasson M.C. (2008). La nature malade de la gestion. Paris: Le Sang de la Terre.

Gerini, Christian. "L'interdisciplinarité Entre Sciences Dures et Sciences Humaines Comme Retour Salvateur Vers Un état Ontologique Aboli Par La Spécialisation." A La Croisée Des Sciences: Pratiquer et Comprendre L'interdisciplinarité, Aix En Provence, MMSH, 16-17 Septembre 2004, 2005.

Ghasarian C. (2008) La Réunion: acculturation, créolisation et réinventions culturelles. In: Anthropologies de La Réunion. Archives contemporaines, Paris, pp 235–251

Gildenhuys E., Ellis A., Carroll S., Le Roux J. (2013) The ecology, biogeography, history and future of two globally important weeds: *Cardiospermum halicacabum* Linn. and *C. grandiflorum* Sw. NeoBiota 19: 45–65.

Giorgis D. (2015) Enquête Monde : Les statuts de l'ajonc dans le monde.

Giraudon D. (2008) L'ajonc sur le bout de la lande. In: La lande: un paysage au gré des hommes. Centre de Recherche Bretonne et Celtique/Parc naturel régional d'Armorique, pp 167–179

Girel J. (2006) Quand le passé éclaire le présent: écologie et histoire du paysage. Géocarrefour 81: 249–264.

Godard O. (2013) La relation interdisciplinaire : problèmes et stratégies. In: Jollivet M (ed) Sciences de la nature, sciences de la société : Les passeurs de frontières. CNRS Éditions, Paris, pp 427–456

Godoy O., Valladares F., Castro-Díez P. (2012) The relative importance for plant invasiveness of trait means, and their plasticity and integration in a multivariate framework. New Phytologist 195: 912–922.

Gombaud S. (2007) Iles, insularité et îléité Le relativisme dans l'étude des espaces archipélagiques. Université de la Réunion

Gonzalez M., Mathieu A., Augusto L., Gire C., Bakker M.R., Budynek A. (2010) Gorse seed bank variability in maritime pine stands. Seed Science Research 20(1): 31-38.

Goodwin B.J., McAllister A.J., Fahrig L. (1999) Predicting invasivness of plant species basd on biological information. Conservation Biology 13: 422–426.

Gouldthorpe J., Austen L., Moore J., Poulish G., Sandiford L., Ireson J., Laird A., Hurley H., Williams S., Dean V. (2006) Gorse national best practice manual: managing gorse (*Ulex europaeus* L.) in Australia. Dept. of Primary Industries and Water, New Town, Tas.

Goyet P. (1983) Guide touristique de La Réunion.

Gramaglia C. (2010) Les goélands leucophée sont-ils trop nombreux ? Etudes rurales 185: 133–148.

Granjou C., Mauz I. (2011) L'équipement du travail de production de données en écologie. Revue d'anthropologie des connaissances 5(2): 287–301.

Granjou C. (2003) L'expertise scientifique à destination politique. Cahiers internationaux de sociologie, 114: 175–183.

Granovetter M.S. (2000) Le marché autrement: les réseaux dans l'économie. Desclée de Brouwer, Paris.

Griffith A.B., Andonian K., Weiss C.P., Loik M.E. (2014) Variation in phenotypic plasticity for native and invasive populations of Bromus tectorum. Biological Invasions 16: 2627–2638.

Guellec A. (1992) L'aménagement des Hauts à la Réunion. Annales de Géographie 101:1–27.

Guerrini M.-C., Muxart T. (1989) Dur ! Dur ! La polysémie des concepts dans l'entreprise interdisciplinaire. In: Du rural à l'environnement. La question de la nature aujourd'hui, A.R.F. Editions / L'harmattan. pp 71–80

Guggisberg A., Welk E., Sforza R., Horvath D.P., Anderson J.V., Foley M.E., Rieseberg L.H. (2012) Invasion history of North American Canada thistle, Cirsium arvense. Journal of Biogeography 39: 1919–1931.

Guo Q., Rejmanek M., Wen J. (2012) Geographical, socioeconomic, and ecological determinants of exotic plant naturalization in the United States: insights and updates from improved data. NeoBiota 12: 41.

Gurevitch J., Fox G.A., Wardle G.M., Inderjit, Taub D. (2011) Emergent insights from the synthesis of conceptual frameworks for biological invasions. Ecology Letters 14: 407–418.

H

Hackwell K. (1980) Gorse: a helpful nurse plant for rengerating native forest. Forest and bird 13: 25–28.

Hahn M.A., Buckley Y.M., Müller-Schärer H. (2012) Increased population growth rate in invasive polyploid Centaurea stoebe in a common garden. Ecology Letters 15: 947–954.

Hahn M.A., van Kleunen M., Müller-Schärer H. (2012b) Increased Phenotypic Plasticity to Climate May Have Boosted the Invasion Success of Polyploid *Centaurea stoebe*. PLoS ONE

Hahn M.A., Lanz T., Fasel D., Müller-Schärer H. (2013) Increased seed survival and seedling emergence in a polyploid plant invader. American Journal of Botany 100: 1555–1561.

Hai-Quang H. 2008 – La Réunion (1882-1960) Histoire économique : Colonage, salariat et sous-développement. Paris, L'Harmattan, 370 p.

Hall S.J. (2009) Cultural Disturbances and Local Ecological Knowledge Mediate Cattail (Typha domingensis) Invasion in Lake Pátzcuaro, México. Human Ecology 37: 241–249.

Hanens Y. (1937) L'élevage rationnel dans l'île de La Réunion. Congrès de chimie industrielle 17: 1049–1057.

Hao J.H., Qiang S., Chrobock T., Kleunen M. van, Liu Q.Q. (2010) A test of baker's law: breeding systems of invasive species of Asteraceae in China. Biological Invasions 13: 571–580.

Hargreaves R.P. (1965) Farm Fences in Pioneer New Zealand. New Zealand Geographic 21: 144–155.

Harper J.L., Lovell P.H., Moore K.G. (1970) The shapes and sizes of seeds. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 1: 327–356.

Harris C.J., Murray B.R., Hose G.C., Hamilton M.A. (2007) Introduction history and invasion success in exotic vines introduced to Australia: Exotic vines in Australia. Diversity and Distributions 13: 467–475.

Harris R.J., Toft R.J., Dugdale J.S., Williams P.A., Rees J.S. (2004) Insect assemblages in a native (kanuka – *Kunzea ericoides*) and an invasive (gorse – *Ulex europaeus*) shrubland. New Zealand Journal of Ecology 28: 35–47.

Hassenteufel P. (2011) Sociologie de l'action publique. Armand Colin

Haudricourt A.-G. (1962) Domestication des animaux, culture des plantes et traitement d'autrui. L'Homme 2: 40–50.

Haukka A.K., Dreyer L.L., Esler K.J. (2013) Effect of soil type and climatic conditions on the growth and flowering phenology of three *Oxalis* species in the Western Cape, South Africa. South African Journal of Botany 88: 152–163.

Hayes K.R., Barry S.C. (2007) Are there any consistent predictors of invasion success? Biological Invasions 10: 483–506.

Head L., Muir P. (2004) Nativeness, Invasiveness, and Nation in Australian Plants. Geographical Review 94: 199–217.

Hefferman K.E. (1998) Managing invasive alien plant in natural areas, parks and small woodlands. Natural heritage Technical Report 98-25. 17 p.

Heger T., Wolf-Christian S., Trepl L. (2013) What biological invasions "are"is a matter of perspective. Journal of Nature Conservation 21: 93–96.

Hely C., Forgeard F. (1998) Hétérogénéité d'une lande haute à *Ulex europaeus* en relation avec la propagation du feu (Bretagne, France). Canadian journal of botany 76: 804–817.

Henderson S., Dawson T.P., Whittaker R.J. (2006) Progress in invasive plants research. Progress in Physical Geography 30: 25–46.

Henery M.L., Bowman G., Mráz P., Treier U.A., Gex-Fabry E., Schaffner U., Müller-Schärer H. (2010) Evidence for a combination of pre-adapted traits and rapid adaptive change in the invasive plant Centaurea stoebe. Journal of Ecology 98: 800–813.

Herrera A.M., Carruthers R.I., Mills N.J. (2011) Introduced populations of Genista monspessulana (French broom) are more dense and produce a greater seed rain in California, USA, than native populations in the Mediterranean Basin of Europe. Biological Invasions 13: 369–380.

Hervieu B., Purseigle F. (2013) Sociologie des mondes agricoles, Armand Colin. Paris, France.

Héry M.L. (1883) Fables créoles et explorations dans l'intérieur de l'île Bourbon. Paris.

Heuzé G (1856) Plantes fourragères. Cours d'agriculture pratique. Librairie agricole de la maison rustique, Paris, France

Hierro J.L., Eren Ö., Khetsuriani L., Diaconu A., Török K., Montesinos D., Andonian K., Kikodze D., Janoian L., Villarreal D., Estanga-Mollica M.E., Callaway R.M. (2009) Germination responses of an invasive species in native and non-native ranges. Oikos 118: 529–538.

Hierro J.L., Eren Ö., Villarreal D., Chiuffo M.C. (2013) Non-native conditions favor non-native populations of invasive plant: demographic consequences of seed size variation? Oikos 122: 583–590.

Hierro J.L., Maron J.L., Callaway R.M. 2005 - A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. Journal of Ecology 93: 5–15.

Hierro J.L., Villarreal D., Eren Ö., Graham J.M., Callaway R.M. (2006) Disturbance Facilitates Invasion: The Effects Are Stronger Abroad than at Home. The American Naturalist 168: 144–156.

Hilgartner S., Bosk C.L. (1988) The rise and fall of social problems: a public arenas model. The American Journal of Sociology 94: 53–78.

Hill D.D. (1955) Gorse control. Agricultural Experiment Station, Oregon State College, Corvallis, USA.

Hill R.L., Sandrey R.A. (1986) The costs and benefits of gorse. Proceedings, New Zealand Weed and Pest Control Conference, 70–73.

Hill R.L., Gourlay A.H., Martin L. (1991) Seasonal and geographic variation in the predation of gorse seed, Ulex europaeus L, by the seed weevil Apion ulicis Forst. New Zealand Journal of Zoology 18: 37–43.

Hill R.L., Gourlay A.H., Lee W.G., Wilson J.B. (1996) Dispersal of seeds under isolated gorse plants and the impact of seed-feeding insects. 114–118. In: Proceedings of the New Zealand plant protection conference. New Zealand plant protection society inc, pp 114–118

Hill R.L., Gourlay A.H., Fowler S.V. (2000) The biological control program against gorse in New Zealand. In: Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds, University of Bozeman.

Hill R.L., Gourlay A.H., Barker R.J. (2001) Survival of *Ulex europaeus* seeds in the soil at three sites in New Zealand. New Zealand Journal of Botany 39: 235–244.

Hill R.L., J. Ireson, A. W. Sheppard, A. H. Gourlay, H. Norambuena, G. P. Markin, R. Kwong, and E. M. Coombs. 2008 - A Global View of the Future for Biological Control of Gorse, Ulex Europaeus L. in Proceedings of the XII International Symposium on Biological Control of Weeds, pp 680–686. La Grande Motte, France.

Hivert J. (2003) Plantes exotiques envahissantes. Etat des méthodes de lutte mises en oeuvre par l'Office National des Forêts à La Réunion. 324 p.

Hoareau S., Gris C. (1982) La Réunion, guide pratique.

Hoareau V., Garnier D. (2005) Forêt départemento-domaniale de la Plaine des Cafres et du Piton de l'Eau (7210 ha). 8 p.

Hodgins K.A., Rieseberg L. (2011) Genetic differentiation in life-history traits of introduced and native common ragweed (Ambrosia artemisiifolia) populations. Journal of Evolutionary Biology 24: 2731–2749.

Holm, L.G., Doll, J., Holm, E., Pancho, J., Herberger, J. (1997) World Weeds: Natural Histories and Distributions. New York, NY, USA, John Wiley and Sons, Inc

Horn K.J., Nettles R., Clair S.B.S. (2015) Germination response to temperature and moisture to predict distributions of the invasive grass red brome and wildfire. Biological Invasions 17: 1849–1857.

Hornoy B., Tarayre M., Hervé M., Gigord L., Atlan A. (2011) Invasive Plants and Enemy Release: Evolution of Trait Means and Trait Correlations in *Ulex europaeus*. PLoS ONE

Hornoy B. (2012) Processus évolutifs contribuant au succès envahissant de l'ajonc d'Europe, *Ulex europaeus*. Rennes, Université Rennes 1

Hornoy B., Atlan A., Tarayre M., Dugravot S., Wink M. (2012) Alkaloid concentration of the invasive plant species *Ulex europaeus* in relation to geographic origin and herbivory. Naturwissenschaften, 99: 883–892.

Hornoy B., Atlan A., Roussel V., Buckley Y.M., Tarayre M. (2013a) Two colonisation stages generate two different patterns of genetic diversity within native and invasive ranges of *Ulex europaeus*. Heredity 111: 355–363.

Hornoy B., Tarayre M., Pierre J.-S., Atlan A. (2013b) Oviposition Decision of the Weevil *Exapion ulicis* on *Ulex europaeus* Depends on External and Internal Pod Cues. Diversity 5: 734–749.

Howkins C. (1997) Heathland Harvest. Chris Howkins, Addlestone, Surrey, UK.

Huiskes A.H.L., Gremmen N.J.M., Bergstrom D.M., Frenot Y., Hughes K.A., Imura S., Kiefer K., *et al.* (2014) Aliens in Antarctica: Assessing transfer of plant propagules by human visitors to reduce invasion risk. Biological Conservation 171: 278–284.

Humair F., Edwards P.J., Siegrist M., Kueffer C. (2014) Understanding misunderstandings in invasion science: why experts don't agree on common concepts and risk assessments. NeoBiota 20: 1–30.

I

Ibáñez I., Silander Jr J.A., Allen J.M., Treanor S.A., Wilson A. (2009) Identifying hotspots for plant invasions and forecasting focal points of further spread. Journal of Applied Ecology 46: 1219–1228.

IGN (1957) Carte définitive de l'île de La Réunion.

Inderjit, Seastedt T.R., Callaway R.M., Pollock J.L., Kaur J. (2008) Allelopathy and plant invasions: traditional, congeneric, and bio-geographical approaches. Biological Invasions 10: 875–890.

Institut de recherche scientifique de Madagascar (1956) Mémoire de l'institut scientifique de Madagascar : Entomologie. ORSTOM

Isern T.D. (2007) A good servant but a tyrannous master: gorse in New Zealand. The Social Science Journal 44: 179–186.

Ivens G.W. (1978) Some aspects of seed ecology of gorse. Proceedings of the 31st New Zealand Weed and Pest Control Conference 31: 53–57.

Ivens G.W. (1979) Effect os sprays on gorse regrowth at different growth stages. Proceedings of the New Zealand Weed and Pest Control Conference 32: 303–306.

Ivens G.W. (1982) Seasonal germination and etablishment of gorse. 35th New Zealand Weed and Pest Control Conference, 152–156.

Iwersen W. (2007) La Réunion les 52 plus belles randonnées entre mer et montagne. Ed. Rother, Munich

J

Jacob de Cordemoy C (2004) Itinéraire d'un voyage au volcan en 1862. In: Album de l'île de La Réunion. Intégralité de textes et d'illustrations d'après l'édition originale en 4 volumes de 1878-1883, Orphie. Roussin A., Espagne, p 570

Jacob de Cordemoy E. (1895) Flore de l'île de La Réunion (Phanérogames, Cryptogames vasculaires, Muscinées) avec l'indication des propriétés économiques, et industrielles des plantes. Librairie médicale et scientifique Jacques Lechevalier, Paris.

Jäger H., Kowarik I., Tye A. (2009) Destruction without extinction: long-term impacts of an invasive tree species on Galápagos highland vegetation. Journal of Ecology 97: 1252–1263.

Jahangir Alam M. (2012) Invasive plant management in complex social landscapes: a case study in coastal New South Wales in Australia. University of Wollongong

Jakobs G., Kueffer C., Daehler C.C. (2010) Introduced weed richness across altitudinal gradients in Hawai'i: humps, humans and water-energy dynamics. Biological Invasions 12: 4019–4031.

Jarnoux P. (2008) La lande: un paysage au gré des hommes : actes du colloque international de Châteaulin, 15-17 février 2007. Parc naturel régional d'Armorique ; Centre de recherche bretonne et celtique, Université de Bretagne occidentale, Le Faou; Brest

Jauni M., Ramula S. (2015) Meta-analysis on the effects of exotic plants on the fitness of native plants. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 17: 412–420.

Javelle A., Kalaora B., Decocq G. (2006) Les aspects sociaux d'une invasion biologique en forêt domaniale de Compiègne : la construction sociale de *Prunus serotina*. Natures Sciences Sociétés 14: 278–285.

Javelle A., Kalaora B., Decocq G. (2010) De la validité d'une invasion biologique : *Prunus serotina* en forêt de compiègne.

Jobert B., Muller P. (1987) L'État en action. Politiques publiques et corporatismes. Presses universitaires de France, Paris

Jodelet D. (2003) Les représentations sociales. Presses Universitaire de France, Paris.

Johnstone I.M. (1986) Plant Invasion Windows: A Time-Based Classification of Invasion Potential. Biological Reviews 61: 369–394.

Jollivet M. (1992) Sciences de la nature, sciences de la société: les passeurs de frontières. CNRS éd., Paris

Jollivet M., Pavé A. (1993) L'environnement : un champ de recherches en formation. Natures Sciences Sociétés 1: 6–20.

Jordaan L.A., Downs C.T. (2012) Comparison of germination rates and fruit traits of indigenous Solanum giganteum and invasive Solanum mauritianum in South Africa. South African Journal of Botany, 80: 13–20.

Joshi A.A., Mudappa D., Raman T.R.S. (2009) Brewing trouble: coffee invasion in relation to edges and forest structure in tropical rainforest fragments of the Western Ghats, India. Biological Invasions 11: 2387–2400.

Joshi J., Vrieling K. (2005) The enemy release and EICA hypothesis revisited: incorporating the fundamental difference between specialist and generalist herbivores: Evolutionary change in invasive ragwort. Ecology Letters 8: 704–714.

Jurado E., Flores J. (2005) Is seed dormancy under environmental control or bound to plant traits? Journal of Vegetation Science 16: 559–564.

K

Kalberg S. (2002) Introduction. Recherches, 31–52.

Karaki T., Watanabe Y., Kondo T., Koike T. (2012) Strophiole of seeds of the black locust acts as a water gap: water gap of black locust seed. Plant Species Biology 27: 226–232.

Keane R.M., Crawley M.J. (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. Trends in Ecology and Evolution 17: 164–170.

Keller S.R., Taylor D.R. 2008 - History, chance and adaptation during biological invasion: separating stochastic phenotypic evolution from response to selection. Ecology Letters 11: 852–866.

Kendle A.D., Rose J.E. (2000) The aliens have landed! What are the justifications for "native only" policies in landscape plantings? Landscape and Urban Planning 47: 19–31.

Kinchy A.J., Kleinman D.L. (2003) Organizing Credibility Discursive and Organizational Orthodoxy on the Borders of Ecology and Politics. Social Studies of Science 33: 869–896.

Kiss L., Béres I. (2006) - Anthropogenic factors behind the recent population expansion of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) in Eastern Europe: is there a correlation with political transitions? Journal of Biogeography 33: 2156–2157.

Klepeis P., Gill N., Chisholm L. (2009) Emerging amenity landscapes: invasive weeds and land subdivision in rural Australia. Land Use Policy 26: 380–392.

Knop E., Reusser N. (2012) Jack-of-all-trades: phenotypic plasticity facilitates the invasion of an alien slug species. Proceedings of the Royal Society B 279: 4668–4676.

Kolar C.S., Lodge D.M. (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. Trends in Ecology and Evolution 16 : 199–204.

Kopp A. (1937) Economie des plantes à parfum à La Réunion. Congrés de Chimie Industrielle 17: 759–762.

Kudoh H., Nakayama M., Lihová J., Marhold K. (2007) Does invasion involve alternation of germination requirements? A comparative study between native and introduced strains of an annual Brassicaceae, Cardamine hirsuta. Ecological Research 22: 869–875.

Kueffer C., Vos P. (2003) Woody invasive species in the western indian ocean: a regional assessment. Proceedings of the Regional Workshop on Invasive Alien Species and Terrestrial Ecosystem

Rehabilitation in Western Indian Ocean Island States. Seychelles - 13th to 17th october 2003, 22–33.

Kueffer C., Hadorn G.H., Bammer G., van Kerkhoff L., Pohl C. (2007) Towards a publication culture in transdisciplinary research. Gaia 16: 22–26.

Kueffer C., Daehler C.C., Torres-Santana C.W., Lavergne C., Meyer J.-Y., Otto R., Silva L. (2010) A global comparison of plant invasions on oceanic islands. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 12 : 145–161.

Kueffer C., Beaver K., Mougal J. (2013) Case Study: Management of Novel Ecosystems in the Seychelles. Novel Ecosystems (ed. by R.J. Hobbs, E.S. Higgs, and C.M. Hall), pp. 228–238. John Wiley & Sons, Ltd,

Kueffer C., Kull C.A. (2015) non-native species and the aesthetics of nature.

Kuhman T.R., Pearson S.M., Turner M.G. (2010) Effects of land-use history and the contemporary landscape on non-native plant invasion at local and regional scales in the forest-dominated southern Appalachians. Landscape Ecology 25: 1433–1445.

Kühn I., Kowarik I., Kollmann J., Starfinger U., Bacher S., Blackburn T., Bustamante R., Celesti-Grapow L., Chytrý M., Colautti R., Essl F., Foxcroft L., Gollasch S., García-Berthou E., Hierro J., Hufbauer R., Hulme P., Jarošik V., Jeschke J., Karrer G., Mack R., Molofsky J., Murray B., Nentwig W., Osborne B., Pyšek P., Rabitsch W., Rejmanek M., Roques A., Shaw R., Sol D., van Kleunen M., Vilà M., von der Lippe M., Wolfe L., Penev L. (2011) Open minded and open access: introducing NeoBiota, a new peer-reviewed journal of biological invasions. NeoBiota 9: 1–12.

Kuhn T.S. (1972) La structure des révolutions scientifiques. Flammarion, Paris.

Kull C.A., Tassin J., Carrière S.M. (2015) Approaching invasive species in Madagascar. Madagascar Conservation & Development 9: 60–70.

Kumschick S., Bacher S., Dawson W., Heikkilä J., Sendek A., Pluess T., Robinson T., Kühn I. (2012) A conceptual framework for prioritization of invasive alien species for management according to their impact. NeoBiota 15:69–100.

Kundel G. (1976) Biogeography and Ecology in the Canary Islands.

L

Lacerda D.R., Lemos Filho J.P., Goulart M.F., Ribeiro R.A., Lovato M.B. (2004) Seed-dormancy variation in natural populations of two tropical leguminous tree species: Senna multijuga (Caesalpinoideae) and Plathymenia reticulata (Mimosoideae). Seed Science Research 14: 127–135.

Lach D., List P., Steel B., Shindler B. (2003) Advocacy and Credibility of Ecological Scientists in Resource Decisionmaking: A Regional Study. BioScience 53: 170.

Lamarque L.J., Lortie C.J., Porté A.J., Delzon S. (2014) Genetic differentiation and phenotypic plasticity in life-history traits between native and introduced populations of invasive maple trees. Biological Invasions 17: 1109–1122.

Larrère R., Nougarède O., Poupardin D. (1992) Deux gestionnaires pour une forêt: de la tactique au débat de fond. Annales du Parc National des Cévennes 5: 161–187.

Larrère C & Larrère R. (1997). Du bon usage de la nature pour une philosophie de l'environnement. Paris: Flammarion.

Larrère R., Lizet B., Berlan-Darqué M. (2009) Histoire des parcs nationaux: comment prendre soin de la nature. Editions Quae

Larrère R., Larrère C. (2009) Du "principe de naturalité" à la "gestion de la diversité biologique." In: Histoire des parcs nationaux : comment prendre soin de la nature ?, Quae. Raphael Larrère (Coordinateur), Bernadette Lizet (Coordinateur), Martine Berlan-Darqué (Coordinateur), Versailles, France,

Larrère C. (2010) "Les éthiques Environnementales." Natures Sciences Sociétés 18(4): 405–13.

Larrère R., Larrère C. (2012) Hypermodernité et sociocentrisme, pp.53–59In Barbier R. *et al.* (dir.) Manuel de sociologie de l'environnement, Presse de l'Université Laval

Larrue S. (2008) Les plantes envahissantes en Polynésie française : un exemple d'approche de la complexité en science de l'environnement. VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement

Larson B.M.H. (2007) An alien approach to invasive species: objectivity and society in invasion biology. Biological Invasions 9: 947–956.

Larson B.M.H. (2010) Reweaving narratives about humans and invasive species. Etudes Rurales 185: 25–38.

Lascoumes P., Le Bourhis J.-P. (1998) Le bien commun comme construit territorial. Identités d'action et procédures. Politix 11: 37–66.

Latour B. (2001) Le métier de chercheur, regard d'un anthropologue: une conférence-débat à l'INRA, Paris, le 22 septembre 1994, 2e éd. revue et corrigée. Institut National de la Recherche Agronomique, Paris

Latour B., Biezunski M. (2005) La science en action: introduction à la sociologie des sciences. Découverte / Poche, Paris

Latour B. (2008) Politiques de la nature: comment faire entrer les sciences en démocratie. La Découverte, Paris

Latour B. (2010) Nous n'avons jamais été modernes: essai d'anthropologie symétrique, Nachdr. Editions La Découverte, Paris

Latour B., Woolgar S. (2013) La vie de laboratoire: la production des faits scientifiques, Nachdr. La Découverte, Paris

Laurent P.J. (1990) Point sur les risques engendrés par l'introduction intempestive de Procambarus clarkii, l'Ecrevisse rouge des marais de Louisiane. Le Courrier de l'Environnement de l'INRA 7–10.

Lavaux C. (1998) La Réunion, du battant des lames au sommet des montagnes. Paris, Cormorans, 455p.

Lavergne C. (2008) Listes des taxons invasifs à La Réunion et échelle d'invasibilité. Conservatoire Botanique National de Mascarin, La Réunion

Lavergne R. (1978) Les Pestes végétales de l'île de La Réunion. Info-Nature 16: 9–60.

Lavergne R. (1980) Les "zépinards" du Maïdo et de la Plaine des Cafres, pp.199-205 in Lavergne, Fleurs de Bourbon tome 2, Sainte-Clothilde (La Réunion), Imprimerie Cazal.

Lavergne S., Molofsky J. (2007) Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass. Proceedings of the National Academy of Sciences 104: 3883–3888.

Lavoie C., Jodoin Y., De Merlis A.G. (2007) How did common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) spread in Québec? A historical analysis using herbarium record. Journal of Biogeography 34: 1751–1761.

Le Guyader H. (2008) La biodiversité: un concept flou ou une réalité scientifique ? Le Courrier de l'Environnement de l'INRA 7–26.

Le Petit Futé (2013) Réunion. Nouvelles éd. de l'Université, Paris.

Le Roux P.C., Ramaswiela T., Kalwij J.M., Shaw J.D., Ryan P.G., Treasure A.M., McClelland G.T.W., McGeoch M.A., Chown S.L. (2013) Human activities, propagule pressure and alien plants in the sub-Antarctic: Tests of generalities and evidence in support of management. Biological Conservation 161: 18–27.

Leblond M.-A., Martineau A. (1931) L'île de La Réunion.

Lechartier H. (2009) Historique de l'élevage à la Plaine des Cafres et dans les Hauts du massif du Piton de la Fournaise. Lycée agricole de Saint-Paul et Parc National de La Réunion. 21 p.

Lecouteux E. (1893) Prairies artificielles d'ajonc. In: Lecouteux E (ed) Journal d'agriculture pratique. Librairie agricole de la maison rustique, Paris, France, pp 155–158

Lee C.E. (2002) Evolutionary genetics of invasive species. Trends in Ecology & Evolution 17: 386–391.

Lee CE, Gelembiuk G.W. (2008) Evolutionary origins of invasive populations. Evolutionary Applications 1: 427–448.

Lee W.G., Allen R.B., Johnson P.N. (1986) Succession and dynamics of gorse (Ulex europaeus L.) communities in the dunedin ecological district South Island, New Zealand. New Zealand Journal of Botany 24: 279–292.

Lefeuvre J.-C. (1989) L'écologie ne peut plus être une réflexion sur la nature. In: Du rural à l'environnement. La question de la nature aujourd'hui, A.R.F. Editions / L'harmattan, pp 23–30

Leffler A.J., James J.J., Monaco T.A., Sheley R.L. (2014) A new perspective on trait differences between native and invasive exotic plants. Ecology 95: 298–305.

Leger E.A., Espeland E.K., Merrill K.R., Meyer S.E. (2009) Genetic variation and local adaptation at a cheatgrass (Bromus tectorum) invasion edge in western Nevada. Molecular Ecology 18: 4366–4379.

Lehébel-Péron A. (2014) Étude ethno-écologique de l'abeille noire cévenole élevée en rucher-tronc : Conservation et valorisation dans le cadre du développement durable. Thèse. Université Montpellier II

Leishman M.R., Haslehurst T., Ares A., Baruch Z. (2007) Leaf trait relationships of native and invasive plants: community- and global-scale comparisons. The New Phytologist 176: 635–643.

Leon O.A., Vargas Rios O. (2009) Caracterizacion espacial y conocimiento social de la invasion de retamo espinoso (Ulex europaeus) en la vereda El Hato (Localidad de Usme). In: Restauracion ecologica en zonas invadidas por retamo espinoso y plantaciones forestales de especies exoticas. O. Vargas Rios, O. Leon, A. Diaz Espinosa, Universidad Nacional de Colombia, pp 68–92

Leopold A. 1995 - Almanach d'un comté des sables. Aubier

Levain A. (2014) Faire face aux « marées vertes », penser les crises du vivant. ethnographiques.org.

Lévêque C. (2013) L'écologie est-elle encore scientifique ? Éd. Quae, Versailles

Lévêque C., Tabacchi É., Menozzi M.-J. (2012) Les espèces exotiques envahissantes, pour une remise en cause des paradigmes écologiques. Sciences, Eaux et Territoires 6: 2–9.

Lévi-Strauss C. 1962 - La pensée sauvage. Paris, Plon, 395 p.

Limbada F. (2015) Distribution et modélisation de la niche bioclimatique d'Ulex europaeus, espèce invasive à l'échelle mondiale. Agrocampus ouest, UMR ECOBIO, Rennes, France

Linton R. (1945) The Cultural Background of Personality. New York.

Liu H., Stiling P. (2006) Testing the enemy release hypothesis: a review and meta-analysis. Biological Invasions 8: 1535-1545.

Liu M. (1997) Fondements et pratiques de la recherche-action. Harmattan, Paris

Lizet B. (2009) Introduction. In: Histoire des parcs nationaux : comment prendre soin de la nature ?, Quae. Raphael Larrère (Coordinateur), Bernadette Lizet (Coordinateur), Martine Berlan-Darqué (Coordinateur), Versailles, France.

Lockwood J.L., Hoopes M.F., Marchetti M.P. (2007) Invasion ecology. Blackwell Pub, Malden, MA

Lonsdale W.M. (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. Ecology 80: 1522–1536.

Loudon J.C. (1826) An encyclopaedia of agriculture. London, UK.

Lougnon J. (1977a) L'I.G.N. et les épinards, pp. 133–135 in Lougnon, Quinze années d'actualité locales. La Réunion de 1960 à 1975, Saint-Denis, La Réunion, Imprimerie Cazal, diffusion Azalées éditions.

Lougnon J. (1977b) Nouvelles des Hauts - Maïdo 69, pp. 305–306 in Lougnon, Quinze années d'actualité locales. La Réunion de 1960 à 1975, Saint-Denis. La Réunion, Imprimerie Cazal, diffusion Azalées éditions.

Lougnon J. (1978) Du nouveau au Maïdo, pp. 7–9 in Lougnon, Quinze années d'actualité locales. La Réunion de 1960 à 1975, Saint-Denis, La Réunion, Imprimerie Cazal, diffusion Azalées éditions.

Low A.J. (1986) Tree planting in the Falkland Islands. Forestry 59–84.

Lowe S., Browne M., Boudjelas S., De Poorter M. (2000) 100 of the World's worst invasive alien species. A selection from the global invasive species database. In: Book 100 of the World's worst invasive alien species. A selection from the global invasive species database, The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN), Auckland, New Zealand,

Lucas A.T. (1960) Furze: A Survey and History of its Uses in Ireland. Stationary Office (for the National Museum of Ireland), Dublin, Ireland

Luginbühl Y. (1989) Sauvage - cultivé: l'odre social de l'harmonie des paysages. In: Du rural à l'environnement. La question de la nature aujourd'hui, A.R.F. Edition / L'harmattan. pp 42–49

Luginbühl Y. (1999) Sauvage - cultivé: l'odre social de l'harmonie des paysages. Boisements naturels des espaces agricoles, 25–29.

Luginbühl Y. (2008) Las representaciones del paisaje y sus evoluciones. 143–180.

Luque G.M., Bellard C., Bertelsmeier C., Bonnaud E., Genovesi P., Simberloff D., Courchamp F. (2014) The 100th of the world's worst invasive alien species. Biological Invasions 16: 981–985.

Lustenberger F. (2009) La divagation des bovins dans les Hauts de l'ouest de La Réunion. Etat des lieux, analyse et propositions d'actions. Parc National de La Réunion et AgroParisTech, La Réunion. 59 p.

M

Macdonald I.A.W., Thébaud C., Strahm W.A., Strasberg D. (1991) Effects of Alien Plant Invasions on Native Vegetation Remnants on La Réunion (Mascarene Islands, Indian Ocean). Environmental Conservation 18: 51–61.

Mack RN (1991) The commercial seed trade: An early disperser of weeds in the United States. Economic Botany 45: 257–273.

Mack R.N., Simberloff D., Lonsdale, Evans, Clout, Bazzaz (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. Ecological Applications 10: 698–710.

Mack R.N. (2001) Motivations and consequences of the human dispersal of plants. In: The great reshuffling: human dimensions of invasive alien species, UICN. Jeffrey A. McNeely, pp 23–34

Madigner M.-L. (2012) Reconstitution de la forêt des Hauts de l'ouest et valorisation des bois brûlés suite à l'incendie du Maïdo en 2011 dans l'île de la Réunion (rapport complémentaire à la mission d'appui n°11159). 15 p.

Magesan G.N., Wang H., Clinton P.W. (2012) Nitrogen cycling in gorse-dominated ecosystems in New Zealand. New Zealand Journal of Ecology 36: 21.

Maheu-Giroux M., Blois S. (2006) Landscape ecology of Phragmites australis invasion in networks of linear wetlands. Landscape Ecology 22: 285–301.

Mahy F. de (1891) Autour de l'île Bourbon et de Madagascar. Fragments de lettres familières. A. Lemerre, 290 p.

Mandák B., Pyšek P. (2001) Fruit Dispersal and Seed Banks in Atriplex sagittata: The Role of Heterocarpy. Journal of Ecology 89: 159–165.

Mandák B. (2003) Germination requirements of invasive and non-invasive Atriplex species: a comparative study. Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants 198: 45–54.

Mandret G. (2000) L'élevage bovin à la Réunion Synthèse de quinze ans de recherche. Quæ, Versailles.

Manganaro A. (1919) Leguminosas bonaerenses. In: Anales de la sociedad cientifica argentina. E. Carette, Buenos Aires, Argentina, pp 77–264

Manier D.J., Aldridge C.L., O'Donnell M., Schell S.J. (2014) Human Infrastructure and Invasive Plant Occurrence Across Rangelands of Southwestern Wyoming, USA. Rangeland Ecology Management 67: 160–172.

Marcelpoil E., Langlois L. (2006) Protection de l'environnement et développement touristique en station : du conflit à l'organisation des proximités. Développement Durable et Territoire (Économie Géographie Politique Droit Sociologie).

Maris V. (2007) La protection de la biodiversité: entre science, éthique et politique. Université de Montréal

Markin G.P., Lai P.-Y., Funusaki G. (1992) Status of biological control of weeds in Hawai'i and implications for managing native ecosystems. In: Stone C, Smith C, Tunison J (eds) Alien Plant Invasions in Native ecosystems of Hawai'i: Management and Research, Université Hawai Press. Honolulu, Hawaii,

Markin G.P., Yoshioka E.R., Conant P. (1996) Biological control of gorse in Hawaii. In: Proceedings of the XI International Symposium on Biological Control of Weeds. V.C Moran, J.H. Hoffman, Stellenbosch, South Africa, University of Cape Town, pp 371–375

Maron J., Vilà M., Bommarco R., Elmendorf S., Beardsley P. (2004) Rapid Evolution of an Invasive Plant. Ecological Monographs 74(2): 261–280.

Marsal P. (2002) Les invasions biologiques.

Marsh G.P. (1864) Man and nature or Physical geography as modified by human action. Charles Scribner &Co., New York

Marshall V.M., Lewis M.M., Ostendorf B. (2012) Buffel grass (Cenchrus ciliaris) as an invader and threat to biodiversity in arid environments: A review. Journal of Arid Environment 78: 1–12.

Mascaro J., Harris J.A., Lach L., Thompson A., Perring M.P., Richardson D.M., Ellis E.C. (2013) Origins of the novel ecosystems concept. Novel ecosystems: intervening in the new ecological world order. Wiley, Chichester, 45–57.

Mason R.A.B., Cooke J., Moles A.T., Leishman M.R. (2008) Reproductive output of invasive versus native plants. Global Ecology and Biogeography 17: 633–640.

Masutti C. (2006) Les faiseurs de pluie : l'écologie à l'ère de Franklin Roosevelt. Ecologie & Politique 33: 155–169.

Mathevet R., Thompson J., Delanoë O., Cheylan M., Gil-Fourrier C., Bonnin M. (2010) Dossier « Le réveil du dodo III » - La solidarité écologique : un nouveau concept pour une gestion intégrée des parcs nationaux et des territoires. Natures Sciences Sociétés 18: 424–433.

Mathieu N., Jollivet M. (1989) Du rural à l'environnement. La question de la nature aujourd'hui. ARF/ L'Harmattan. Paris

Matzek V. (2012) Trait values, not trait plasticity, best explain invasive species' performance in a changing environment. PLoS ONE.

Mauz I, Granjou C (2010) La construction de la biodiversité comme problème politique et scientifique, premiers résultats d'une enquête en cours. Sciences, Eaux et Territoires 3: 10–13.

May C.P., Verdat M. (1931) Colonies de l'Océan indien et de l'Océan pacifique. Société d'éditions Gćeographiques, Martimes et coloniales

McNeely J.A., IUCN--The World Conservation Union., Global Invasive Species Programme., IUCN Biodiversity Policy Coordination Division. (2001) The great reshuffling: human dimensions of invasive alien species. IUCN--The World Conservation Union, Gland, Switzerland

Méchin C. (2007) Une espèce jugée invasive dans l'espace français : le Grand Cormoran (Phalacrocorax carbo L.). Anthropozoologica 42: 105–120.

Méchin C., Wintz M. (2005) Enjeux sociaux, politiques et culturels de la présence du Grand Cormoran (Phalacrocorax carbo L.) dans le bassin rhénan et la zone des étangs lorrains.

Melbourne B.A., Cornell H.V., Davies K.F., Dugaw C.J., Elmendorf S., Freestone A.L., Hall R.J., *et al.* (2007) Invasion in a heterogeneous world: resistance, coexistence or hostile takeover?: Invasion in a heterogeneous world. Ecology Letters 10: 77–94.

Mendras H. (1967) La fin des paysans, 1992 reedition. Actes Sud, Arles, France.

Menozzi M.-J., Pellegrini P. (2012) La gestion des espèces exotiques envahissantes : de la recherche d'une solution technique à la construction d'un collectif. Sciences Eaux & Territoires 6: 106–113.

Menozzi M.-J. (2010) Comment catégoriser les espèces exotiques envahissantes. Éditions de l'EHESS

Merton R.K. (1968) Social Theory and Social Structure. Simon and Schuster,

Meyer J.-Y., Florence J. (1996) Tahiti's native flora endangered by the invasion of Miconia calvescens DC. (Melastomataceae). Journal of Biogeography 23: 775–781.

Micoud A. (2005) La biodiversité est-elle encore naturelle ? Ecologie & Politique 30: 17–25.

Micoud A., Bobbé S. (2006) Une gestion durable des espèces animales est-elle possible avec des catégories naturalisées ? Natures Sciences Sociétés, Supplément: 32–35.

Miège E. (1920) L'ajonc. Librairie agricole de la maison rustique. Paris, France

Migot P. (2006) « Gestions durables des espèces animales (mammifères, oiseaux) – Approches biologiques, juridiques et sociologiques »: Compte rendu de colloque (Paris, 15–17 novembre 2004). Natures Sciences Sociétés 14: S52–S59.

Mihulka S., Pyšek P., Martínková J. (2003) Invasiveness of Oenothera congeners in Europe related to their seed characteristics. Plant invasions: Ecological threats and management solutions pp. 213–225. Child L. E., Brock J. H., Brundu G., Prach K., Pyšek P., Wade M., Williamson M. (eds.), Leiden.

Milbau A., Stout J.C., Graae B.J., Nijs I. (2008) A hierarchical framework for integrating invasibility experiments incorporating different factors and spatial scales. Biological Invasions 11: 941–950.

Mitchell R.J., Marrs R.H., Auld M.H.D. (1998) A comparative study of the seedbanks of heathland and successional habitats in Dorset, Southern England. Journal of Ecology 86: 588–596.

Mollard A., Boschet C., Dissart J.-C., Lacroix A., Rambonilaza M., Vollet D. (2014) Les aménités environnementales : quelle contribution au développement des territoires ruraux? VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement.

Mondana L., Dubois D. (1995) Construction des objets de discours et catégorisation: une approche des processus de référenciation. Revue Tranel (Travaux neuchâtelois de linguistique) 23: 273–302.

Montague J.L., Barrett S.C.H., Eckert C.G. (2008) Re-establishment of clinal variation in flowering time among introduced populations of purple loosestrife (Lythrum salicaria, Lythraceae). Journal of Evolutionary Biology 21: 234–245.

Mooney H.A., Hobbs R.J. (eds) (2000) Invasive species in a changing world. Island Press, Washington, D.C

Moore D.M. (1983) Flora of Tierra del Fuego. Anthony Nelson Ltd., Oswestry, England.

Moreau J. (1975) Exposition de l'agriculture, de l'industrie et des arts à La Réunion. In: L'album de l'île de La Réunion d'Antoine Roussin, Jeanne Laffitte. Marseille, p 169

Morse N.B., Pellissier P.A., Cianciola E.N., Brereton R.L., Sullivan M.M., Shonka N.K., Wheeler T.B., McDowell W.H. (2014) Novel ecosystems in the Anthropocene: a revision of the novel ecosystem concept for pragmatic applications. Ecology and Society 19(2): 12.

Morvan W, Atlan A. (2004) Enquête sur la gestion de l'ajonc *Ulex europaeus* en Bretagne. UMR ECOBIO. 19 p.

Moss G. (1959) The gorse seed problem. Proceedings of the 12th New Zealand weed control conference, 59–64.

Mougenot C., Roussel L. (2006) Peut-on vivre avec le ragondin ? Les représentations sociales reliées à un animal envahissant. Natures Sciences Sociétés 14: S22–S31.

Mougenot C., Strivay L. (2011) Le pire ami de l'homme: du lapin de garenne aux guerres biologiques. La Découverte, Paris.

Mounet C. (2006) Le monde agricole confronté au loup, au sanglier et à leurs partisans. Revue de géographie alpine 94: 89–109.

Muller P. (2000) L'analyse cognitive des politiques publiques : vers une sociologie politique de l'action publique. Revue français de science politique 50: 189–208.

Müller-Schärer H, Schaffner U, Steinger T (2004) Evolution in invasive plants: implications for biological control. Trends in Ecology & Evolution 19: 417–422.

Murat H. (2001) Nouvelles du bon temps de longtemps.

Musée colonial de Marseille (France) (1904) Annales du Musée colonial de Marseille.

Muthukrishnan R., West N.M., Davis A.S., Jordan N.R., Forester J.D. (2015) Evaluating the role of landscape in the spread of invasive species: The case of the biomass crop *Miscanthus×giganteus.* Ecological Modelling 317: 6–15.

Muturi G.M., Poorter L., Mohren G.M.J., Kigomo B.N. (2013) Ecological impact of *Prosopis* species invasion in Turkwel riverine forest, Kenya. Journal of Arid Environments 92: 89–97.

Myers J.H., Bazely D. (2003) Introduction. In: Myers JH, Bazely D (eds). Cambridge University Press, Cambridge, U.K, pp 1–13

N

Nakamura A., Burwell C.J., Lambkin C.L., Katabuchi M., McDougall A., Raven R.J., Neldner V.J. (2015) The role of human disturbance in island biogeography of arthropods and plants: an information theoretic approach. Journal of Biogeography 42: 1406–1417.

Nawrath C. (2002) The Biopolymers Cutin and Suberin. The Arabidopsis Book.

Niollet S., Gonzalez M., Augusto L. (2014) Conception d'un préleveur destiné à quantifier les banques de graines des sols. Le Cahier des Techniques de l'INRA, 80

Norambuena H., Piper G.L. (2000) Impact of Apion ulicis Forster on *Ulex europaeus* L. Seed Dispersal. Biological Control 17: 267–271.

Nuñez M.A., Kuebbing S., Dimarco R.D., Simberloff D. (2012) Invasive Species: to eat or not to eat, that is the question. Conservation Letters 5: 334–341.

O

Odin F., Thuderoz C., Amand R., Demeure C., Plasson F. (eds) (2010) Des mondes bricolés ? : Arts et sciences à l'épreuve de la notion de bricolage. Presses polytechniques et universitaires romandes, Lausanne

Odum E.P. (1997) Ecology: A bridge between science and society. Sinauer Associates, Sunderland, Mass

Odum H.T. (1970) Environment, power, and society. Wiley-Interscience

Olofsson H., Ripa J., Jonzén N. (2009) Bet-hedging as an evolutionary game: the trade-off between egg size and number. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 276: 2963–2969.

ONF (1987) Les pâturages domaniaux de la Plaine des Cafres, Bilan des actions 1978-1987.

ONF, Ministère de l'écologie et du développement, Département de La Réunion (2002) Rapport de présentation. Forêt de la Coloraie du Volcan (23 479 ha) - Révision d'Aménagement 2002-2016. 10.

Ööpik M., Bunce R.G.H.B., Tischler M. (2013) Horticultural markets promote alien species invasions: an Estonian case study of herbaceous perennials. NeoBiota 17: 19–37.

Ottino (1996) La Réunion : l'organisation familiales des Blancs des Hauts. Le monde rural à La Réunion. Mutations foncières, mutations paysagères pp. 259–298. L'Harmattan, Paris.

P

Pandit M.K., Pocock M.J.O., Kunin W.E. (2011) Ploidy influences rarity and invasiveness in plants. Journal of Ecology 99: 1108–1115.

Panitsa M., Tzanoudakis D., Sfenthourakis S. (2008) Turnover of plants on small islets of the eastern Aegean Sea within two decades. Journal of Biogeography 35: 1049–1061

Parson W.T., Cuthbertson E.G. (2001) Noxious weeds of Australia., 2nd edn. CSIRO Publishing, Collingwood, Australia.

Pascal M., Lorvelec O., Vigne J.-D. (2006) Invasions biologiques et extinctions: 11000 ans d'histoire des vertébrés en France. Belin ; Quae, Paris; Versailles

Patte Y. (2006) Sur le concept de « champ »: L'approche « more geometrico » d'un débat public, la prostitution en Belgique. Sociologie et Sociétés 38: 235-261.

Patu de Rosemont (1956) Mémoire sur la colonisation des terres de l'intérieur, 21 sept. 1856. La Réunion

Paulsen T.R., Colville L., Kranner I., Daws M.I., Högstedt G., Vandvik V., Thompson K. (2013) Physical dormancy in seeds: a game of hide and seek? New Phytologist 198: 496–503.

Payet G. (2012) Impact d'un incendie sur un habitat naturel en coeur de Parc National: le cas du Maïdo, île de La Réunion (Océan Indien). Etat des lieux et suggestions pour une gestion conservatoire à court, moyen et long terme. Parc National de La Réunion et AgroParisTech, La Réunion. 108 p.

Peretti J.H. (1998) Nativism and Nature: Rethinking Biological Invasion. Environmental Values 7: 183–192.

Pérez-Fernández M.A., Lamont B.B., Marwick A.L., Lamont W.G. (2000) Germination of seven exotic weeds and seven native speciesin south-western Australia under steady and fluctuating water supply. Acta Oecologica 21: 323–336.

Périchon S. (2004) L'impossible reconstruction des bocages détruits. L'Espace Géographique 2: 175–187.

Petit O., Hubert B., Theys J. (2014) Science globale et interdisciplinarité : quand contagion des concepts rime avec confusion. Natures Sciences Sociétés 22: 187–188.

Piajet J. (1967) Le système et la classification des sciences. In: De la pluridisciplinarité à la transdisciplinarité, Congrès de Locarno, 30 avril - 2 mai 1997, Annexes au document de synthèse CIRET-UNESCO.

Picard D. (2008) La relation à l'étranger à La Réunion. Héritage de la société de plantation dans la post-colonie. In: Anthropologies de La Réunion. Archives contemporaines, Paris, pp 77–93

Picon B. (1997) Le citoyen, le savant, le journaliste et le politique. In: Jollivet M (ed) Sciences de la nature, sciences de la société : Les passeurs de frontières. CNRS Éditions, Paris, pp 41–53

Picon B. (2008) L'espace et le temps en Camargue. Actes Sud, Arles

Picon B. (2012) La sociologie de l'environnement, l'héritage d'un questionnement sur les rapports nature-société. In: Manuel de sociologie de l'environnement, pp 17–31

Pigliucci M (2005) Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? Trends in Ecology & Evolution 20: 481–486.

Pisani E. (2004) Un vieil homme et la terre. Neuf milliards d'êtres à nourrir. La nature et les sociétés rurales à sauvegarder, L'histoire immédiate. É. Editions du Seuil, Paris, France.

Pons A., Couteaux M., Beaulieu J.L.D., Reille M. (1990) Plant invasions in Southern Europe from the Paleoecological point of view. In: Castri F di, Hansen AJ, Debussche M (eds) Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin. Springer Netherlands, pp 169–177

Presotto A., Poverene M., Cantamutto M. (2014) Seed dormancy and hybridization effect of the invasive species, Helianthus annuus. Annals of Applied Biology 164: 373–383.

Prévot-Julliard A.-C., Maris V., Alain K., Aumeeruddy-Thomas Y., Devictor T., Langlais A., Not F., Puijalon S., Pujol B. *et al* (eds) (2010) Biodiversités: nouveaux regards sur le vivant. CNRS : Le Cherche midi, Paris

Puentes M.A., Pereiras J., Casal M. (1988) Study of the seedbank of Ulex europaeus L. shrublands in Galicia (NW Spain). I. First results. Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol 25: 215–224.

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.

Pyšek P., Richardson D.M. 2006 - The biogeography of naturalization in alien plants. Journal of Biogeography 33: 2040–2050.

Q

Quéré J.-P., Louarn H.L. (2011) Les rongeurs de France: faunistique et biologie. Editions Quae,

R

Radcliffe J.E. (1986) Gorse - A resource for goats ? New Zealand Journal of Experimental Agriculture 14: 399–410.

Ramula S., Jauni M., van Ooik T. (2015) Propagule pressure governs establishment of an invasive herb. Acta Oecologica 68:18–23.

Ranal M.A., Santana D.G. de (2006) How and why to measure the germination process? Brazilian Journal of Botany 29 : 1–11.

Raunet M. (1991) Le milieu physique et les sols de l'île de La Réunion. Conséquences pour la mise en valeur. CIRAD, La Réunion, 515 p.

Read M. (2003) The meaning of "Gorse": An examination of the socio-cultural construction of weeds. Sociological Association of Aotearoa / New Zealand Conference

Reaser J.K., Meyerson L.A., Cronk Q., Poorter M.D., Eldrege L.G., Green E., Kairo M., *et al.* (2007) Ecological and socioeconomic impacts of invasive alien species in island ecosystems. Environmental Conservation 34(2): 98-111.

Rees M., Hill R. I. (2001) Large−scale disturbances, biological control and the dynamics of gorse populations. Journal of Applied Ecology 38: 364–377.

Rejmánek M. (1996) A theory of seed plant invasiveness: The first sketch. Biological Conservation 78: 171–181.

Rejmánek M. (2005) Invasive plants: what we know and what we want to know. American Journal of Botany 92: 901–902.

Rémy E., Beck C. (2008) Allochtone, autochtone, invasif : catégorisations animales et perception d'autrui. Politix 2: 193–209.

Revue coloniale (1857) Ile de La Réunion. Exposition dans la colonie des produits de l'agriculture et de l'industrie locale. Imprimerie et librairie administratives de Paul Dupont, Paris

Reyes O., Casal M., Rego F.C. (2009) Resprouting aility of six atlantic shrub species. Folia Geobotanica 44.

Richard C. (1856) Catalogue des végétaux cultivés au jardin du gouvernement à l'Ile de la Réunion. Typographie de LaHuppe

Richardson R.G., Hill R.L. (1998) The biology of Australian weeds. 34. *Ulex europaeus* L. Plant Protection Quarterly 13: 46–58.

Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J. (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. Diversity and distributions 6: 93–107.

Richardson D.M., Pyšek P. (2006) Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. Progress in Physical Geography 30: 409–431.

Richardson D.M., Kluge R.L. (2008) Seed banks of invasive Australian Acacia species in South Africa: Role in invasiveness and options for management. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 10: 161–177.

Richardson D.M., Rejmánek M. (2011) Trees and shrubs as invasive alien species – a global review. Diversy and Distribution 17: 788–809.

Rivals P. (1952) Etude de la végétation naturelle de l'île de La Réunion. Toulouse, université de Toulouse.

Robbins P. (2004) Comparing Invasive Networks: Cultural and Political Biographies of Invasive Species. Geogr Rev 94:139–156.

Rochier T., Lavergne C., Gigord L. (2015) Étude de la biologie de la reproduction des espèces rares de l'altimontain impactées par les incendies du Maïdo 2010 et 2011. CBNM, CPIE Mascarin, Parc National de La Réunion. 54 p.

Rodriguez L.F. (2006) Can Invasive Species Facilitate Native Species? Evidence of How, When, and Why These Impacts Occur. Biological Invasions 8: 927–939.

Roinsard N. (2006) La promotion de l'environnement à La Réunion : pratiques associatives et enjeux politiques autour d'un gisement d'emplois. Développement durable et territoires.

Rosenzweig M.L. (2001) The four questions: what does the introduction of exotic species do to diversity? Evolutionay Ecology Research 3: 361–367.

Rosnay J. de (2014) Le macroscope : Vers une vision globale. Points, Paris

Ross M.A., Harper J.L. (1972) Occupation of Biological Space During Seedling Establishment. Journal of Ecology 60: 77–88.

Rossiter M. (1996) Incidence and Consequences of Inherited Environmental Effects. Annual Review of Ecology and Systematics 27: 451–476.

Rotherham I.D., Lambert R.A. (2012) Invasive and Introduced Plants and Animals: Human Perceptions, Attitudes and Approaches to Management. Routledge

Roué M., (2009) Construction des savoirs locaux et cogestion dans le parc national des Cévennes In Histoire des parcs nationaux. Comment prendre soin de la nature ? Coordination Larrère R., Lizet B., Berlan-Darqué M. p. 131-141

Rozé F. (1988) Variations de la fixation d'azote atmosphérique liée à Ulex europaeus dans les landes de Bretagne. Revue d'Ecologie et de biologie du sol 25: 279–286.

Rui S. (2014) Tableau croisé. Les 100 mots de la sociologie Paugam Serge, Paris.

Rumelhard G. (2005) Problématisation et concept de paradigme approche épistémologique, psychologique, sociologique. Aster.

S

Sagoff M. (1999) What's wrong with exotic species? Institue for Philosophy & Public Policy 19:16–23.

Sagoff M. (2005) Do Non-Native Species Threaten The Natural Environment? Journal of Agriculture and Environmental Ethics 18: 215–236.

Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S., Lodge D.M., Molofsky J., With K.A., Baughman S., Cabin R.J., Cohen J.E., Ellstrand N.C., McCauley D.E., O'Neil P., Parker I.M., Thompson J.N., Weller S.G. (2001) The Population Biology of Invasive Species. Annual Review of Ecology and Systematics 32: 305–332.

Salamolard M., Lavergne C., Cambert H., Vallade P., Richarson M., Couzi F.-X., Boullet V., Triolo J., Baret S. (2008) Mise en place d'un dispositif de veille et d'intervention pour la prévention des invasions biologiques à la Réunion – cahier des charges. ARDA – ARVAM – CBNM – ONF – SÉOR – DIREN, 94p.

San Elorza M., Dana Sanchez E.D., Sobrino Vesperinas E. (2004) Atlas de las Plantas Alóctonas Invasoras en España. Dirección General para la Biodiversidad, Madrid, Spain.

SAS Institute (2005)

Schindler S., Staska B., Adam M., Rabitsch W., Essl F. (2015) Alien species and public health impacts in Europe: a literature review. NeoBiota 27: 1–23.

Selmi A. (2006) Administrer la nature: le parc national de la Vanoise. Éditions de la Maison des sciences de l'homme : Éditions Quae, Paris

Selmi A. (2009) L'émergence de l'idée de parc national en France. Hors collection, 43–58.

Shackleton R.T., Le Maitre D.C., Van Wilgen B.W., Richardson D.M. (2015) The impact of invasive alien Prosopis species (mesquite) on native plants in different environments in South Africa. South African Journal of Botany 97:25–31.

Shang L., Qiu S., Huang J., Li B. (2014) Invasion of Spartina alterniflora in China is greatly facilitated by increased growth and clonality: a comparative study of native and introduced populations. Biological Invasions 17: 1327–1339.

Shapin S. (1991) Une pompe de circonstance. La technologie littéraire de Boyle. In: Callon M, Latour B (eds) La science telle qu'elle se fait, La découverte. Paris, pp 37–86

Shea K., Chesson P. (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. Trends in Ecology and Evolution 17: 170–176.

Shine C. (2008) Etat des lieux et recommandations sur les outils juridiques portant sur les espèces exotiques envahissantes dans les collectivités françaises d'outre-mer. 116 p.

Sigala P. (1999) La lutte contre les pestes végétales sur le domaine forestier de La Réunion. 35 p.

Sigala P. (2001) La lutte contre les pestes végétales sur le domaine forestier à La Réunion. Revue Forestière Française, LIII.

Sigout F. (1999) Y-a-t-il eu des innovations techniques dans l'agriculture avant le XIXème siècle?

Sih A., Bolnick D.I., Luttbeg B., Orrock J.L., Peacor S.D., Pintor L.M., Preisser E., Rehage J.S., Vonesh J.R. (2010) Predator-prey naïveté, antipredator behavior, and the ecology of predator invasions. Oikos 119: 610–621.

Simberloff D., Rejmánek M. (eds) (2011) Encyclopedia of biological invasions. University of California Press, Berkeley

Simberloff D., Martin J.-L., Genovesi P., Maris V., Wardle D.A., Aronson J., Courchamp F., *et al.* (2013) Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. Trends in Ecology and Evolution 28: 58–66.

Simon T. (2012) La Réunion : une « terre de projets » dans les impasses du développement ? Études Caribéennes.

Simonet G. (2009) Le concept d'adaptation : polysémie interdisciplinaire et implication pour les changements climatiques. Natures Sciences Sociétés 17: 392–401.

Sixtus C.R., Hill G.D., Scott R.R. (2003) The effect of temperature and scarification method on gorse (Ulex europaeus L.) seed germination. New Zealand plant protection 56: 201–205.

Sixtus C.R., Scott R.R., Hill G.D. (2007) The phenology of Cydia succedana on gorse in Canterbury. New Zealand Plant Protection 60: 146–151.

Skálová H., Moravcová L., Pyšek P. (2011) Germination dynamics and seedling frost resistance of invasive and native Impatiens species reflect local climatic conditions. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 13: 173–180.

Slobodkin L.B. (2001) The good, the bad and the reified. Evolutionary Ecology Research 3: 91–105.

Smith C., Sunding P., Santos A. (2002) Diario del viaje a las Islas Canarias en 1815. Fundación Canaria Orotava

Smykal P., Vernoud V., Blair M.W., Soukup A., Thompson R.D. (2014) The role of the testa during development and in establishment of dormancy of the legume seed. Frontiers in Plant Science 5, article 351.

Société nationale d'acclimatation de France (1925) Revue d'histoire naturelle: Mammalogie, aquiculture, entomologie, botanique, colonisation. Société nationale d'acclimatation de France, Paris

Société nationale d'acclimatation de France (1875) Bulletin de la Société Nationale d'acclimatation.

Somaweera R., Wijayathilaka N., Bowatte G. (2012) Does the invasive shrub *Ulex europaeus* benefit an endemic Sri Lankan lizard. Herpetological Conservation and Biology 7: 219–226.

Soubeyran Y. (2008) Espèces exotiques envahissantes dans les collectivités françaises d'outre-mer. Etat des lieux et recommandations. 204 p.

Soubeyran Y. (2010) Gestion des espèces exotiques envahissantes. Guide pratique et stratégique pour les collectivités françaises d'outre-mer. 66 p.

Soubeyran Y., Kirchner F., Muller S., Dutartre A., Meyer J.Y., Lavergne C. (2014) Dédiaboliser les espèces invasives sans minimiser les impacts et les enjeux. Le Monde.fr

Soubeyran Y, Meyer J-Y, Lebouvier M, Thoisy B.D., Lavergne C., Urtizberea F., Kirchner F. (2015) Dealing with invasive alien species in the French overseas territories: results and benefits of a 7-year Initiative. Biological Invasions 17: 545–554.

Souffrin E. (1995) Ethno-histoire de la route du Maïdo. De la chaux aux parfums : réflexions sur la production d'un espace historique, FRAC - Ile de La Réunion.

Soulimant N. (2011) Faire face aux changements et réinventer des îles. Université de La Rochelle

Spear D., Foxcroft L.C., Bezuidenhout H., McGeoch M.A. (2013) Human population density explains alien species richness in protected areas. Biological Conservation 159: 137–147.

Starfinger U., Kowarik I., Rode M., Schepker H. (2003) From Desirable Ornamental Plant to Pest to Accepted Addition to the Flora? – the Perception of an Alien Tree Species Through the Centuries. Biological Invasions 5: 323–335.

Stinca A., Conti P., Menegazzi G., Chirico G.B., Bonanomi G. (2013) Invasion Impact of the Nitrogen-fixing Shrub Genista aetnensis on Vesuvius Grand Cone. Procedia Environmental Sciences 19: 865–874.

Strasberg D. (1995) Processus d'invasion des plantes introduites à La Réunion et dynamique de la végétation sur les coulées volcaniques. Ecologie 26 :169-180

Strasberg D., Rouget M., Richardson D.M., Baret S., Dupont J., Cowling R.M. (2005) An Assessment of Habitat Diversity and Transformation on La Réunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a Basis for Identifying Broad-scale Conservation Priorities. Biodiversity Conservation 14: 3015–3032.

Strayer D.L., Eviner V.T., Jeschke J.M., Pace M.L. (2006) Understanding the long-term effects of species invasions. Trends in Ecology and Evolution 21: 645–651.

Suarez A.V., Tsutsui N.D. (2008) The evolutionary consequences of biological invasions. Molecular Ecology 17: 351–360.

Subramaniam B. (2001) The Aliens Have Landed! Reflections on the Rhetoric of Biological Invasions. Meridians 2: 26–40.

Sun Y., Collins A.R., Schaffner U., Müller-Schärer H. (2013) Dissecting impact of plant invaders: Do invaders behave differently in the new range? Ecology 94: 2124–2130.

Sutherland S. (2004) What Makes a Weed a Weed: Life History Traits of Native and Exotic Plants in the USA. Oecologia 141: 24–39.

SYMEL (2008) Synthèse des opérations expérimentales de restauration et d'entretien par le pâturage. SYMEL (Syndicat mixte des espaces littoraux de la Manche)

Syrett P., Hill R.L., Jessep C.T. (1985) Conflict of Interest in Biological Control of Weeds in New Zealand. Proceedings VI International Symposium Biological Control Weeds, 19-25 august 1984 pp. 391–397. Delfosse E.S., Vancouver, Canada.

T

Taglioni F. (2003) Les petits espaces insulaires et leurs organisations régionales. Thesis, Université Paris-Sorbonne - Paris IV

Tarayre M., Bowman G., Schermann-Legionnet A., Barat M., Atlan A. (2007) Flowering phenology of Ulex europaeus: ecological consequences of large variability. Evolutionary Ecology 21: 395–409.

Tassin J. (2002) Dynamique et conséquences de l'invasion des paysages agricoles des Hauts de la Réunion par Acacia Mearnsii de Wild. Toulouse 3

Tassin J., Lavergne C., Muller S., Blanfort V., Baret S., Bourgeois T.L., Triolo J., Riviere J.N. (2006a) Bilan des connaissances sur les consequences ecologiques des invasions de plantes à l'ile de La Réunion (Archipel des Mascareignes, Ocean indien). Revue d'écologie, Terre et vie 61: 35–52.

Tassin J., Riviere J.N., Cazanove M., Bruzzese E. (2006b) Ranking of invasive woody plant species for management on Reunion Island. Weed research 46: 388–403.

Tassin J, Médoc JM, Kull CA, Rivière J. N., Balent G. (2009a) Can invasion patches of Acacia mearnsii serve as colonizing sites for native plant species on Réunion (Mascarene archipelago)? African Journal of Ecology 47: 422–432.

Tassin J, Rakotomanana R, Kull CA (2009b) Proposition d'un cadre de représentation des bioinvasions en milieu rural : cas d'Acacia dealbata à Madagascar. Bois et Forêts des Tropiques 3–14.

Tassin J. (2011) Le réchauffement climatique va-t-il conduire les petites îles à être englouties sous les invasions biologiques ? VertigO - Revue Électronique En Science de l'Environnement.

Tassin J., Thiébaut G., Dutartre A. (2011) Objectiver la perception des invasions biologiques. Revue d'écologie, Terre et vie 66: 195–198.

Tassin J., Kull C.A. (2012) Pour une autre représentation métaphorique des invasions biologiques. Natures Sciences Sociétés 20: 404–414.

Tassin J. (2014) Grande invasion (La): Qui a peur des espèces invasives ? Odile Jacob

Tassin J, Kull C.A. (2015) Facing the broader dimensions of biological invasions. Land Use Policy 42: 165–169.

Tessier A.H., Thouin A., Fougeroux de Bondaroy A.D. (1787) Encyclopédie méthodique. Agriculture. Paris, France

Textor De Ravisi A.-A. (1850) Etude sur les deux plaines des Palmistes et des Cafres de l'île de La Réunion. Saint-Denis, typographie de Lahuppe, 106 p.

Textor De Ravisi A.-A. (1852) Commentaires sur l'arrêté du 4 novembre 1851 sur la colonisation des deux plaines des Palmistes et des Cafres de l'île de La Réunion. Saint-Denis, typographie de Lahuppe, 153 p.

Theoharides K.A., Dukes J.S. (2007) Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. New Phytologist 176: 256–273.

Thiann-Bo Morel M. (2009) Le couple créole/métro à La Réunion. Approche compréhensive de la construction de soi dans le couple mixte. Thèse de doctorat, Université de la Réunion

Thiann-Bo Morel M., Duret P. (2011) Rapport scientifique sur la construction sociale des Espèces Exotiques Envahissantes à La Réunion. La Réunion. 159 p.

Thiery D. (1982) Influence de la teneur en eau et de la dureté du tégument des graines de *Phaseolus vulgaris* sur la fréquence de pénétration des larves néonates d'*Acanthoscelides obtectus*. Entomologia Experimentalis et Applicata 32: 141–145.

Thiéry D., Jarry M., Pouzat J. (1994) To penetrate or not to penetrate? A behavioral choice by bean beetle first-instar larvae in response toPhaseolus vulgaris seed surface quality. Journal of Chemical Ecology 20: 1867–1875.

Thomson G.M. (1922) The naturalisation of animals and plants in New Zealand., Cambridge University Press. Cambridge, U.K

Thouvenot L., Haury J., Thiebaut G. (2013) A Success Story: Water Primroses, Aquatic Plant Pests. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 23(5): 790–803

Totterdell S., Roberts E.H. (1979) Effects of low temperatures on the loss of innate dormancy and the development of induced dormancy in seeds of *Rumex obtusifolius* L. and *Rumex crispus* L. Plant, Cell & Environment 2: 131–137.

Treier U.A., Broennimann O., Normand S., Guisan A., Schaffner U., Steinger T., Müller-Schärer H. (2009) Shift in cytotype frequency and niche space in the invasive plant *Centaurea maculosa*. Ecology 90: 1366–1377.

Trimen H (1894) A hand-book to the flora of Ceylon. Part II. Dulau & Co, London, UK.

Triolo J (2005) Guide pour la restauration écologique de la végétation indigène: île de la Réunion. Office national des fôrets, Direction régionale de la Réunion, Saint-Denis (Réunion)

Triolo J., Hoff M. (2006) Stratégie de lutte contre l'Ajonc d'Europe (Ulex europaeus) dans les Hauts de l'Ouest, 12 p.

Trouette E. (1983) Introductions de végétaux à l'île de La Réunion. Notes Historiques. Saint-Denis. La Réunion.

Twigg L.E., Lowe T.J., Taylor C.M., Calver M.C., Martin G.R., Stevenson C., How R. (2009) The potential of seed-eating birds to spread viable seeds of weeds and other undesirable plants. Austral Ecology 34: 805–820.

U

UICN France, MNHN, SEOR, ARDA, Insectarium de La Réunion, GLOBICE, Kélonia (2010) La Liste rouge des espèces menacées en France - Premiers chapitres consacrés à la faune de La Réunion. Dossier électronique (http://www.uicn.fr/Liste-rouge-faune-Reunion.html).

UNESCO (2013) Pitons, cirques et remparts de La Réunion (France) - Décision suite au rapport de mission SOC2013. .

Université de la Réunion (1973) Cahier du Centre universitaire de la Réunion, volume 3. Centre universitaire de la Réunion, Service des publications.

V

Vailland R. (1964) La Réunion, Lausanne, Rencontre

Valéry L. (2006) Approche systémique de l'impact d'une espèce invasive : le cas d'une espèce indigène dans un milieu en voie d'eutrophisation. Paris, Muséum national d'histoire naturelle

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: 1345–1351.

Valéry L., Fritz H., Lefeuvre J.-C., Simberloff D (2009) Invasive species can also be native…. Trends in Ecology and Evolution 24: 585–585.

Van Dam P.J.E.M. (2001) Status Loss Due to Ecological Success. Landscape Change and the Spread of the Rabbit. Innovation: The European Journal of Social Science Research 14: 157–170.

van Kleunen M., Johnson S.D. (2007) South African Iridaceae with rapid and profuse seedling emergence are more likely to become naturalized in other regions. Journal of Ecology 95: 674–681.

van Kleunen M., Weber E., Fischer M. (2010) A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. Ecology Letters 13: 235–245.

van Sittert L. (2002) "Our irrepressible fellow-colonist": the biological invasion of prickly pear *(Opuntia ficus-indica*) in the Eastern Cape c.1890–c.1910. Journal of Historical Geography, 28, 397–419.

Van Tilbeurgh V. (2007) La mer d'Iroise: négociations sur le principe de protection. Presses universitaires de Rennes, Rennes

van Zeist W. (1964) A paleobotanical study of some bogs in western Brittany (Finistère), France. Overdr Uit Palaeohistoria 10: 157–180.

Vaxelaire D. (2012) L'histoire de la Réunion. Orphie,

Venable D.L. (2007) Bet hedging in a guild of desert annuals. Ecology 88: 1086–1090.

Venier P., Funes G., Carrizo García C. (2012) Physical dormancy and histological features of seeds of five Acacia species (Fabaceae) from xerophytic forests in central Argentina. Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants 207: 39–46.

Vilà M., Burriel J.A., Pino J., Chamizo J., Llach E., Porterias M., Vives M. (2003) Association between Opuntia species invasion and changes in land-cover in the Mediterranean region. Global Change Biology 9: 1234–1239.

Vilà M., Espinar J.L., Hejda M., Hulme P.E., Jarošík V., Maron J.L., Pergl J., Schaffner U., Sun Y., Pyšek P. (2011) Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. Ecology Letters 14: 702–708.

Vilà M., Ibáñez I. (2011) Plant invasions in the landscape. Landscape Ecology 26: 461–472.

Vilà M., Pujadas J. (2001) Land-use and socio-economic correlates of plant invasions in European and North African countries. Biological Conservation 100: 397–401.

Vimal R. (2010) Des aires protégées aux réseaux écologiques: science, technique et participation pour penser collectivement la durabilité des territoires. Université Montpellier II

Vitalis R., Rousset F., Kobayashi Y., Olivieri I., Gandon S. (2013) The Joint Evolution of Dispersal and Dormancy in a Metapopulation with Local Extinctions and Kin Competition. Evolution 67: 1676–1691.

Vitousek P.M., DAntonio C.M., Loope L.L., Rejmanek M., Westbrooks R. (1997) Introduced species: A significant component of human-caused global change. New Zealand Journal of Ecology 21: 1–16.

W

Walker J. (1808) An economical history of the Hebrides and Highlands of Scotland. University Press, Edinburgh, UK

Warren C.R. (2007) Perspectives on the `alien' versus `native' species debate: a critique of concepts, language and practice. Progress in Human Geography 31: 427–446.

Webb N. (1998) The traditional management of European heathlands. Journal of Applied Ecology 35: 987–990.

Weber E. (1998) - The dynamics of plant invasions: a case study of three exotic goldenrod species (*Solidago L*.) in Europe. Journal of Biogeography 25: 147–154.

Weber M. (2004) L'éthique protestante et l'esprit du capitalisme: suivi d'autres essais. Gallimard, Paris.

Werker E. (1981) Seed dormancy as explained by the anatomy of embryo envelopes. Israel Journal of Botany 22: 22–44.

Westoby M., Leishman M., Lord J., Poorter H., Schoen D.J. (1996) Comparative Ecology of Seed Size and Dispersal [and Discussion]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences 351: 1309–1318.

Williams D.A., Overholt W.A., Cuda J.P., Hughes C.R. (2005) Chloroplast and microsatellite DNA diversities reveal the introduction history of Brazilian peppertree (Schinus terebinthifolius) in Florida: Introduction history of Brazilian Peppertree. Molecular Ecology 14: 3643–3656.

Williams P.A., Karl B.J. (2002) Birds and small mammals in kanuka (Kunzea ericoides) and gorse (Ulex europaeus) scrub and the resulting seed rain and seedling dynamics. New Zealand Journal of Ecology 26: 31–42.

Wilson H.D. (1994) Regeneration of native forest on Hinewai Reserve, Banks Peninsula. New Zealand Journal of Botany 32: 373–383.

Wit M.P. de, Crookes D.J., Wilgen B.W. van (2001) Conflicts of Interest in Environmental Management: Estimating the Costs and Benefits of a Tree Invasion. Biological Invasions 3: 167–178.

With K.A. (2002) The Landscape Ecology of Invasive Spread. Conservation Biology 16: 1192–1203.

With K.A. (2004) Assessing the Risk of Invasive Spread in Fragmented Landscapes. Risk Analysis 24: 803–815.

Wittman A., Flores-Ferrer A. (2015) Analyse économique des espèces exotiques envahissantes en France. Dir pub. Xavier Bonnet. Colletion « Etudes et documents » du Service de l'économie, de l'évaluation et de l'intégration du développement durable (SEEIDD) du Commissariat général du développement durable (CGDD)

Wotton D.M., McAlpine K.G. (2013) Predicting native plant succession through woody weeds in New Zealand. New Zealand Department of Conservation

Wulff R.D. (1986) Seed Size Variation in *Desmodium Paniculatum*: I. Factors Affecting Seed Size. Journal of Ecology 74: 87–97.

Y

Young A.M., Larson B.M.H. (2011) Clarifying debates in invasion biology: a survey of invasion biologists. Environmental Research 111: 893–898.

Yuan Y., Wang B., Zhang S., Tang J., Tu C., Hu S., Yong J.W.H., Chen X. (2013) Enhanced allelopathy and competitive ability of invasive plant Solidago canadensis in its introduced range. Journal of Plant Ecology 6: 253–263.

Z

Zabkiewicz J.A. (1976) The ecology of gorse and its relevance to New Zealand forestry. Chavazze, pp. 63–70

Zabkiewicz J.A., Gaskin R.E. (1978) Effect of fire on gorse seeds. Proceedings of the 31st New Zealand Weed and Pest Control Conference, 47–52.

Zhao X., Liu W., Zhou M. (2013) Lack of local adaptation of invasive crofton weed (*Ageratina adenophora*) in different climatic areas of Yunnan Province, China. Journal of Plant Ecology 6: 316–322.

ANNEXES

ANNEXE 1 : Article : Self-incompatibility in *Ulex europaeus* : variations in native and invaded region

ANNEXE 2: Manuscrit soumis : What can explain the large seed bank size of the invasive shrub *Ulex europaeus* in invaded regions ?

ANNEXE 3 : Grilles d'entretiens

ANNEXE 4 : Présentation de mon parcours, mes valeurs et convictions

ANNEXE 5 : Eléments à prendre en compte pour la classification des espèces invasives

ANNEXE 6 : Comparaison des faits, des actions publiques et des discours entre Bretagne et Réunion : quelques éléments et hypothèses

ANNEXE 1

Self-incompatibility in *Ulex europaeus* : variations in native and invaded region

Cette annexe présente l'article de Atlan Anne., Schermann-Legionnet Agnès., Udo Nathalie, Tarayre Michèle (2015) Self-Incompatibility in *Ulex europaeus* : Variations in Native and Invaded Regions. International Journal of Plant Sciences, 176, 515–524.

Int. J. Plant Sci. 176(6):515–524. 2015.
© 2015 by The University of Chicago. All rights reserved.
1058-5893/2015/17606-0002$15.00 DOI: 10.1086/681669

SELF-INCOMPATIBILITY IN *ULEX EUROPAEUS*: VARIATIONS IN NATIVE AND INVADED REGIONS

Anne Atlan,[1,*] Agnès Schermann-Legionnet,* Nathalie Udo,* and Michèle Tarayre*

*Unité Mixte de Recherche 6553 Ecobio, Centre National de la Recherche Scientifique, Université de Rennes 1, Rennes, France

Editor: Jeremiah Busch

Premise of research. The mating systems of introduced plant species are important components of their invasive success because they can favor reproductive assurance during the colonization process. The hypothesis known as Baker's rule implies that colonizing species should evolve toward a lower dependence on pollinators, a higher self-fertility, and a lower inbreeding depression. Here, we test these predictions by comparing the mating system of the perennial shrub *Ulex europaeus* (Fabaceae) in regions from its native and invaded ranges.

Methodology. We performed controlled pollinations on plants from two regions of origin (Brittany and Scotland) and two invaded regions (New Zealand and Reunion) grown in a common garden. We tested the possibility of autonomous pollination; estimated the relative seed set of selfing versus outcrossing; and recorded the viability, mass, and germination capacity of the seeds produced.

Pivotal results. *Ulex europaeus* cannot set seeds in the absence of active pollination. Seed set after selfing was lower than seed set after outcrossing, indicating that the species is partly self-incompatible. The level of self-compatibility was highly variable depending on the individuals, but native and invaded regions exhibited similar levels of self-fertility. Early inbreeding depression was very low in both native and invaded regions. Seed mass and germination velocity were higher in the invaded regions than in the native regions.

Conclusions. Reproductive traits linked with reproductive assurance (autonomous pollination, self-fertility, inbreeding depression) were similar in native and in introduced regions, which does not support the predictions of Baker's rule. The study, however, reveals that plants from the invaded regions exhibit higher values for seed traits related to competitive ability at early stages. These results can be explained by the life history of gorse and by the history of its introduction in the invaded regions.

Keywords: self-incompatibility, inbreeding depression, invasive species, Baker's rule, gorse.

Online enhancement: appendix figure.

Introduction

Studies of invasive plant species are of great interest for both conservation biology and evolutionary ecology. Indeed, the fact that exotic species that evolved in a distant environment can outcompete local species constitutes a paradox (Fridley et al. 2007). An extensive literature has explored this question, focusing on either the invasibility of the colonized ecosystem (reviewed in Davis et al. 2005) or the invasiveness of the introduced species (e.g., Hayes and Barry 2007). Many factors that make a habitat more prone to invasion have been identified; they include disturbance, fluctuation of the resource supply, and insularity (Davis et al. 2005; Kueffer et al. 2010). By contrast, despite the large number of studies that have attempted to identify the genetic, physiological, or environmental factors underlying the invasiveness of introduced species, few traits emerge consistently. In plants, traits associated with reproductive systems are the most commonly cited (Hayes and Barry 2007).

As early as 1955, Baker had proposed that the ability to reproduce uniparentally facilitates establishment and confers an increased capacity for long-distance colonization by providing reproductive assurance (Baker 1955, 1974), a hypothesis known as Baker's rule, which could apply to the initial phase of invasions. Later studies have extended this hypothesis to the establishment of new populations along the leading edge of a range expansion (Pannell and Barrett 1998; Barrett 2013). The reproductive assurance of isolated individuals may thus also play a determinant role in allowing the establishment of peripheral populations, which constitutes the second phase of invasions. Recent results have confirmed this extended Baker's rule: invasive species have been found more self-fertile than comparable noninvasive species (van Kleunen et al. 2008; Hao

[1] Author for correspondence; e-mail: anne.atlan@univ-rennes1.fr.

Manuscript received October 2014; revised manuscript received March 2015; electronically published June 2, 2015.

et al. 2011), and invasive alien perennial plants in South Africa have displayed an unusually high proportion of selfing species (Rambuda and Johnson 2004). Furthermore, comparisons of different populations of the same species during a range expansion have revealed an evolution of their mating system, some species with low initial self-fertility underwent an evolution toward increased self-fertility, and some self-incompatible species underwent a breakdown of self-incompatibility (reviewed in Barrett 2013).

Although beneficial regarding reproductive assurance, self-fertilization may be detrimental if the offspring suffer from inbreeding depression. This loss of fitness is due to the high proportion of homozygous alleles in the genotype of the offspring resulting from crosses between close relatives, including selfers (Charlesworth and Charlesworth 1987; Barrett and Harder 1996). After some generations of inbreeding, a decrease in the frequency of deleterious alleles, called purge, is expected to occur due to the death or sterility of the homozygous individuals expressing these alleles. Inbreeding depression is thus expected to become less severe with time. In invading species, the first populations of primary or secondary introductions are often composed of small numbers of individuals. Populations along the leading edge of the range expansion may also be very small. In both cases, the small population sizes constitute a bottleneck, which increases inbreeding. It is expected that the successful invaders are the species in which a purge of deleterious alleles has been strong enough to lower the inbreeding depression, and Lee (2002) proposed that the time needed to purge deleterious alleles may be one of the factors explaining the lag phase frequently observed between the introduction of a species and its geographic expansion. Therefore, it can be expected that for a given species, inbreeding depression should be lower in populations from the invaded regions than in the native populations.

The predictions on mating systems of invasive species are thus relatively clear: plants from invaded regions should be more self-compatible and exhibit less inbreeding depression than plants from native regions. Studies that have compared the level of self-fertility in invasive species have shown contrasting results: some have shown an increase in self-fertility in the introduced range (e.g., Barrett et al. 2008; Petanidou et al. 2012), but others did not show such an evolution (e.g., Lafuma and Maurice 2007; Colautti et al. 2010). A decrease in inbreeding depression in the invaded range was clearly observed in one insect, *Harmonia axyridis* (Facon et al. 2011), but evidence for plants is scarce (e.g., Murren and Dudash 2012). Many other factors may be invoked to explain the success of invasive species, such as reproductive phenology, pollination ecology, or vegetative reproduction (e.g., Richardson et al. 2000; Pysek and Richardson 2007; Goday et al. 2009). It is therefore useful to study the mating systems of an invasive species whose other life-history traits are already well known in order to understand the relative importance of the evolution of mating systems and life-history traits in the invasive process.

Here, we explore the mating system of the perennial shrub *Ulex europaeus* (Fabaceae), the common gorse, a species known as a major invasive. This species, native to the Atlantic coast of Europe, was intentionally introduced on other continents and oceanic islands, mainly in the nineteenth century, and now has a worldwide distribution. It is considered a noxious weed in more than 15 countries and has been listed in the International Union for Conservation of Nature's "100 of the World's Worst Invasive Alien Species" (Lowe et al. 2000; Hornoy et al. 2013). Its physiology, its population dynamics, and its natural enemies were studied for a long time in its invaded range (Chater 1931; Rees and Hill 2001; Davies et al. 2007). More recently, the phenotypic and genetic diversity of its life-history traits have been studied in its native range (Tarayre et al. 2007; Atlan et al. 2010; Delerue et al. 2013) and compared between native and invaded ranges (Hornoy et al. 2011, 2013). However, its mating system and the possibility of autonomous reproduction (without pollinators), the level of self-compatibility, or the level of inbreeding depression are not known. Previous articles have suggested that *U. europaeus* is self-compatible, but they rely on unpublished data and do not provide any experimental evidence (Clements et al. 2001; Tarayre et al. 2007).

Assuming that *U. europaeus* has at least some level of self-compatibility, we designed an experiment using hand-pollinations conducted in an experimental garden with plants from two regions of the native range and plants from two regions of the invaded range. We tested the possibility of autonomous pollination; estimated the relative seed set of selfing versus outcrossing; and recorded the viability, mass, and germination capacity of the seeds produced. Our first goal was to clarify the mating system of *U. europaeus*. Our second goal was to compare the mating system and its potential variations in native and invaded regions and to answer the following questions: Do individuals in introduced regions demonstrate (*a*) increased self-fertility? (*b*) the ability to reproduce without pollinators? and (*c*) lower rates of early inbreeding depression relative to regions from the native range?

Material and Methods

Study Species

Gorse, *Ulex europaeus* ssp. *europaeus*, is a perennial hexaploid shrub that can live up to 20 yr and grows up to 4 m high. It reaches its adult size at 5–7 yr of age and flowers after 3 yr. The peak of the flowering period is in spring for most individuals (Tarayre et al. 2007). Gorse flowers are hermaphroditic with a papilionaceous corolla, composed of two anterior petals forming the keel, which encloses 10 stamens and one carpel. In the absence of pollination, flowers stay open up to 15 d but their keel remains closed (Bowman et al. 2008). Pollination is carried out by large insects such as honeybees or bumblebees, which are able to open the keel (Forup and Memmott 2005). At the opening of the keel, anther dehiscence occurs explosively, resulting in the projection of a cloud of pollen. After fertilization, the pods are rapidly initiated, and ripening takes about 2 mo. During ripening, the pods lignify and their color turns from green to brown until they acquire the black color characteristic of mature pods.

The high fertility of gorse (thousands of seeds per year) and its rapid growth rate (up to 4 m in 5 yr) makes it an effective pioneer to colonize new areas in its native range. In addition, this species has a remarkable diversity for many life-history traits, such as flowering phenology, flower and fruit density,

plant height and architecture, and alkaloid production (Tarayre et al. 2007; Atlan et al. 2010; Hornoy et al. 2012), that confer on it a significant evolutionary potential and hence the ability to adapt to a wide variety of environmental conditions.

Experimental Design

Controlled pollinations were carried out using gorse plants from the common garden on the campus of Rennes University (Brittany, France), described in Hornoy et al. (2011). This garden contains plants originating from two native regions, Brittany and Scotland, and two invaded regions, Reunion (French overseas territory in the Indian Ocean) and New Zealand, with three populations per region. These plants were grown from seeds collected in natural populations (one seed per mother plant), sowed in October 2006, grown for 1 yr in a greenhouse, and transplanted in November 2007. Ten seedlings per population were randomly chosen and randomly transplanted ($N = 120$).

The regions were chosen to represent different native and introduced situations. Reunion was colonized by human settlers from France (many of them coming from Brittany), and New Zealand was colonized by human settlers from the United Kingdom (many of them coming from Scotland). In both regions, gorse was intentionally introduced during the nineteenth century; it was first described in 1895 in Reunion and in 1835 in New Zealand (Hornoy 2012). The invasion by gorse is heavier, and attempts to control it happened earlier in New Zealand than in Reunion. Each region was represented by three distant populations relative to the size of the country: Brittany populations are 90 to 220 km apart, Scottish populations are 80 to 160 km apart, Reunion populations are 20 to 40 km apart (but represent contrasting geographic situations), and New Zealand populations are 320 to 770 km apart (flight distances calculated using Google Maps). See Hornoy et al. (2011) for supplementary information.

Crossing Design

In spring 2012, when the plants were 6 yr old, we selected plants at a similar flowering stage, which was possible for six plants per population. Within each population, three plants were used as recipient plants (i.e., nine per region, 36 for the whole experiment) and the three other plants were used as pollen donors. Our objective was to compare regions with one another. We used the three populations available per region to increase the representativeness of the regional sampling, but due to the low number of recipient plants per population, we did not have enough power to accurately test population effects.

Pollen was harvested from mature buds just before anther dehiscence, when buds showed only the banner. On the recipient plant, three branches were chosen at random among those that presented a similar density of buds and a similar flowering stage. Thus, differences among branches could not arise from variation in the number of flowers. Any open flowers and young pods present on these branches before the experiments were removed. Then the branches were bagged using a mosquito net strong enough to last for several months on the spiny structure of gorse, and the bags were encircled with steel wire to avoid crushing the flowers. The mesh size of the fabrics was small enough to exclude pollinators but large enough to allow air circulation and prevent moisture accumulation. The pollination experiment lasted 5 wk, starting on March 19 and ending on April 24. Each bagged branch received a different treatment: (*a*) controls, without any hand transport of pollen, used for an estimate of autonomous pollinations; (*b*) self-crossings, made using a mixture of pollen collected on flowers of the same individual; and (*c*) outcrossings, made using a mixture of pollen collected from the nine pollen donors of the same region.

The bags were opened twice a week. For controls, we simply counted the number of open flowers; for self- and outcrossings, open flowers were hand-pollinated. Pollen was provided manually in a large excess so that there was no pollen limitation. To avoid multiple pollinations of the same flower, only flowers with a closed keel were pollinated. We pollinated 50–80 flowers per bag. If a bag contained less than 50 buds, we set up a second bag. If a bag contained more than 80 buds, the remaining buds were removed after the opening (and/or hand-pollination) of the first 80 flowers.

Flowers were not emasculated before hand-pollination, because preliminary results showed that emasculation resulted in the death of the flower. Thus, outpollinated flowers could potentially also receive some self-pollen. However, due to the explosive nature of anther dehiscence, very little self-pollen was deposited on the stigma of the same flower (as we verified under a binocular magnifier), and the outpollen hand-deposited was much more numerous than the self-pollen deposited naturally.

Fertility

Pods from bagged branches were recorded at maturity. Harvesting of ripe pods started in early June and continued for about 1 mo. One plant from Brittany had to be discarded because of technical problems, and one bag (self-cross of a New Zealand plant) was lost. We thus obtained results from 35 plants (35 for outcrossing and 34 for selfing). For each plant and each treatment, we estimated the number of pods per flower and the number of seeds per pod and thus the number of seeds per flower. Aborted seeds and pods were counted separately and did not enter into the estimation of pod production and seed set. The seeds were stored at 6°C until the germination experiment. We calculated the self-compatibility index (SCI) for each individual, following Lloyd and Schoen (1992): SCI is the number of seeds per flower after selfing divided by seeds per flower after outcrossing. SCI varies from 0 (when selfing did not produce any seeds) to 1 (when selfing and outcrossing produced an equal number of seeds per flower). A similar index was also calculated for pods per flower.

Seed Quality

For each cross, measures of seed quality (seed mass, germination rate, and germination velocity) were performed for crosses that produced at least 30 seeds. This was the case for 34 outcrosses, 20 self-crosses, and 0 autonomous crosses. To increase the sample size of selfing, we also added the five

self-crosses that produced between 10 and 30 seeds. Mean seed mass was calculated by averaging the mass of the 30 seeds (or the mass of the total number of seeds when it lay between 10 and 30). For germination tests, experiments were carried out in November 2012. Seeds were decontaminated by soaking in 10% sodium hypochlorite for 15 min and rinsing in water and then were scarified with a scalpel and left in water for 24 h. Then they were sown on wet filter paper placed on a layer of 6-mm glass balls in petri dishes containing water. These petri dishes were randomly placed in a chamber at 18°C in the dark. Seeds were considered germinated when the radicle was 2 mm long. The germination experiment was monitored three times a week for 7 wk (47 d); beyond this time, no further germination occurred.

We estimated germination rate and germination velocity. Germination rate is the number of seeds germinated divided by the number of seeds sown. The coefficient of velocity (CV) is an index that reflects the dynamics of germination, calculated following Kader and Jutzi (2004): $CV = (N_1 + N_2 + \ldots + N_x)/[100(N_1T_1 + \ldots + N_xT_x)]$, where N is the number of seeds germinated each day and T is the number of days between sowing and each day of observation. The higher the coefficient of velocity, the lower the mean germination time.

We also calculated an inbreeding depression index (IDI) for each individual, following Charlesworth and Charlesworth (1987): IDI = 1 − (mean trait after selfing/mean trait after outcrossing). IDI was calculated for seed mass, germination rate, and germination velocity.

Statistical Analysis

Trait-by-trait analyses were performed using the generalized linear model procedure of SAS (SAS Institute 2012). The significance of each effect was determined using type III F statistics. We first used a model in which individuals were nested within populations (three levels), populations were nested within regions (two levels), and regions were nested within ranges (two levels, native and invaded ranges) and crossed with treatment (two levels, self- vs. outcrossing). Individuals were included in the model to take into account the nonindependence between the crossings performed on the same individual. For SCI and IDI, there was a single value per individual, so that the model did not include the individual factor. Range and region were tested as a fixed effect, and population and individual, when included, were tested as a random effect. When the region effect was significant, multiple comparisons between regions were made using Duncan's test.

Whatever the variable, the range effect and the interaction between range and crossing type were never significant. We then used the same model but without the range factor. This model was retained because it had a similar Akaike information criterion and better fits the data. Germination rates, SCI, and IDI were transformed using angular transformation prior to analysis. Correlations between seed mass, germination rate, and germination velocity were performed using the CORR procedure of SAS.

For pods per flower, seeds per pod, and seeds per flower, all individuals were used (35 individuals, 35 outcrosses, and 34 self-crosses). For pod seed mass, germination rate, and germination velocity, values could not be calculated for sterile crosses. Therefore, only individuals that were at least partly self-fertile were taken into account (25 individuals).

Results

Autonomous Self-Pollination (Controls)

In the absence of hand-pollination, the number of pods and seeds produced was very small (only 3.4% of the flowers produced pods, with an average of 2.46 seeds per pod, resulting in 0.058 seeds per flower). This is about 25 times less than the results of hand-pollination using self-pollen (1.43 seeds per flower) and 60 times less than the results of hand-pollination using outpollen (3.35 seeds per flower). When present, autonomously produced pods were located at the base of the bag, near the line that sealed it, in a place where flowers may have been involuntarily crushed during bag opening and closing. Apart from this location, almost no pods were obtained, suggesting that physical manipulation is necessary for efficient pollination. Since we obtained very few seeds per bag, the seeds obtained by autonomous self-pollination were not used for further measurements (seed mass and germination rate).

Fertility (Seed and Pod Production)

The proportions of aborted pods and seeds were low, with an average of 3.5% ± 5.1% of aborted pods and 4.8% ± 7.6% of aborted seeds (mean ± SD). The proportion of aborted pods in outcrosses varied from 0% to 14.3% and from 0% to 17.6 % in self-crosses. The proportion of aborted seeds varied from 0% to 34.3% in outcrosses and from 0% to 34.4% in self-crosses. The difference between the rate of abortion in self- and outcrosses was not significant ($N = 58$, $F_{1, 57} = 2.32$, $P = 0.14$; $F_{1, 57} = 2.71$, $P = 0.11$, respectively). Aborted pods and seeds were not taken into account in further analyses.

The difference between self- and outcrossings was highly significant for seeds per pod, pods per flower, and seeds per flower (table 1). Self-crosses always produced fewer pods per flower and fewer seeds per pod and hence fewer seeds per flower than outcrosses (fig. 1*a*, 1*b*), indicating some level of self-incompatibility. Region effect was significant for seeds per pod and seeds per flower. Duncan tests were performed to make pairwise comparisons between regions. This test was first performed by pooling self- and outcrosses because there was no interaction between regions and crossing type. It was also done using only outcrossing outcomes (fig. 1). The results of the two analyses were the same: plants from Brittany were more fertile than plants from the three other regions (table 1). However, the absence of significant interaction between region and crossing type revealed that the different regions had the same level of self-incompatibility. As a consequence, the SCI did not depend on plant origin and was similar in the four regions (table 2). The SCI varied between individuals, from SCI = 0 (total self-sterility) to full self-fertility (fig. 2).

Population effect was never significant (tables 1, 2), but the number of plants per population was very low, and the different

Table 1

Results of the ANOVA Testing the Effects of Plant Origin and Crossing Type on Fertility and Seed Quality of *Ulex europaeus* Individuals Grown in a Common Garden

		Fertility						Seed quality					
		Pods/flower ($N = 69$, $R^2 = .84$)		Seeds/pod ($N = 64$, $R^2 = .87$)		Seeds/flower ($N = 69$, $R^2 = .89$)		Seed mass ($N = 50$, $R^2 = .94$)		Germination velocity ($N = 50$, $R^2 = .83$)		Germination rate ($N = 50$, $R^2 = .74$)	
Source of variation	df	F	P	F	P	F	P	df	F	P	F	P	F	P
Crossing type	1	37.59	<.001	55.47	<.001	68.78	<.001	1	.35	.563	6.86	.016	1.27	.272
Region	3	2.15	.172	4.66	.036	6.19	.018	3	6.95	.017	9.12	.008	1.08	.419
Population (region)	8	1.64	.169	1.75	.141	1.38	.256	7	.56	.773	1.21	.361	1.59	.216
Individuals (population (region))	23	2.63	.007	2.03	.042	2.66	.006	14	10.43	<.001	1.73	.126	1.85	.098
Region × crossing type	3	.67	.576	1.13	.354	2.48	.081	3	.08	.971	.38	.765	1.06	.389

Notes. N = number of crossing, R^2 = proportion of variation explained by the model. For fertility, all individuals were taken into account (35 outcrossing, 34 self-crossing, $N = 69$). Seeds per pods could not be calculated for crosses that did not produce pods ($N = 64$). For seed quality, only self-fertile individuals were considered (25 outcrossing, 25 self-crossing, $N = 50$). Underlined values indicate significant effects ($P < 0.05$).

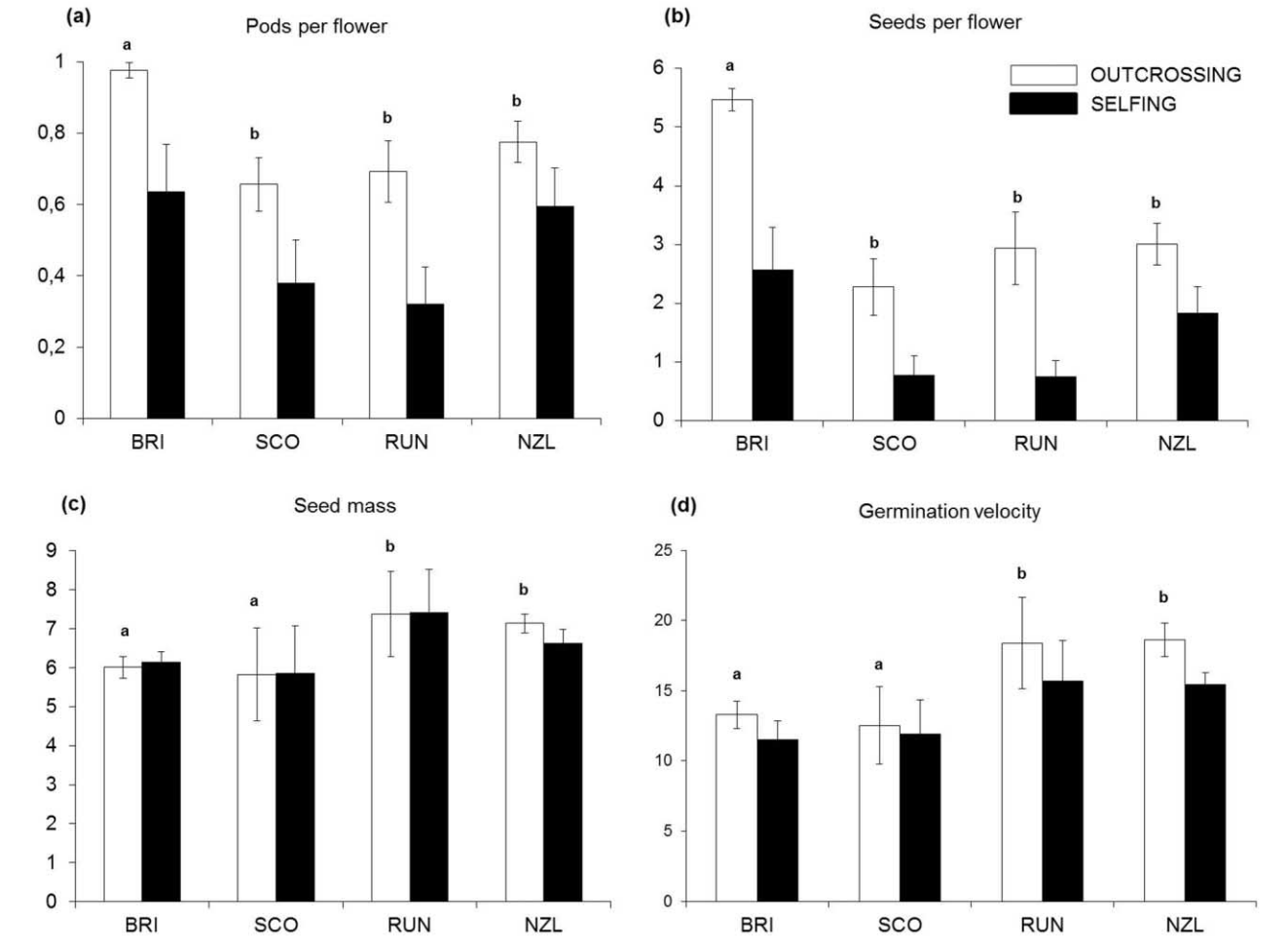

Fig. 1 Results of out- and self-pollinations of *Ulex europaeus* individuals grown in a common garden. For fertility (pods per flower [*a*] and seeds per flower [*b*]), all individuals were taken into account ($N = 35$; N varies between 8 and 9 individuals per region). For seed quality (seed mass [in mg; *c*] and germination velocity [*d*]), only self-fertile individuals were considered ($N = 25$; N varies between 5 and 8 individuals per region). Letters above the bars (mean ± SE) represent the results of pairwise comparisons performed using Duncan's test. BRI = Brittany, SCO = Scotland, RUN = Reunion, NZL = New Zealand.

populations were used only to increase the representativity of the regional sampling. Mean SCI per population is provided for reference (fig. A1, available online).

Seed Quality (Seed Mass and Germination Capacity)

Whatever the crossing type, the average germination rate was very high (98.4% for outcrossing and 97.5% for selfing). There was no difference between self- and outcrossings for seed mass and germination rate (table 1; fig. 1*c*). Germination velocity was significantly higher for seeds from outcrossing than for seeds from selfing, but this difference was small (table 1; figs. 1*d*, 3*a*). The IDI calculated for seed quality was not significantly different from zero, neither for seed mass (IDI = −0.02 + 0.08) nor for germination velocity (IDI = 0.10 + 0.21; mean + SD). As a consequence, we did not conduct ANOVA on IDI.

The population effect was never significant, but the region effect was significant for seed mass and germination velocity (table 1). Duncan tests were performed to make pairwise comparisons between regions. This test was first performed by pooling self- and outcrosses because there was no interaction between regions and crossing type. It was also done using only outcrossing outcomes (fig. 1). The results of the two analyses were the same: plants from Reunion and New Zealand have higher seed mass and higher germination velocity (fig. 3*b*) than plants from Brittany and Scotland. When the four regions were pooled, seed mass and germination velocity were positively correlated, both for seeds from selfing ($N = 25$, $R = +0.41$, $P < 0.05$) and for seeds from outcrossing ($N = 34$, $R = +0.31$, $P < 0.05$). However, when population and region were declared as covariables, the covariance between seed mass and germination velocity was not significant ($N = 25$, $F_{1,24} = 1.56$, $P = 0.23$ for selfing; $N = 34$, $F_{1,33} = 0.00$,

Table 2

Results of the ANOVA Testing the Effects of Plant Origin on Self-Compatibility Index of *Ulex europaeus* Individuals Grown in a Common Garden

		Pods/flower ($N = 34$, $R^2 = .47$)		Seeds/flower ($N = 34$, $R^2 = .45$)	
Source of variation	df	*F*	*P*	*F*	*P*
Region	3	1.20	.369	2.27	.158
Population (region)	8	1.73	.146	1.30	.296

Notes. N = number of individuals for which both out- and self-crossing were performed. R^2 = proportion of variation explained by the model.

$P = 0.99$ for outcrossing). It is thus difficult to know whether this correlation reflects a causal relationship or results from a statistical artifact due to differences among populations.

Discussion

In this study, we demonstrated a high level of variation in self-fertility and a low level of early inbreeding depression in *Ulex europaeus*, but no differences could be detected between the native and the invaded ranges. Flowers can hardly produce seeds unless they have been physically manipulated, indicating that efficient pollination needs to be mediated by insects, be it in plants from native regions or invaded regions. However, we reveal that plants from the invaded regions are characterized by higher seed mass and higher germination velocity than plants from the native regions, two traits that may promote enhanced competitive ability.

Reproductive Success Depends on Pollinators

Whatever their origin, the individuals produced no, or very few, seeds in the absence of active pollinators. The success of pollination thus depends on active pollinators whose presence could be a major limiting factor in the reproduction of this species. The inability to reproduce in the absence of pollination is common in plants, including Fabaceae (e.g., Shi et al. 2010), and may influence their geographical distribution. In its range of origin, gorse flowers from winter to spring and is pollinated by honeybees and bumblebees (Forup and Memmott 2005). In winter, pollination is ensured only by bumblebees, which can be active at temperatures close to 0°C (Heinrich 1979; Bowman et al. 2008). In regions where there are no bumblebees, which is the case in Reunion, pollination at low temperature can be a strong limiting factor. Indeed, in the highest-altitude populations of Reunion, winter flowers do not result in pod production (A. Atlan and M. Tarayre, personal observation). The long flowering period of gorse ensures the production of some seeds in the warmer seasons, and the need for active pollen vectors should restrict gorse establishment in extreme environments.

Levels of Self-Incompatibility Are Highly Variable

Ulex europaeus exhibits a mixed mating system with partial self-incompatibility. The level of self-compatibility varies greatly depending on the individuals, with all possible values from total self-compatibility to total self-incompatibility. A high variability in the level of self-compatibility has been found in other Fabaceae (Golz 2000). Self-incompatibility systems are multiallelic, and their complex genetic determinism can generate continuous phenotypic variation independently of the ploidy level (Hadj-Arab et al. 2010). *Ulex europaeus* is hexaploid, and polyploid plants often have complex self-incompatibility systems with large variations in the self-incompatibility phenotypes (Barrett 1988; Golz 2000; Barringer 2007). In polyploids, variations of self-incompatibility may be explained by two mechanisms. The first mechanism happens when some incompatibility S-alleles are nonfunctional. In this case, only some of the self-pollen grains are incompatible, resulting in variable rates of compatibility depending on the genotype of the mother plant, as observed in the tetraploid *Prunus* (Hauck et al. 2006). The second mechanism, described in *Solanaceae*, happens when only pollen with two copies of an S-allele present in the mother plant is incompatible (Luu et al. 2001). The more S-alleles present in the genotype of the mother plant, the higher proportion of compatible pollen grains there will be. These two mechanisms occur in the case of gametophytic self-incompatibility, which is generally the case in Fabaceae (Barrett 1988). The second mechanism also entails a positive relationship between the number of alleles in the mother plant and its rate of self-compatibility.

The genetic determinism of self-incompatibility in gorse is not known. We can hypothesize that heterozygosity at loci involved in self-incompatibility is linked to the overall heterozy-

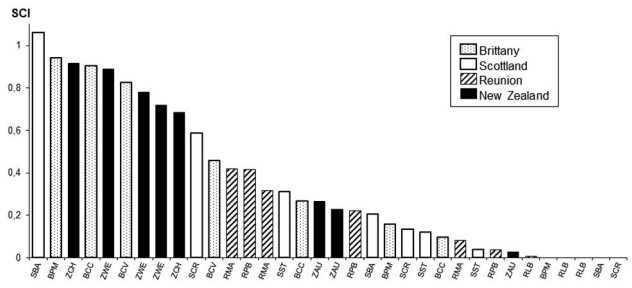

Fig. 2 Self-compatibility index (SCI) calculated from seeds per flower produced by out- and self-pollination of *Ulex europaeus* individuals grown in a common garden ($N = 34$). Each individual is designated by three letters. The first represents the region of origin, and the remaining two represent the population.

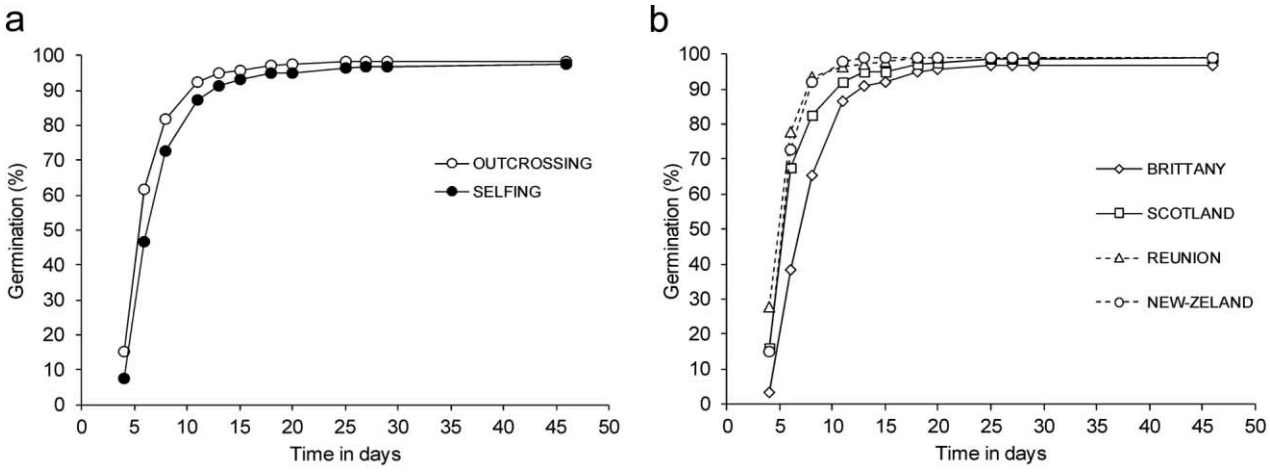

Fig. 3 Germination dynamics of seeds from hand-pollinations of *Ulex europaeus* individuals grown in a common garden. *a*, Comparison between selfing and outcrossing (the four regions are pooled). *b*, Comparisons among the four regions studied (seeds from outcrosses only). In *b*, continuous lines indicate native regions, and dashed lines indicate invasive regions.

gosity of individuals. We therefore tested whether the rate of self-incompatibility was related to the number of alleles found at the six microsatellite loci studied by Hornoy et al. (2013) on the same plants, and we found a negative correlation between the number of alleles and the SCI calculated from the number of seeds per flower ($N = 28, R = -0.50, P < 0.01$). This provides indirect evidence that the intermediate levels of self-compatibility observed are linked with polyploidy.

The high variation in self-incompatibility in gorse can be related to the overall high variation in many other life-history traits found in this species (Atlan et al. 2010; Hornoy et al. 2011). Polyploidy could have increased the flexibility of the gorse mating system and could have favored its multiple successful establishment and invasions.

Self-Incompatibility Is Maintained in the Invaded Regions

The mating systems of plants may evolve following long-distance colonization, because mate limitation favors the establishment of self-fertilizing individuals (Baker 1955; Barrett 1988; Barrett et al. 2008). In invasive species, this may occur either during the initial establishment of introduced populations, if it is accompanied by a bottleneck, or in the colonization fronts of the subsequent geographic expansion. In gorse, the wide range of self-compatibility rates present in the native regions could potentially have allowed such an evolution, but no difference in self-compatibility was observed between regions. In particular, the two regions of origin (Brittany and Scotland) and the two invaded regions (Reunion and New Zealand) contained self-fertile and self-sterile plants in comparable proportions. The absence of traces of such a selection could result from the time elapsed since the introduction, which may have erased the corresponding signal, or from the absence of bottlenecks during the initial introduction. This last point is consistent with the history of the introduction of gorse outside Europe. Gorse plants were imported primarily for agricultural uses; their introduction by early settlers was intentional and was not accompanied by a loss of genetic diversity (Hornoy et al. 2013). Some other characteristics of gorse may also explain why self-fertility was not selected later on during the geographic expansion of the species. First, gorse has a very long flowering period, 2–9 mo, both in its native range (Tarayre et al. 2007) and in its invaded range (Hornoy et al. 2011), which reduces the selection pressure on traits linked with reproductive assurance (Chrobock et al. 2013). Second, gorse produces a large number of seeds with various levels of dormancy (up to 27 yr; Hill et al. 2001), so that crosses can occur between plants from different dispersal events (Pannell and Barrett 1998). Finally, gorse is a perennial species whose individuals can live up to 20 yr. Ensuring immediate reproductive assurance is thus less critical for gorse than for annual species (Pannell and Barrett 1998). An increase in self-fertility was observed in the two annual species *Echium plantagineum* (Barrett et al. 1989) and *Eichhornia paniculata* (Petanidou et al. 2012) but not in the three perennial species *Senecio inaequidens* (Lafuma and Maurice 2007), *Lythrum salicaria* (Colautti et al. 2010), and *Olanum elaeagnifolium* (Petanidou et al. 2012). Our results, together with these previous studies, support the hypothesis that perenniality strongly reduces the selection of traits linked with reproductive assurance during the invasion process.

Seed Traits Did Not Depend on Crossing Type but Varied with Plant Origin

Early inbreeding depression can affect seed traits by increasing seed abortion (Husband and Schemske 1996; Kittelson and Maron 2000; Shi et al. 2010) and/or decreasing seed mass or seed germination rates (Hossaert-McKey and Bronstein 2001; Collin et al. 2009). Here, seed abortion, seed mass, and germination rate were similar after self- versus outpollination. Germination velocity was higher in seeds from out-

crossing than in seeds from selfing, but the inbreeding depression calculated from this trait was not significantly different from zero. There was therefore no evidence for early inbreeding depression on seed traits. However, we did not test whether inbreeding depression induces late effects such as reduction in survival, growth, or fertility of the offspring.

Seed mass and germination velocity were significantly higher for the plants from the two invaded regions (Reunion and New Zealand) than from the two native regions (Brittany and Scotland). The difference in seed mass is in contradiction with previous results of Buckley et al. (2003) and Hornoy et al. (2011). However, the study of Buckley et al. (2003) was made on seeds collected in natural populations and was therefore subject to environmental variations known to influence seed size (Giles 1990). The study of Hornoy et al. (2011) was made in the same experimental garden with the same plants as our study but using open pollination. In these two previous studies, noise due to variations in the plant environment or in pollen origin could have masked a genetic increase in seed mass in the populations from the invaded regions.

An increase in seed mass in invaded populations has been found in other species (e.g., *Cytisus scoparius* [Buckley et al. 2003] and *Centaurea stoebe* [Hahn et al. 2013]), where it was regarded as adaptive. Indeed, an increase in seed mass is often linked to an increase in germination rate or in seedling vigor (Grime 1981; Bretagnolle 1995; Westoby et al. 1996). Here, we found no difference in germination rates, but we observed that seeds from invaded regions germinated faster than seeds from native regions, and Hornoy et al. (2011) observed that gorse seedlings from invaded regions grow faster than seedlings from native regions. Plants in invaded environments therefore evolved toward producing seeds that are heavier and germinate faster (this study) and seedlings that grow faster (Hornoy et al. 2011). This evolution can promote seedling competitive ability during the colonization stages, as has been shown in other invasive plants (Perglova et al. 2009; Hahn et al. 2013).

Conclusion

Our study showed a wide variability in self-compatibility in gorse together with a very low level of early inbreeding depression. These two characteristics give the species a high potential for evolution toward self-fertility, but such an evolution was not observed in the invaded regions. The long flowering period of the species, its long lifetime, and the dormancy of its seeds, coupled with intentional and multiple introductions, are probably the factors that limited selection for an increased reproductive assurance. Together with other studies (Lafuma and Maurice 2007; Colautti et al. 2010; Petanidou et al. 2012), this result challenges the application of Baker's rule to the evolution of perennial invasive species and suggests that other selective pressures are predominant in their invasion process. Beyond fertility and vegetative growth, already identified as important factors of plant invasiveness, the history of introduction; the level of ploidy; and life-history traits such as flowering duration, pollination ecology, seed dormancy, and perenniality are key features that have to be taken into account to improve our understanding of the dynamics and evolution of introduced species.

Acknowledgments

We thank Louis Parize, Olivier Clain, and Mathilde Latron for technical assistance; Alan Scaife and Lisa Schermann for the English editing; and Jean-Sebastien Pierre for statistical help. We also thank the editor and the anonymous reviewers for their constructive comments on a previous version of this article.

Literature Cited

Atlan A, M Barat, A Schermann-Legionnet, L Parize, M Tarayre 2010 Genetic variation in flowering phenology and avoidance of seed predation in native populations of *Ulex europaeus*. J Evol Biol 23:362–371.

Baker HG 1955 Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. Evolution 9:347–349.

——— 1974 The evolution of weeds. Annu Rev Ecol Syst 7:1–24.

Barrett SCH 1988 The evolution, maintenance and loss of self-incompatibility systems. Pages 98–124 *in* JL Doust, LL Doust, eds. Reproductive strategies of plants: patterns and strategies. Oxford University Press, Oxford.

——— 2013 The evolution of plant reproductive systems: how often are transitions irreversible? Proc R Soc B 280:20130913.

Barrett SCH, RI Colautti, CG Eckert 2008 Plant reproductive systems and evolution during biological invasion. Mol Ecol 17:373–383.

Barrett SCH, LD Harder 1996 Ecology and evolution of plant mating. Trends Ecol Evol 11:73–79.

Barrett SCH, TM Martin, BC Husband 1989 The dissolution of a complex genetic polymorphism: the evolution of self-fertilization in tristylous *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae). Evolution 43: 1398–1416.

Barringer BC 2007 Polyploidy and self-fertilization in flowering plants. Am J Bot 94:1527–1553.

Bowman G, M Tarayre, A Atlan 2008 How is the invasive gorse *Ulex europaeus* pollinated during winter? a lesson from its native range. Plant Ecol 197:197–206.

Bretagnolle F 1995 The influence of seed size variation on seed germination and seedling vigour in diploid and tetraploid *Dactylis glomerata* L. Ann Bot 76:607–615.

Buckley YM, P Downey, SV Fowler, R Hill, J Memmot, H Norambuena, M Pitcairn, et al 2003 Are invasives bigger? a global study of seed size variation in two invasive shrubs. Ecology 84:1434–1440.

Charlesworth D, B Charlesworth 1987 Inbreeding depression and its evolutionary consequences. Annu Rev Ecol Syst 18:237–268.

Chater EH 1931 A contribution to the study of the natural control of gorse. Bull Entomol Res 22:225–235.

Chrobock T, CN Weiner, M Werner, N Blüthgen, M Fischer, M van Kleuden 2013 Effects of native pollinator specialization, self-compatibility and flowering duration of European plant species on their invasiveness elsewhere. J Ecol 101:916–923.

Clements DR, DJ Peterson, R Prasad 2001 The biology of Canadian weeds: contribution 112, *Ulex europaeus* L. Can J Plant Sci 81: 325–337.

Colautti RI, NA White, SCH Barrett 2010 Variation of self-incompatibility within invasive populations of purple loosestrife (*Lythrum salicaria* L.) from eastern North America. Int J Plant Sci 171:158–166.

Collin CL, L Penet, JA Shykoff 2009 Early inbreeding depression in the sexually polymorphic plant *Dianthus sylvestris* (Caryophyllaceae): effects of selfing and biparental inbreeding among sex morphs. Am J Bot 96:2279–2287.

Davies JT, JE Ireson, GR Allen 2007 The impact of the gorse spider mite, *Tetranychus lintearius*, on the growth and development of gorse, *Ulex europaeus*. Biol Control 41:86–93.

Davis MA, K Thompson, JP Grime 2005 Invasibility: the local mechanism driving community assembly and species diversity. Ecography 28:696–704.

Delerue F, M Gonzalez, A Atlan, S Pellerin, L Augusto 2013 Plasticity of reproductive allocation of a woody species (*Ulex europaeus*) in response to variation in resource availability. Ann For Sci 70: 219–228.

Facon B, RA Hufbauer, A Tayeh, A Loiseau, E Lombaert, R Vitalis, T Guillemaud, et al 2011 Inbreeding depression is purged in the invasive insect *Harmonia axyridis*. Curr Biol 21:424–427.

Forup ML, J Memmott 2005 The restoration of plant-pollinator interactions in hay meadows. Restor Ecol 13:265–274.

Fridley JD, JJ Stachowicz, S Naeem, DF Sax, EW Seabloom, MD Smith, TJ Stohlgren, et al 2007 The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. Ecology 88:3–17.

Giles BE 1990 The effects of variation in seed size on growth and reproduction in the wild barley *Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*. Heredity 64:239–250.

Goday O, DM Richardson, F Valladares, P Castro-Diez 2009 Flowering phenology of invasive alien plant species compared with native species in three Mediterranean-type ecosystems. Ann Bot 103: 485–494.

Golz J 2000 Mutational approaches to the study of self-incompatibility: revisiting the pollen-part mutants. Ann Bot 85:95–103.

Grime JP 1981 The role of seed dormancy in vegetation dynamics. Ann Appl Biol 98:555–558.

Hadj-Arab H, AM Chèvre, T Gaude, V Chable 2010 Variability of the self-incompatibility reaction in *Brassica oleracea* L. with S15 haplotype. Sex Plant Reprod 23:141–151.

Hahn MA, T Lanz, D Fasel, H Müller-Schärer 2013 Increased seed survival and seedling emergence in a polyploid plant invader. Am J Bot 100:1555–1561.

Hao JH, S Qiang, T Chrobock, M van Kleunen, QQ Liu 2011 A test of Baker's law: breeding systems of invasive species of Asteraceae in China. Biol Invasions 13:571–580.

Hauck NR 2005 Accumulation of nonfunctional S-haplotypes results in the breakdown of gametophytic self-incompatibility in tetraploid prunus. Genetics 172:1191–1198.

Hauck NR, H Yamane, R Tao, AF Iezzoni 2006 Accumulation of nonfunctional S-haplotypes results in the breakdown of gametophytic self-incompatibility in tetraploid prunus. Genetics 172:1191–1198.

Hayes KR, SC Barry 2007 Are there any consistent predictors of invasion success? Biol Invasions 10:483–506.

Heinrich B 1979 "Majoring" and "minoring" by foraging bumblebees, *Bombus vagans*: an experimental analysis. Ecology 60:245–255.

Hill RL, AH Gourlay, RJ Barker 2001 Survival of *Ulex europaeus* seeds in the soil at three sites in New Zealand. N Z J Bot 39: 235–244.

Hornoy B, A Atlan, V Roussel, YM Buckley, M Tarayre 2013 Two colonisation stages generate two different patterns of genetic diversity within native and invasive ranges of *Ulex europaeus*. Heredity 111:355–363.

Hornoy B, A Atlan, M Tarayre, S Dugravot, M Wink 2012 Alkaloid concentration of the invasive plant species *Ulex europaeus* in relation to geographic origin and herbivory. Naturwissenschaften 99: 883–892.

Hornoy B, M Tarayre, M Hervé, L Gigord, A Atlan 2011 Invasive plants and enemy release: evolution of trait means and trait correlations in *Ulex europaeus*. PLoS ONE 6:e26275.

Hossaert-McKey M, JL Bronstein 2001 Self-pollination and its costs in a monoecious fig (*Ficus aurea*, Moraceae) in a highly seasonal subtropical environment. Am J Bot 88:685–692.

Husband BC, DWS Schemske 1996 Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. Evolution 50:54–70.

Kader MA, SC Jutzi 2004 Effects of thermal and salt treatments during imbibition on germination and seedling growth of sorghum at 42/19°C. J Agron Crop Sci 190:35–38.

Kittelson PM, JL Maron 2000 Outcrossing rate and inbreeding depression in the perennial yellow bush lupine, *Lupinus arboreus* (Fabaceae). Am J Bot 87:652–660.

Kueffer C, CC Daehler, CW Torres-Santana, C Lavergne, JY Meyer, R Otto, L Sylva 2010 A global comparison of plant invasions on oceanic islands. Perspect Plant Ecol Evol Syst 12:145–161.

Lafuma L, S Maurice 2007 Increase in mate availability without loss of self-incompatibility in the invasive species *Senecio inaequidens* (Asteraceae). Oikos 116:201–208.

Lee CE 2002 Evolutionary genetics of invasive species. Trends Ecol Evol 17:386–391.

Lloyd DG, DJ Schoen 1992 Self-fertilization and cross-fertilization in plants. 1. Functional dimensions. Int J Plant Sci 153:358–369.

Lowe S, M Browne, S Boudjelas, M De Poorter 2000 100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the Global Invasive Species Database. World Conservation Union (IUCN), Auckland.

Luu DT, X Qin, G Laublin, Q Yang, D Morse, M Cappadocia 2001 Rejection of S-heteroallelic pollen by a dual-specific s-RNase in *Solanum chacoense* predicts a multimeric SI pollen component. Genetics 159:329–335.

Murren CJ, MR Dudash 2012 Variation in inbreeding depression and plasticity across native and non-native field environments. Ann Bot 109:621–632.

Pannell JR, SCH Barrett 1998 Baker's law revisited: reproductive assurance in a metapopulation. Evolution 52:657–668.

Perglova I, J Pergl, H Skalova, L Moravcova, V Jarosik, P Pysek 2009 Differences in germination and seedling establishment of alien and native *Impatiens* species. Preslia 81:357–375.

Petanidou T, RC Godfree, DS Song, A Kantsa, YL Dupont, NM Waser 2012 Self-compatibility and plant invasiveness: comparing species in native and invasive ranges. Perspect Plant Ecol Evol Syst 14:3–12.

Pyšek P, DM Richardson 2007 Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? Pages 97–125 *in* W Nentwig, ed. Biological invasions. Springer, Berlin.

Rambuda TD, SD Johnson 2004 Breeding systems of invasive alien plants in South Africa: does Baker's rule apply? Divers Distrib 10: 409–416.

Rees M, RL Hill 2001 Large-scale disturbances, biological control and the dynamics of gorse populations. J Appl Ecol 38:364–377.

Richardson DM, P Pyšek, M Rejmanek, MG Barbour, FD Panetta, CJ West 2000 Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. Divers Distrib 6:93–107.

SAS Institute 2012 Base SAS 9.3 Procedures Guide. SAS Institute, Cary, NC.

Shi X, JC Wang, DY Zhang, JF Gaskin, BR Pan 2010 Pollination ecology of the rare desert species *Eremosparton songoricum* (Fabaceae). Aus J Bot 58:35–41.

Tarayre M, G Bowman, A Schermann-Legionnet, M Barat, A Atlan 2007 Flowering phenology of *Ulex europaeus*: ecological consequences of variation within and among populations. Evol Ecol 21: 395–409.

van Kleunen M, JC Manning, V Pasqualetto, SD Johnson 2008 Phylogenetically independent associations between autonomous self-fertilization and plant invasiveness. Am Nat 171:195–201.

Westoby M, M Leishman, J Lord 1996 Comparative ecology of seed size and dispersal. Philos Trans R Soc B 351:1309–1318.

ANNEXE 2

What can explain the large seed bank size of the invasive shrub *Ulex europaeus* in invaded regions ?

Cette annexe est adaptée du manuscrit « *What can explain the large seed bank size of the invasive shrub Ulex europaeus in invaded regions ?* » par Bakker M.R., Udo N., Atlan A., Gire C., Gonzalez M., Graham D., Leckie A., Milin S., Niollet S., Xue J., Delerue F (soumis)

Abstract

Here, we investigate seed bank size and stand dimensions of the invasive species European gorse (*Ulex europeaus* L.), along with pre-dispersal seed predation, viability of seeds in the seedbank and dispersal pattern of seeds outside of the gorse stands. We compared the native region (France) and two regions where the species is invasive, one with introduced seed predators for biological control (New Zealand) and one where seed predators are absent (La Réunion). Results showed larger a two times larger plant biomass in invasive New Zealand relative to invasive La Réunion and native France. There was no pre-dispersal seed predation in La Réunion and the predation levels were similar in France and the region where predators were introduced (New Zealand). Seeds were found in decreasing numbers up to five m from the gorse stands in each region. This decrease was faster in La Réunion, perhaps due to wetter air conditions or smaller dimensions of the gorse plants. Viability of seeds in the seed bank was not different between regions, but seed banks were 9 to 14 times higher in the two invasive regions compared to the native region. Seed bank density showed positive relationships with stand basal area in all regions. These relationships had similar slopes but the intercepts differed significantly in the ascending order France < New Zealand < La Réunion. We propose that seed predation (due to natural or introduced predator pressure) is the main factor explaining the differences in observed seed bank densities of gorse. Our study indicates that higher seed banks in both invasive regions could explain the success of the species in this environment and confirm the role seed predators could play in reducing the seed banks of this species.

1. INTRODUCTION

The performance of plants in terms of reproduction, growth and capacity to persist in a given ecosystem over time, may differ between their native region and non-native one where they have been established. This is the case for the size of the seed bank which can play a major role in the geographic expansion potential through a greater dispersion in time and in space. Mason et al. (2008) showed in their meta-analysis that plants in invasive contexts were found to have higher seed production than in native contexts. This is partially in line with the earlier sketch of invasiveness outlined by Rejmánek (1996), who expected also a higher overall amount of seeds. For *Genista monspessulana*, Herrera et al. (2011) reported a higher seed bank density in the invasive context. Grigulis et al. (2001) found for *Echium plantagineum* that seed bank survival rate was not significantly different between invaded and native regions and was fairly high (60–70%) in both cases, but seed bank incorporation by new seeds was about three times higher for the invaded region.

European gorse (*Ulex europeaus* L.), a species native to Western Europe has been introduced and become invasive in parts of North and South America, Australia, New Zealand and other coastal areas throughout the world (Norambuena et al. 2000, Clements et al. 2001), Gonzalez et al. (2010) revealed that gorse seedbanks in the native region, under maritime pine stands are consistently less important than in invaded regions previously studied. Based on the literature, several non-exclusive hypotheses could explain the differences between native and invasive seed bank densities of gorse. We present these hypotheses respecting the sequential order of the three different steps regarding gorse seed bank replenishment and persistence: 1) seed production by plants; 2) pre-dispersal seed predation 3) dispersal and accumulation of seeds in soils. First, a higher seed bank can be related to a higher seed production of mature plants. Indeed, it is well known that reproductive output and vegetative biomass of plants are related (Weiner et al. 2009). Thus a higher seed production could result from bigger gorse plants, or from higher seed production per unit of vegetative biomass in invasive areas relative to native areas (Weiner et al. 2009). The described maximum values for gorse size in the invaded region of New Zealand (i.e. up to 15–30 yrs of age, 4–7 m tall, 8–20 cm in diameter; Moss 1959, Lee et al. 1986) would be in favour of the 'bigger' individuals in invaded areas, as such older and bigger individuals rarely occur in native areas (Delerue, 2013). Second, gorse has been introduced throughout the world without its main seed predators Exapion ulicis (the gorse seed weevil) and Cydia succedana (the gorse pod moth). This release from natural enemies likely impacts the number of seeds produced, dispersed and stocked in the seed bank. Various countries (Chile, Australia, and New Zealand) have developed the biocontrol of gorse by introducing seed predators from native areas (Hill et al. 2000, Norambuena et al. 2000, Rees and Hill 2001, Hill et al. 2008). However, even in New Zealand where five other agents have been introduced next to the two most important seed predators, seed destruction rarely reaches high levels compared to native areas (Hill et al. 1991; Delerue et al 2014). In other regions, like La Réunion, seed predators have never been introduced. Third, a larger seed bank size can result from greater longevity of seeds in soils, i.e. losses from the seed bank due to germination,

predation in the soil or mortality of the seeds in the soil are lower. Such differences in longevity could be explained by the evolution of seed characteristics itself (for example thickness of the seed coat, or integumentary dormancy of the seeds), or a less "aggressive" biotic or abiotic environment in soils in introduced areas. However, it has been shown in New Zealand that the proportion of seeds that survive after 20 years falls below 1% in most sites (Hill et al. 2001), assuming that the long persistence of gorse seeds even in this invasive context may be rather restricted.

Our main aim was to explore the importance of the different steps related to the building up of the seed bank in both native and invasive contexts. To do so, the framework regarding plant size and reproductive output was particularly useful. Reproduction consumes carbohydrates and nutrients provided by vegetative tissues. This led to the study of reproductive allocation by scrutinizing Reproductive output (R) – Vegetative tissues (V) relationships (Klinkhamer et al. 1992, Weiner et al. 2009). As the R-V relationship has been demonstrated for gorse (i.e. bigger gorse plants produce more seeds, Delerue 2013), we propose to extend the classical R-V relationships to study the possible relationship between seed bank size and plant size, which permits including the processes of pre-dispersal seed predation, dispersal and accumulation of seeds in the soil. In agreement with earlier work regarding plant size and reproductive output (Sugiyama and Bazzaz 1998, Weiner et al. 2009, Delerue et al. 2013, Delerue 2013), the relationships are presented using logarithmic scales with basal area as the metric for plant size one the x-axis and seed bank size one the y-axis (figure 1).

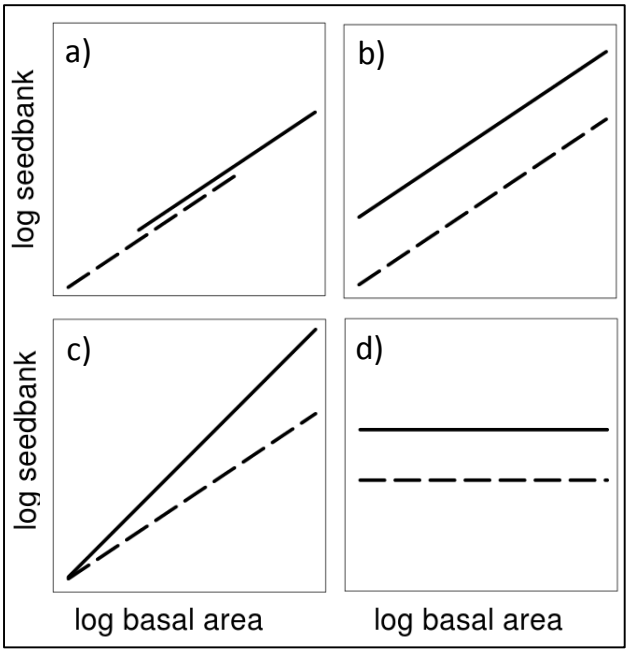

Figure 1 - Possible relationships between basal areas and seedbank sizes. A higher seedbank size is considered in invasive (solid lines) compared to native (dotted lines) areas.

Three of these relationships show a positive relationship between basal area and seed bank size, while the last one shows no relationship. When a positive relationship exists, it implies that seed bank composition is largely impacted by the present seed production determined by plant size. Regarding a positive relationship in its most simple representation, the seed bank

size increases because plants are bigger in invasive contexts, and produce more seeds (figure 1a). In the second case, the intercept of the relationship changes but the slope is unmodified (figure 1b), which indicates that the proportional coefficient changes. A higher proportion of the resources captured by the gorse plants accumulates as seeds in the seed bank. The reasons for this pattern can be threefold: i) a higher proportion of the resources is devoted to reproduction; ii) a lower proportion of seeds is destroyed by seed predators prior to primary dispersal and iii) a lower proportion of the seeds disappears from the seed bank in the soil. In the third case, the slope of the relationship is different between native and invasive regions (figure 1c). Here, one may imagine a new strategy of resource allocation in invasive areas, with more resources per unit biomass allocated in the invasive regions as the plants grow bigger. It is less clear to picture the role of seed predators and removal from the seed bank in the soil in this case. Finally, moving from the classical RV relationship already demonstrated (Delerue 2013) to a more elaborated SV relationship, it could be that the seed bank size does not show any relationship with the size of the plants (figure 1d). This implies that the relationship is broken after seed production, i.e. during the phases of seed predation and accumulation in the soil. In this latter case, for bigger plants, proportionally more seeds are predated or removed from the soil for instance by the action of ants (Richardson et al. 2000). This absence of a positive relationship can also result from accumulation and persistence of seeds in the seed bank over a long time, while gorse stand characteristics and basal area change. In that case, the present seed production (determined by plant size) contributes little to the seed bank composition.

The comparison of field data with our theoretical frame will permit us to exclude or validate the factors responsible for the formation of the huge seed banks reported for invasive relative to native contexts (Puentes et al. 1988, Gonzalez et al. 2010). To this end, we collected plant and seed bank data from three geographical regions: the native region (France) and two regions where the species is invasive, one with introduced seed predators for biological control (New Zealand) and one where seed predators where absent (La Réunion).

The objectives of the study are (i) to assess and compare the size of the seedbank and the plant dimensions of European gorse in the three regions selected as native (France), invasive with imported seed predators as biocontrol (New Zealand) and invasive with no biocontrol (La Réunion); along with this we determined and compared the pre-dispersal predation levels in pods and the seed viability of the seeds in the seedbank; (ii) to quantify the distribution of seeds in front of the gorse stand as a metric for dispersion capacity in the three regions; (iii) to investigate the relationships between seedbank size and plant size using seedbank and plant dimensions, pod predation level and seed viability data of the three regions.

We hypothesized with regards to objective 1 that seedbanks are better supplied (i.e larger) in invasive conditions than in natural conditions due to a higher net seed production related to absence of seed predators (La Réunion) or activity of seed predators only in one seeding period (New Zealand). We had no *a priori* expectations relative to the dispersal capacity of seeds for increasing distance of the gorse stands (objective 2) expect that when there are more seeds produced the chance of finding some further away would also increase. Finally,

we expected a positive relationship between plant dimensions and seed banks (objective 3) with no expectations to the shape of this relationship.

2. METHOD

2.1. Study species

European gorse (Ulex europeaus L.) is native to the European Atlantic coast. It is a spiny, nitrogen fixing species, with reports stating maximum heights of 4–7 m tall, maximum ages of 15–30 years old, and a prolific annual seed production (Chater 1931, Moss 1959, Lee et al. 1986, Augusto et al. 2005, Gonzalez et al. 2010). The species has the capacity to resprout from stumps and then is able to produce flowers again within one or two years. The majority of the seed rain takes places within 2 m of the parent plant but some may reach distances up to 5 m (Hill et al. 1996). Seed banks are reported to be long-lasting in some cases and then may persist for some decades (Chater 1931, Hill et al. 2001). Gorse has intentionally been introduced in New Zealand (before 1835) and in La Réunion (in the 1850s). Then, a century after their introduction in New Zealand, some natural enemies have been introduced, whereas no biological control has ever been set up in La Réunion. The biological control in New Zealand includes two seed feeding enemies (seed weevils and gorse pod moths) and five foliage feeding enemies (Rees and Hill 2001, Hill and Gourlay 2002). Flowering typically occurs once a year in its native region (with some individuals flowering the year round) but in some invaded regions (as in New Zealand) seed production is bivoltine (Hill et al. 1996, 2001), even though one of the flowering periods produces much more seeds than the other (Hill et al. 1991, Atlan et al. 2010). Predators typically are more active at one seeding period than the other, so that predation is only effective in one of both flowering periods (Hill et al. 1991). At the best, seed weevils and gorse pod moths were reported to be able to eliminate as much as 90% of the total annual seed production in New Zealand in some cases (Hill et al. 2000).

2.2. Site description

Six sites were established in each of the following three geographical regions: France, New Zealand, and La Réunion. In France the sites were in the Atlantic range where the species naturally occurs, with two sites in Bretagne, two in the Landes area in Aquitaine and two on the lower hill slopes of the Pyrenees (table 1). In New Zealand two sites were chosen on North Island, two on South Island on the Canterbury plains close to the coast and two sites on South Island on the hilly slopes. In La Reunion, the sites were distributed across all the populations present on the island. Site selection was done to ensure, as far as possible, general homogeneity regarding main stand characteristics, and all sites were situated on rather flat conditions (less than 5% slope). We excluded very young or old plants, focusing on rather homogeneous gorse thickets with high stem density, always under full sunlight conditions (no stands under forest canopy). We also considered the presence of a well-defined border between the stand and the open area in front of it to evaluate the ability of population expansion in front of the stand thanks to seed dispersal. As result, the sites were essentially situated on or next to agricultural land. As

far as land-owner knowledge was traceable back historically, the dominant land use had not changed for the last decades. The altitudes above sea level varied from close to see level in New Zealand to nearly 2000 m in La Réunion (table 1).

Table 1 – Main characteristics of the *Ulex europaeus* populations sites in France, New Zealand, and La Réunion sampled for seedbank and stand structure.

Population (symbol)	Latitude	Longitude	Elevation (m)	Location†
France				
St Michel de Rieufret (FR1)	44.37°N	0.27°W	60	Forest (edge)
Salles - La Caplanne (FR2)	44.33°N	0.56°W	23	Open forest
St Pée sur Nivelle (FR3)	43.22°N	1.32°W	100	Hay production
Ascain (FR4)	43.20°N	1.35°W	219	Hay / pasture
Monterfil (FR5)	48.03°N	2.00°W	90	Edge / heathland
Paimpont (FR6)	47.59°N	2.13°W	157	heathland
Réunion				
Maido (LR1)	21.06°S	55.37°E	1836	Roadside
Champs de Foire (LR2)	21.20°S	55.58°E	1640	Field hedge
Sicalait (LR3)	21.22°S	55.58°E	1618	Fallow
Piton de l'eau (LR4)	21.18 °S	55.69 °E	1988	Heathland
Montvert (LR5)	21.28°S	55.60°E	1579	Pasture
Calistemon (LR6)	21.28°S	55.58°E	1330	Heathland
New Zealand				
Matata (NZ1)	37.89°S	176.73°E	260	pasture
Mamuka (NZ2)	38.05°S	176.06°E	560	pasture
Pines beach_poplar (NZ3)	43.21°S	172.41°E	5	pasture
Pines beach_inside (NZ4)	43.21°S	172.41°E	5	pasture
Torless farm_S (NZ5)	43.17°S	171.54°E	519	pasture
Torless farm_N (NZ6)	43.17°S	171.54°E	550	pasture

† Landuse at present, but in most cases unchanged for the last decades (as far as we could track down the history)

2.3. Gorse stand inventory

On each site, an 18m² zone was delimited to realize the gorse stand inventory (figure 2). Each of the 18 plots was identified and numbered and all gorse stems were inventoried in three size classes (Delerue et al. 2015): seedlings (less than 12 cm tall), premature gorses (12–40 cm tall) and adults (more than 40 cm tall). Seedlings and premature individuals were simply counted. Adult gorse stems were cut for measurements and removed preparing also for subsequent seedbank sampling. We assessed the diameters at 10 cm and total plant heights. Based on this field inventory, a set of descriptors was computed at the m^2 level and the stand level for each site. These descriptors include the number of stems per m^2, number of stems for the site (on the 18 m^2 sampled), the minimum and maximum diameter and height for each m^2 and each site (18 m^2 sampled). Using the diameter at 10 cm, basal areas (mm^2) per stem and per m^2 (summing the basal areas for each stem within the m^2) were computed. Finally, a total

Plant Aerial Biomass (in g) was computed by the formula: PAB (g) = 0.639xD10 exp 2.117 (Delerue 2013) for each stem and per m^2 (by summing the values of the individual stems).

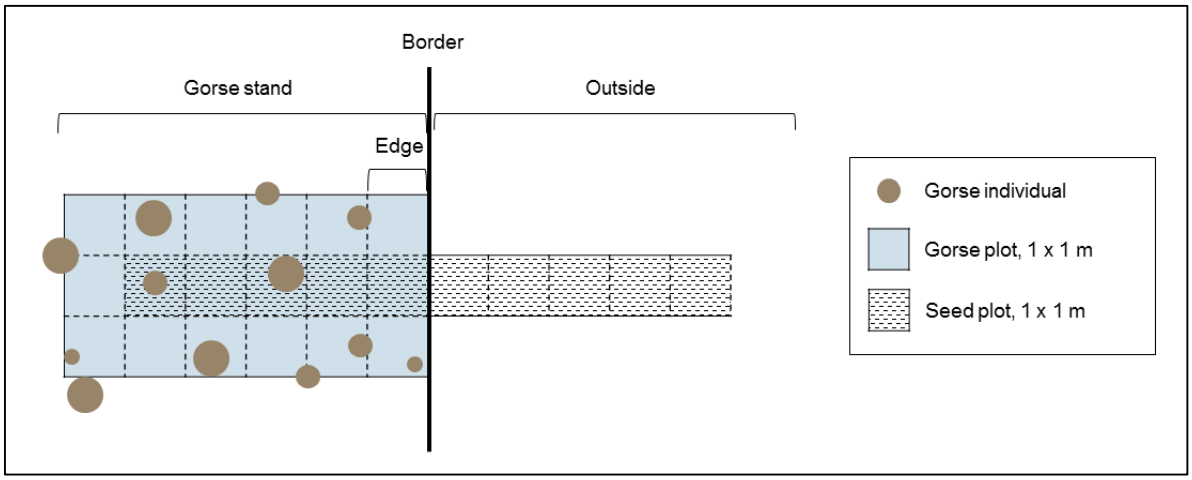

Figure 2 - Outlay of the field work within and outside of the *Ulex europaeus* stands

2.4. Seed bank assessment

After the gorse harvest, we used the first five one m^2 plots of the middle strip for seedbank sampling (inside the gorse stand) and expanded this strip by including 5 more one m^2 plots outside the gorse stand (figure 2). The total gorse seedbank transect was thus 10 m long. The five internal plots for seedbank sampling were all surrounded by cells used for the stand inventory. Indeed it has been shown that most of the seed rain in gorse stands with a dense canopy occurs close to the parent plant and the seed rain drops considerably for distances greater than 1 m in case of dense gorse canopies (Hill et al. 1996). Therefore, the gorse plants present in the one m zone around the internal five m strip likely are the plants that are the ones effectively contributing to the seed rain in the internal strip.

At each seed plot of 1 m^2 the transect, the seed bank was sampled using a seed plug with an internal diameter of 2.1 cm and an inserted length of 5 cm (Niollet et al. 2014). The top 5 cm of the soil represented 75–90% of the seedbank comprised in the top 15 cm of the soil in reports from New Zealand for scrubland with gorse (Moss 1959, Ivens 1978, Zabkiewicz and Gaskin 1978) and 35% in a pine forest having gorse in the understory in the native region, France (Gonzalez et al. 2010). As all our seedbanks were sampled under gorse stands, the top 5 cm presumably represent the larger part of the total seed bank in these soils, even though it is likely that more seeds occur at greater soil depths (5–15 cm or even below).

30 sampling pits were distributed regularly over the entire m^2 and pooled in to one sample for each m^2 in a plastic bag and conditioned. The samples were stored in the lab at low temperatures (1 to 4° C) until sample processing. All the seeds present in plastic bags were counted (already germinated or not). Unlike in the French samples, where some seeds of ericaceous species could be confounded with the gorse seeds, no seeds of other species featured

visual resemblance to the gorse seeds in both other regions. The number of germinated seeds plus the number of seeds retrieved during the sieving steps were expanded as a seed bank density in number per m^2. We assume that it is very unlikely that no seeds would be present under gorse thickets over a surface of 1 m^2. Thus, in the few one m^2 plots below the gorse stand in France where our sampling detected no seeds, we chose to estimate the seedbank density as the lowest density reported for France in such conditions (i.e. 66 seeds m^{-2}; Gonzalez et al. 2010). This is less than one seed per 30 seed plug samples.

2.5. Seed viability

Viability tests were performed on subsamples of 6 seeds per site using a chemical tetrazolium test (Marrero et al. 2007). Two replicates of the test were performed. Seeds were placed between two Whatman® papers with water in Petri dishes. Once the seeds were sufficiently imbibed, embryos were excised and placed in Petri dishes filled with tetrazolium solution in an oven for 48h. Then colouration embryos was observed. The seeds were considered as viable (embryo stained in red) or non-viable (white embryo or ambiguous colouration). A non-negligible part of the seeds was still dry after one year of experiment. On these last seeds the tegument of the seeds was scarified to boost imbibition of the seeds. The same steps of the test were run after this scarification.

2.6. Seed number and predation rate in pods

Ripe pods were collected from distinct mature gorse plants in each population and conditioned them in envelopes until processing (between 30 to 50 pods according to the sites). Pods were opened and inspected for seed predators (larvae or adult seed weevils, moth larvae and so on; cf Delerue et al. 2014 for a description of the predator diversity). We assessed the number of seeds per pod on intact pods. Once a pod is infested, the proportion of seeds destroyed in the infested pod is always high and varies little between 80 to 100%, independently of the kind of predator (weevil or moth). Thus, we used the number of pods predated over the total number of pods inspected as the metric for seed predation for each site.

2.7. Soil composition

Composite soil samples were prepared using the soils of the seed bank sampling, i.e. one composite was prepared per site by mixing aliquots of equal size for the entire 10 m strip of sampling. The soil pH–H_2O was determined in a water/soil suspension with a mass-to-volume ratio of 1 g: 2.5 mL. Soil texture was determined by a mechanical dispersion decantation method (Piper 1950) leading to the size classes clay (<0.003mm), silt (0.003–0.063 mm) and sand (>0.063 mm). Total organic C and N contents were assessed using a dry combustion method with oxygen and a CN Analyser. Total P was analysed by a segmented flow analyser after HNO_3/HCl digestion. Exchangeable Ca, K, Mg and Na were measured by ICP-MS after 1M NH_4COOH extraction and the total Cation Exchange Capacity (CEC) was measured by FIA colorimetry after 1M NH_4COOH extraction (Metson method).

2.8. Statistical analysis

For the general comparisons between geographical regions for seedbank densities and gorse stand characteristics we used the SAS 9.4 package to compute the descriptive statistics means and standard errors. Then, based on these averages values, non-parametric Kruskal-Wallis tests were used to test significant differences between regions for the stem density, stem diameter, stem heights, basal area, plant aerial biomass, average number of seeds, pod predation rate, seed viability, size of the seedbank and soil composition.

For the comparison of dispersal capacity in front of the gorse stand, the seed bank in each of the 5 cells outside the stand was redressed as a function of the distance from the edge. An ANCOVA was performed with the region as co-variable. Mixed models were used with Site belonging as a random effect (R software).

For the study of the relationships between the seedbank and plant size, we used the basal area as a proxy of plant size. We considered that both the stems of each one m^2 cell for which we had a seed bank value, and the surrounding 8 cells of this cell would contribute to the seed rain in the centre cell. Therefore, we computed a weighted basal area value for each one m^2 cell by using both the cell value and surrounding cell values by attributing a lower weight of 0.5 to these cells (other combinations and weighting factors were tested but gave no better results). Then, an ANCOVA was performed to test the relevance of such relationships allowing differences of slopes and intercepts. The geographical region was used as a co-variable to compare our results to the different expected cases (figure 1). We used a mixed model approach with a random intercept for site belonging (lme4 package, R software) to take into account the dependence of all measurements within one site. In addition, some plants are part of the neighbourhood of two of the 5 one m^2 cells where seed bank was measured, causing non-independence between observations. Therefore, we checked the significance of all model coefficients with bootstrapping taking into account the grouping variable (i.e. site belonging, bootMer procedure in the lmer package, 1000 simulations). One site was excluded from this analysis (LR2) because, despite the appearance of a dense gorse thicket, the whole stand revealed itself to be composed of only one gorse individual with a very large canopy that covered the entire sample surface. Thus, the whole stand basal area was attributable to one cell while seeds could be dispersed all over the stand, which disrupted the relationship between basal area in the cells and the corresponding seedbank size.

3. RESULTS

3.1. Gorse stands

Seedlings (<12 cm) were found only occasionally in France and La Réunion but reached high densities in two of the New Zealand sites. Premature gorse (12–40 cm) was present in low densities but more so in three of the La Réunion sites. The density of adult stems per site varied from 0.6 to 19 stems per m^2, yielding on average 3.7±1.14 stems per m^2 for France, 4.0±2.32

for New Zealand and 10.9±6.5 for La Réunion (figure 3a). These differences were not significant due to high variation between stands in La Réunion.

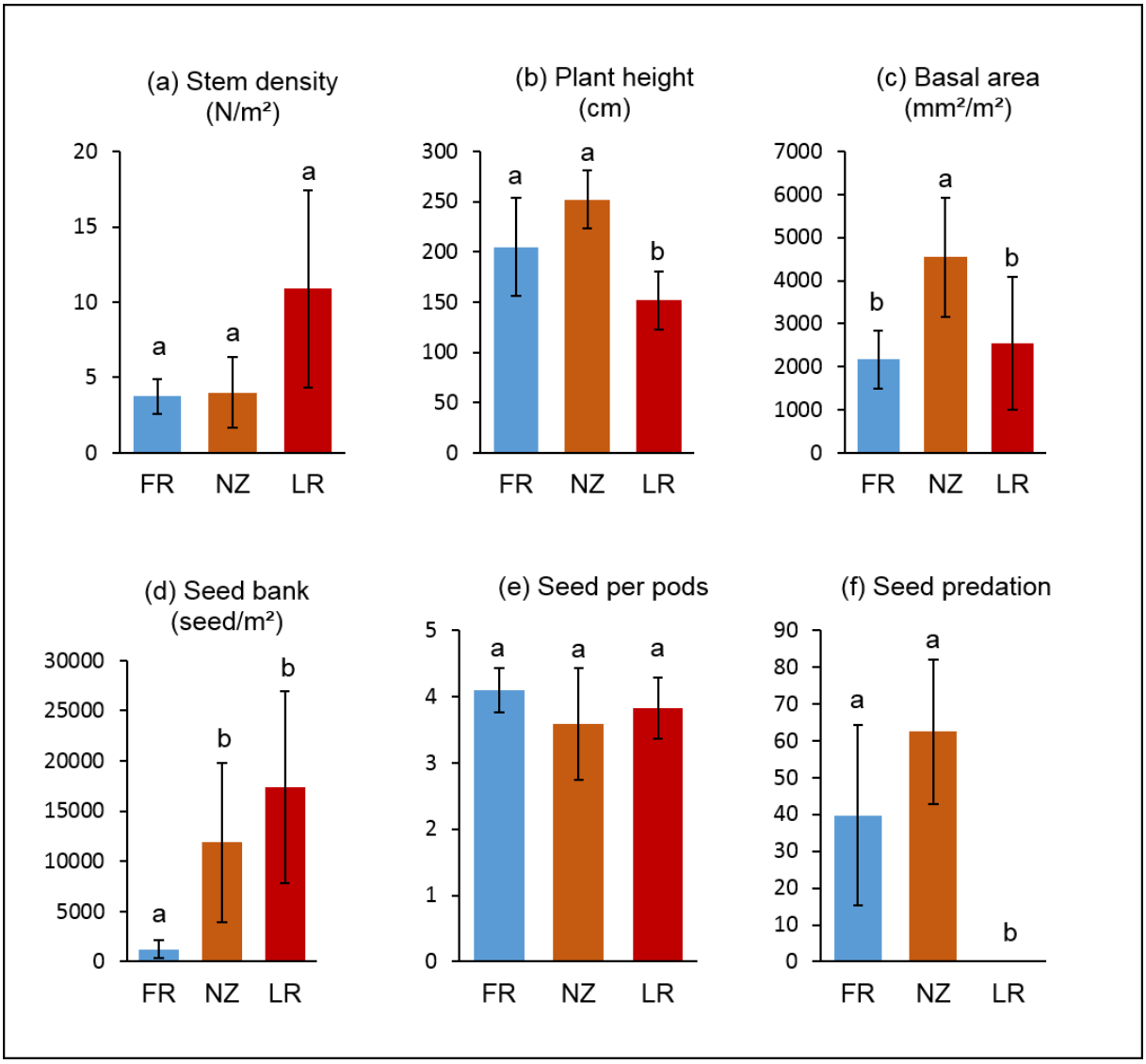

Figure 3 - Main stand and seed characteristics of *Ulex europaeus* in France (FR), New Zealand (NZ) and Réunion (LR). Values are mean ± SD of 6 sites per region. Different letters indicate significant differences at P<0.05 between region.

The mean height of the adult stems (based on the maximum height of all individual adult gorse plants) were 152±29 cm in La Réunion, 205±49 cm in France, 252±29 cm in New Zealand. The ones from La Réunion were significantly shorter compared to the two other regions (figure 3b). The tallest individuals reached 374, 392 and 341 cm in our dataset for France, New Zealand and La Réunion, respectively.

The values for stand basal area were rather comparable for France (2164±677 mm^2 m^{-2}) and La Réunion (2535±1542 mm^2 m^{-2}), but the values for New Zealand were roughly twice as high (4542±1389 mm^2 m^{-2}) (figure 3c). The results were in the same order for the stand plant biomass

calculated from stand basal area: 2646±846 g/m² for France, 3074±1906 g/m² for Réunion and 5809±1747 g/m² for New Zealand.

3.2. Seed banks

The average number of seeds per m^2 inside the gorse stand was significantly higher in invaded regions than in the native region: there were only 1253±901 seeds per m^2 in France, whereas there were 11877±7953 seeds per m^2 in New Zealand and as much as 17404±9549 seeds per m^2 in La Réunion (figure 3d). The maximum values recorded below the gorse stands were 2541, 44275 and 57630 seeds per m^2 in France, New Zealand and La Réunion, respectively. The seedbank densities varied within the transect within the gorse stand; in particular they were lower for the m^2 at the edge of the stand, where this represented 38–59% of the seeds compared to the reference value at 5 m inside of the edge.

Outside the gorse stand, the average number of seeds per m^2 was much lower than inside, and for all regions. However, it was also significantly larger in invaded regions than in native regions: 92±103 seeds per m^2 in France, 987±808 seeds per m^2 in New Zealand and as much as 690±334 seeds per m^2 in La Réunion.

The seedbank densities strongly dropped outside of the stands. Indeed, the first m^2 outside of the stand had on average only 9–22% of the seed bank densities occurring in the stand and this value decreased to 6–8% in the adjacent m^2 and so on. The slopes of this decreasing function of seed bank density for increasing distance of the edge were similar for France and New Zealand but significantly steeper for La Réunion (figure 4).

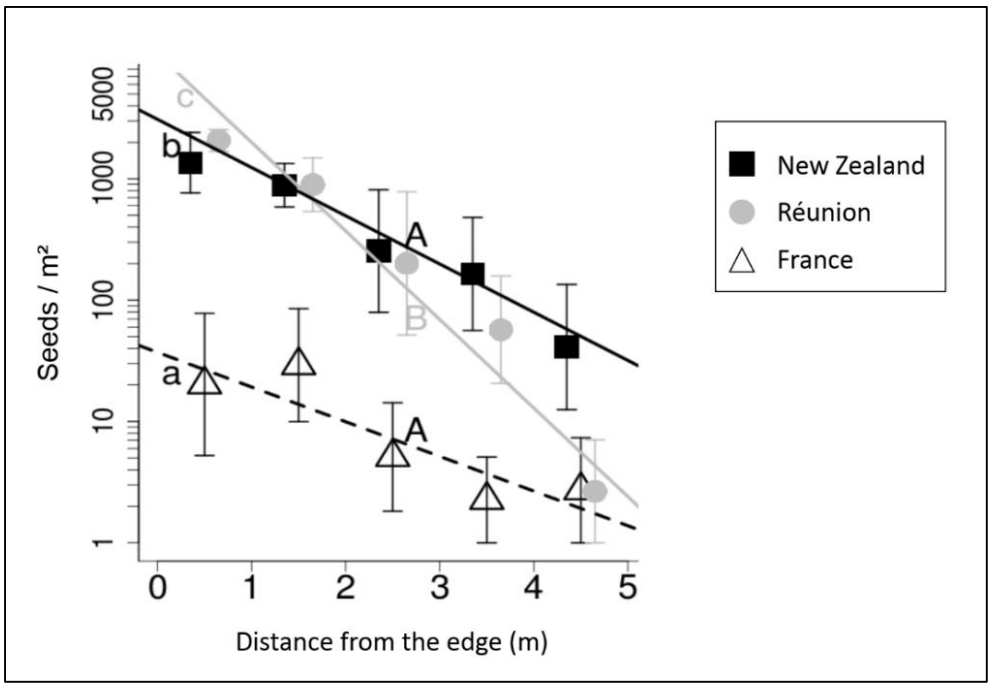

Figure 4 - Seed bank of *Ulex europaeus* as a function of the distance from the edge

3.3. Seed viability, seed number and predation rate

The average number of seeds per pods varied was 4.1±0.3 in France, 3.6±0.8 in New Zealand and 3.8±0.5 in Réunion; it was not significantly different among regions (figure 3 e). The viability of the seeds in the seedbank was highly variable among populations but did not significantly differ between regions (from 95.3% to 97.2%). The average predation levels were 40±25 % in France, 62±20 % in New Zealand and this was significantly higher than the 0 % in La Réunion (figure 3 f).

3.4. Relationships between seed bank and basal area

The relationships between the seed bank and basal area of the stand were all positive and significant. The intercepts of these relationships differed significantly between the three regions (figure 5) with the order of increasing intercepts France < New Zealand < La Réunion. The slopes of the relationships were not significantly different. This corresponds to case b in figure 1.

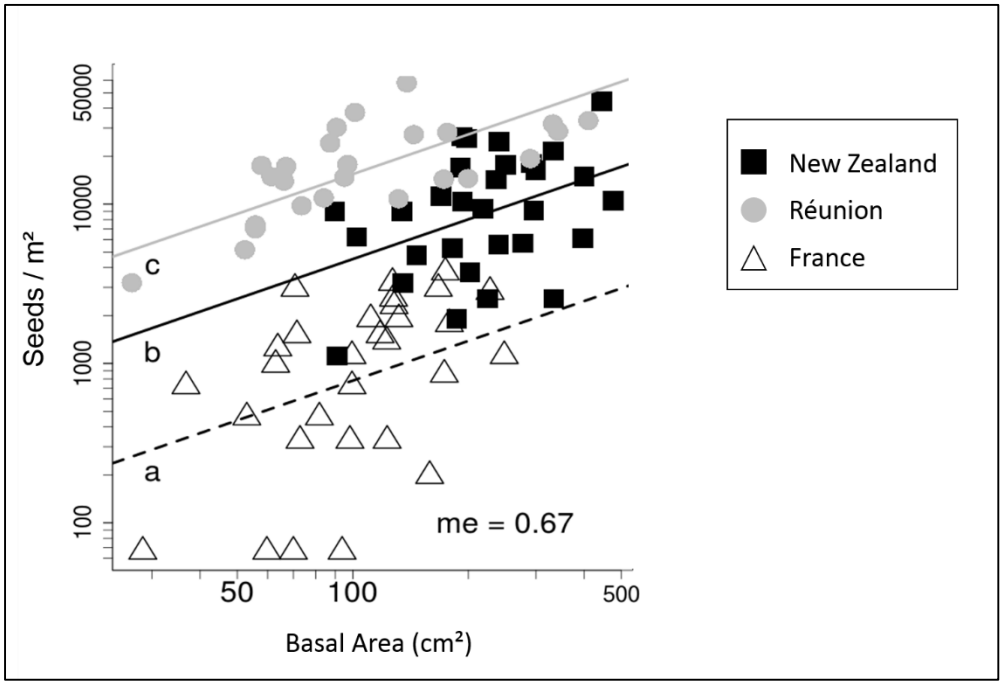

Figure 5 - Relationships between seedbank sizes and stand basal areas (at the m^2 basis) of *Ulex europaeus*. Different letters indicate significant differences in intercepts of the relationships (at P<0.05). me = modelling efficiency.

3.5. Soil composition

The texture of the soils varied and encompassed loamy, silty loam, sandy loam and sandy soils, with some clayey component at two sites in La Réunion (LR2 and LR5). All sites had acidic soils in the top soils (pH range 4.7–5.7). The sites in La Réunion had higher levels of total C, N and P, as well as total Cation Exchange Capacity (CEC), relative to the soils of both other geographical regions an reflect the volcanic origin of the soil (table 2).

Table 2 – Soil analyses of the study sites

	pH	Corg	Ntot	Ptot	Ca	Mg	K	Na	CEC	Sand	Silt	Clay
		%			$cmol_c kg^{-1}$					%		
France												
FR1	4.9	2.3	0.09	0.005	1.2	0.5	0.15	0.04	4.5	92.4	6.7	0.9
FR2	4.7	4.9	0.24	0.009	2.3	1.1	0.18	0.10	13.5	93.6	6.0	0.4
FR3	5.0	4.5	0.30	0.014	1.7	1.0	0.34	0.21	12.7	16.4	63.3	20.3
FR4	4.7	5.2	0.36	0.029	1.2	0.5	0.43	0.10	12.8	49.9	32.1	18.0
FR5	4.7	5.8	0.41	0.032	0.5	0.3	0.30	0.14	14.3	12.6	71.6	15.8
FR6	4.7	8.1	0.54	0.041	3.4	0.6	0.34	0.14	17.7	24.2	56.0	19.9
La Réunion												
LR1	5.0	**15.7**	**1.42**	**0.042**	5.9	2.7	0.89	0.27	**44.8**	0.6	78.5	20.9
LR2	5.4	**18.4**	**1.43**	**0.101**	5.3	2.7	0.78	0.24	**42.1**	3.6	68.2	28.2
LR3	5.9	**17.0**	**1.28**	**0.148**	5.1	3.3	0.95	0.27	**36.6**	9.6	67.4	23.0
LR4	5.1	**21.5**	**1.35**	**0.107**	5.5	3.0	0.53	0.21	**53.8**	32.7	56.3	11.0
LR5	5.5	**9.2**	**0.52**	**0.082**	0.5	1.1	0.26	0.19	**26.6**	17.2	54.6	28.2
LR6	5.7	**13.8**	**0.88**	**0.099**	1.8	2.0	0.38	0.28	**36.2**	28.5	49.3	22.2
Nouvelle-Zélande												
NZ1	5.5	7.6	0.57	0.039	11.4	4.2	0.61	24.3	24.3	98.5	10.6	0.9
NZ2	5.0	10.9	0.79	0.042	6.6	1.6	0.51	34.6	34.6	78.1	7.5	14.4
NZ3	5.3	5.5	0.46	0.034	8.7	5.1	0.90	10.9	10.9	96.3	2.4	1.3
NZ4	5.4	1.8	0.17	0.026	2.5	1.9	0.48	5.0	5.0	97.5	0	2.5
NZ5	5.1	5.0	0.44	0.038	8.2	2.6	0.73	24.6	24.6	72.8	24.1	3.1
NZ6	5.5	7.0	0.51	0.032	8.8	3.0	1.25	23.3	23.3	68.1	27.5	4.4

4. DISCUSSION

In this study we compared the seed bank size of European gorse in one native and two invasive contexts, explored the distribution of seeds in front of these gorse stands and examined the relationships between plant dimensions and seed bank size. Our results supported the first hypothesis: as expected the number of seeds in the soil below the gorse stands was significantly larger in the invasive regions of New Zealand and La Réunion relative to those in native France. However, the second hypothesis was not confirmed: in native France and in invasive New Zealand the decrease of seed bank density with increasing distance from the stand edge was similar despite different seed bank densities in the soils below the stand, whilst this decrease was significantly faster for invasive La Réunion with high seed bank densities under the stand. Our third hypothesis was confirmed: the relationships between plant dimensions and seed bank size were positive in all three regions. Comparison of the relationship between seedbank and basal area between the different regions have shown the same slope but different intercepts. The most obvious explanation for this is the intensity of pre-dispersal seed predation.

4.1. Gorse stands and seed bank in invasive and native regions

The basal area (what was measured) has been converted into biomass, allowing us to compare our results with results from previous studies. Plant above ground biomass in our study

sites was comparable in native France (average of 2646 g m-2) and the invaded island of La Réunion (3074 g m-2) but with 5809 g m-2 it was significantly higher in the invaded New Zealand. The gorse biomass in the invasive regions was thus 1.2–2.2 times larger than the value for native France. Augusto et al. (2005) reported 540–3110 g m-2 on average for four levels of P fertilized *Pinus pinaster* forests in native France, which is in good agreement with the values of the present work. The highest value at the individual treatment level was 4700 g m-2, a value not exceptional compared to other places throughout the world (Augusto et al. 2005).

The net seed production correspond to the total gorse seed production minus the seed predation. Even though only one sampling is not enough for the quantification of predation level (Hill et al. 1991, 1996, 2001; Delerue et al. 2014), this study confirms that the predation levels of seed gorse in native region, France and in the invaded region of New Zealand (in which seed predators had been released since the 1930s) are significantly higher than in La Réunion where no biological control agent has ever been introduced. Thus, in France and New Zealand, the net seed production is lower than the total gorse seed production (respectively around 60–80% and 35%; Atlan et al., 2010; Delerue et al. 2014 Hill et al. 2000, Rees and Hill 2001), although in Réunion, the gorse seed production is more or less equal to the net seed production.

The seed banks measured below the gorse stands in the top 5 cm of the soil in the invaded regions of New Zealand and La Réunion were respectively 9.5 and 14 times larger than in the native region, France. The values for the seed bank are within the range of values reported for both invaded regions, i.e. 200–37000 seeds m^{-2} (Moss 1959, Ivens 1978, Zabkiewicz & Gaskin 1978, Rees and Hill 2001) and native regions, i.e. 503–1312 seeds m^{-2} (Puentes et al. 1988, Mitchell et al 1998, Gonzalez et al. 2010). However, the absolute highest values observed in some of the cells (2541 seeds m^{-2} in France, 44275 seeds m^{-2} in New Zealand and 57630 seeds m^{-2} in La Réunion) are higher than the reported ranges. Similar to this work, Herrera et al. (2011) observed that the size of the seed bank of *Genista monspessulana* was 15 times larger in the invaded region than in the native region. Seed bank size will depend on how many seeds are produced per year, which was shown to depend on light conditions and basal area of the gorse stand (Delerue et al., 2013).

Gorse seeds have a tough seed coat which may explain why seeds can build up high numbers in the soil (Zabkiewicz and Gaskin 1978, Clements et al. 2001). Persistence of viable seed was suggested to last for at least 30 years (Moss 1959). Hill et al. (2001) experimentally determined seed survival and this gave contrasting results: at one site the majority of seeds remained for decades in the seed bank, whilst at two other sites more than 90% of the seeds disappeared within 10 years. Therefore, Hill et al. (2001) concluded, that seed banks were probably not that long-lived everywhere, depending on local site conditions. Instead they suggested that germination was one of the main processes emptying the seed bank in New Zealand, thereby explaining why seed survival may decrease so rapidly over time. Both Hill et al. (2001) in case of European gorse and Herrrera et al. (2001) for *G. monspessulana* suggested that differences in seed rain were more likely explanations for the observed differences in the size of the seed

bank than seed persistence. Around 99% of all seeds were viable, regardless of time of burying in the study by Hill et al. (2001) and this figure of viability was comparable for seeds collected in an earlier study in France (94.4%; Gonzalez et al. 2010) and the 95.8–97.2 % assessed in the current work. This further underlines that the degradation of seeds in the soil is a priori not a valid explanation for any decrease in seed bank size over time.

4.2. Seed dispersion outside of the stands

Moss (1959) and Hill et al. (1996) have shown that in New Zealand, the primary dispersion leads to a seed rain mostly restricted to the first two meters (no more than 5 m) from the maternal plant. The rapid decrease of seedbank size outside of the gorse stands in our study is largely in agreement with this although the number of seeds is not always nil at 5 m distance from the border of the gorse stands. However, in front of the stand (outside), the seedbank density decreased in a different manner for La Réunion (steeper decrease) than for New Zealand and France. Among the potential reasons for this difference one may think of differences in local relief, on which the stands develop, of variations in seed weight, of differences in number of seeds per pod or of contrasts in climatic conditions. All our sites in the three regions were on flat or weakly sloping hills, which refutes the hypothesis on the role of local relief. The weights of seeds were shown to be slightly lower in plants grown from populations of native regions from France and Scotland compared to those originating from invaded areas in New Zealand and La Réunion (Atlan et al. 2015), but did not differ between both invaded regions, suggesting that seed weight does not clearly explain the difference in slope in our study either. The average height of the gorse stems was significantly shorter in La Réunion than in France and New Zealand. Obviously, at dehiscence of the pods, the actual trajectory of the expelled seeds leads to shorter distances if they start from a lower height. This seems the more likely explanation of the observed differences between La Réunion and the two other regions. Alternatively, as the moisture levels in the air on La Réunion are in general rather high, this may perhaps reduce the dehiscence force of the pods or increase the resistance in the air, favouring primary dispersion at shorter distance from the maternal plant than elsewhere and a higher seed bank densities under the stand. Indeed in La Réunion, mist is preponderantly present most days in the afternoons at altitudes above 1000 m. If this implies that the seeds are dispersed less far from the gorse stand, perhaps this even means that seeds concentrate at closer distances from the plants, leading to or exacerbating the high seed bank densities in that region. However, other factors are implied.

4.3. Shape of the relationships between plant size and seed bank

In native region, the gross seed production was shown to depend on basal area and light conditions (Delerue et al. 2013). As our sites were all selected under sunlight conditions, we assumed that this relationship is also valid for introduced ranges. The study showed above all a strong positive relationship between the dimensions of the gorse stand (vegetative tissue, V) and the size of the seed bank (S). To our knowledge this is the first time such SV relationships have been demonstrated. This suggests that the size of the seed bank is strongly correlated to

the actual seed production (scaled to the actual size of basal area or plant biomass). The implication would be that long lasting seeds in the seed banks of this species only moderately contribute to the present seed bank.

The relationships between basal area of the gorse stand and the seedbank showed the same slope but different intercepts for the different regions. The same slope suggests that the relation between the produced biomass and the quantity of seeds in the ground has not or not much changed. This is consistent with the results of Hornoy et al. 2011 which showed no significant differences of pod density and the number of seeds per pods between individuals from La Réunion, New-Zealand and France cultivated in experimental common gardens. This is also consistent with the results of this study which doesn't highlight a difference of the number of seeds per pods related to the regions.

The different intercept significates that for a similar biomass produced (basal area) there are more seeds in the seed bank in the invaded regions than in native France. Furthermore, the intercepts for La Réunion are higher than those for New Zealand. The potential explanations for these differences include the predation of seeds before primary dispersal of the seeds, the proportion of resources allocated to reproduction, and disappearance of seeds from the seed bank. The former explanation appears the most straightforward under our conditions, as the order of seed bank sizes (France < New Zealand < La Réunion) matches the order of potential predation pressure (all enemies present > introduced enemies active on one seeding moment out of two > no enemies present). This can be seen as an example of the more general hypothesis of Enemy Release (Keane & Crawley, 2002), as along with seed predators, foliage predators were present in lower numbers (New Zealand) or absent (La Réunion). Greater seed banks in New Zealand compared to France can also be linked to greater plant size which is consistent with reported larger individuals and greater life spans (Lee et al. 1986). This could be the result of evolution of more competitive individuals after release of enemy pressure (Blossey and Notzold 1995) with higher growth rate and longevity and a higher reproductive output. While this could be an additional explication to the aforementioned link to predation pressure, it does however not permit to explain the higher seed banks in La Réunion, where plant biomass was not higher.

Weiner et al. (2009) interpreted the relationships between basal area of the gorse stand and the seedbank showed as we found here as an example of true plasticity related to low versus high resource availability, the intercept being highest for the highest resource availability. In their study, for the highest nutrient availability they observed a shift in the conversion of total plant biomass into reproductive biomass, even though plant size accounted for most of the relationship between plant size and seed mass. From our data we cannot conclude that differences in resource availability explain the different intercepts (i.e. La Réunion > New Zealand > France), although some differences in nutrient availability occurred in some of the sites, in particular higher levels of total C, N and P for La Réunion. This might be a support for a higher resource availability resulting in a higher proportional allocation to reproductive tissues.

External factor of secondary dispersion cannot be entirely excluded as a further explanation of the different seed bank size and intercept. In the study sites we have chosen, we assume a negligible influence of andropochorie, endozoochorie, exozoochorie (Moss 1959, Cowan 1990, Chater 1931, Delerue 2013). Similary, burning may destroy seeds directly and stimulate germination of the remaining seeds, leading to a decrease of seeds in the seed bank (Rolston and Talbot 1980, Zabkiewicz and Gaskin 1978, Lee et al. 1986) but we have no known traceable recent fire history, with the exception of site 4 in New Zealand, which was burned down 10 years prior to our sampling, this site had indeed the lowest seed bank of the New Zealand sites. However, it would seem unthinkable that no seeds are displaced by hydrochorie (Moss 1959, Clements et al. 2001) considering the very high precipitation levels in some of our sites (in France, 800-1300 mm yr^{-1}; in New Zealand, 650-1200 mm yr^{-1}; in Réunion, 1500-5500 mm yr^{-1}), in particular if high rain events coincide with peaks in seed rain, as in La Réunion.

4.4. Conclusion

Under our conditions, according to our hypothesis, the gorse seed banks were significantly higher in the invaded regions of New Zealand and La Réunion compared to native France and this may contribute the dynamics of the species at the landscape level. Concerning plant dimensions, New Zealand had the largest basal area and plant biomass while those of Réunion and France were not significantly different from each other. The relationships between basal area and seed bank size showed the same slopes but significantly different intercepts in the order La Réunion > New Zealand > France. The most obvious explanation for this is the intensity of pre-dispersal seed predators, which rank in the opposite order. Thus, the Enemy Release hypothesis would give the most satisfying explanation for the observed differences in relationships. Other factors such as changes in allocation to more reproductive tissue or lower removal rates of seeds from the seed bank cannot be excluded but are only weakly or not supported by the data our study provided. A steeper decrease of the seed bank density outside the gorse stand in Réunion indicated a lesser primary dispersion of the seeds during the explosive dehiscence of pods could also participate to explain the variation of side bank size inside the gorse stand. This pattern is presumably caused either the smaller heights of the gorse stand or the high moisture in the air in that region, reducing dehiscing forces of pods. It appears therefore that seed predation is heavily involved in the dynamics of the seed bank, but also that each invaded region is a singular situation with its biotic and abiotic features.

Acknowledgments

The authors would like to thank the landowners in France, New Zealand and La Réunion who permitted access to their land and the destructive harvest of some gorse on their land (suggesting for some that we may take them all off). Many thanks to Bruno Ringeval for the extraction of the climatic data from the Worldclim database and to Thomaz Bihannic, Thomas Connen de Kerillis, Jérémy Desplanques, Jean Hivert (CBNM), Michel Laurent, Michèle Marty, Hayat Oubrahim, Cédric Pétouillat, Nila Poungavanon and GCEIP workers for taking part in one or

several of the prickly stimulating field assessments. We further acknowledge Laurent Augusto for his decisive role in initiating this project, his suggestions and stimulating remarks during the field and writing process.

References

Atlan A, Barat M, Schermann-Legionnet A, Parize L, Tarayre M (2010) Genetic variation in flowering phenology and avoidance of seed predation in native populations of *Ulex europaeus*. J Evol Biol 23: 362–371.

Atlan A, Schermann-Legionnet A, Udo N, Tarayre M (2015) Self-incompatibility in *Ulex europeaus*: variations in native and invaded regions. Int J Plant Sci 176: 515–524.

Augusto L, Crampon N, Saur E, Bakker MR, Jordan-Meille L, Pellerin S, de Lavaissière C, Trichet P (2005) High rates of N_2-fixation of *Ulex* species in the understory of Maritime pine stands (*Pinus pinaster*) and potential effect of P-fertilisation. Can J For Res 35: 1183–1192.

Blossey B, Notzold R (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. J Ecol 83: 887–889.

Chater EH (1931) A contribution to the study of the natural control of gorse. B Entomol Res 22: 225–235.

Clements DR, Peterson DJ, Prasad R (2001) The biology of Canadian weeds. 112. *Ulex europaeus* L. Can J Plant Sci 81: 325–337.

Cowan PE (1990) Fruits, seeds, and flowers in the diet of brushtail possums, Trichosurus Vulpecula, in lowland podocarp mixed hardwood forest, Orongorongo Valley, New Zealand. New Zeal J Zool 17: 549–566.

Delerue F (2013) Dynamique de population d'une légumineuse du sous-bois de la forêt landaise (*Ulex europaeus*) dans le cadre de la sylviculture du pin maritime: proposition d'un modèle conceptuel. PhD Thesis, Université Sciences et Technologies-Bordeaux I, 242 pp.

Delerue F, Gonzalez M, Atlan A, Pellerin S, Augusto L (2013) Plasticity of reproductive allocation of a woody species (*Ulex europaeus*) in response to variation in resource availability. Ann For Sci 70: 219–228.

Delerue F, Gonzalez M, Atlan A, Pellerin S, Augusto L (2014) Pre-dispersal seed predation of gorse (*Ulex europaeus*) along gradients of light and plant density. New Zeal J Ecol 38: 268–278.

Delerue F, Gonzalez M, Michalet R, Pellerin S, Augusto L (2015) Weak evidence of regeneration habitat but strong evidence of regeneration niche for a leguminous shrub. PlosOne

Gonzalez M, Mathieu A, Augusto L, Gire C, Bakker MR, Budynek A (2010) Gorse seed bank variability in maritime pine stands. Seed Sci Res 20: 31–38.

Grigulis K, Sheppard AW, Ash JE, Groves RH (2001) The comparative demography of the pasture weed *Echium plantagineum* between its native and invaded ranges. J Appl Ecol 38: 281–290.

Herrera AM, Carruthers RI, Mills NJ (2011) Introduced populations of *Genista monspessulana* (French broom) are more dense and produce a greater seed rain in California, USA, than native populations in the Mediterranean Basin of Europe. Biol Invasions 13: 369–380.

Hill RL, Gourlay AH, Fowler SV (2000) The biological control programme against gorse in New Zealand. In: Spencer NR (ed) Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds, Bozeman, Montana, pp 909–917.

Hill RL, Gourlay AH, Barker RJ (2001) Survival of *Ulex europaeus* seeds in the soil at three sites in New Zealand. New Zeal J of Bot 39: 235–244.

Hill RL, Gourlay AH, Lee WG, Wilson JB (1996) Dispersal of seeds under isolated gorse plants and the impact of seed feeding insects. In: Proceedings from the 49th New Zealand Plant Protection Conference, Nelson, New Zealand, pp 114–118.

Hill RL, Gourlay AH (2002) Host-range testing, introduction, and establishment of *Cydia succedana* (Lepidoptera: Tortricidae) for biological control of gorse, *Ulex europaeus* L., in New Zealand. Biol Control 25: 173–186.

Hill RL, Gourlay AH, Martin L (1991) Seasonal and geographic variation in the predation of gorse seed, *Ulex europaeus* L., by the seed weevil *Apion ulicis* Forst. New Zeal J Zool 18: 37–43.

Hill RL, Ireson J, Sheppard AW, Gourlay AH, Norambuena H, Markin GP, Kwong R, Coombs EM (2008) A global view of the future for biological control of gorse, *Ulex europaeus* L. In: Proceedings of the XII International Symposium on Biological Control of Weeds, pp 680–686.

Hornoy B, Tarayre M, Hervé M, Gigord L, Atlan A (2011) Invasive plants and enemy release: evolution of trait means and trait correlations in *Ulex europaeus*. PLos ONE

Ivens GW (1978) Some aspects of seed ecology of gorse. In: Proceedings 31st NZ Weed & Pest Control Conference, pp 53–57.

Klinkhamer PGL, Meelis E, Dejong TJ, Weiner J (1992) On the analysis of size-dependent reproductive output in plants. Funct Ecol 6: 308–316.

Keane, R.M., and M.J. Crawley (2002) Exotic Plant Invasions and the Enemy Release Hypothesis." Trends in Ecology & Evolution 17, no. 4: 164–70.

Lee WG, Allen RB, Johnson PN (1986) Succession and dynamics of gorse (*Ulex europaeus* L.) communities in the Dunedin Ecological District South Island, New Zealand. New Zeal J Bot 24: 279–292.

Mason RAB, Cooke J, Moles AT, Leishman MR (2008) Reproductive output of invasive versus native plants. Global Ecol Biogeogr 17: 633–645

Mitchell RJ, Marrs RH, Auld MHD (1998) A comparative study of the seedbanks of heathland and successional habitats in Dorset, Southern England. J Ecol 86: 588–596.

Moss GR (1959) The gorse seed problem. In: Proceedings from the 12th New Zealand Weed and Pest Control Conference, Tauranga, New Zealand, pp 59–64.

Niollet S, Gonzalez M, Augusto L (2014) Conception d'un préleveur destiné à quantifier les banques de graines des sols. Le Cahier des Techniques de l'INRA 80 (n°1), 6 p.

Norambuena H, Escobar S, Rodriguez F (2000) The Biocontrol of Gorse, *Ulex europaeus*, in Chile: A Progress Report. In: Spencer NR (ed), Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds, 4-14 July 1999, Montana State University, Bozeman, Montana, USA, pp 955–961.

Puentes MA, Pereiras J, Casal M (1988) The seed bank of *Ulex europaeus* L. in shrublands of Galicia (NW Spain). 1. Initial results. Rev Ecol Biol Sol 25: 215–224.

Rees M, Hill RL (2001) Large-scale disturbances, biological control and the dynamics of gorse populations. J Appl Ecol 38: 364–377.

Rejmánek M (1996) A theory of seed plant invasiveness: The first sketch. Biol Conserv 78: 171–181.

Richardson DM, Allsopp N, d'Antonio CM, Milton SJ, Rejmánek M (2000) Plant invasions – the role of mutualisms. Biol Rev 75: 65–93.

Rolston MP, Talbot J (1980) Soil temperatures and regrowth of gorse burnt after treatment with herbicides. New Zeal J Exp Agr 8: 55–61.

Sugiyama S, Bazzaz FA (1998) Size dependence of reproductive allocation: the influence of resource availability, competition and genetic identity. Funct Ecol 12: 280–288.

Weiner J, Rosenmeier L, Massoni ES, Vera JN, Plaza EH, Sebastia MT (2009) Is reproductive allocation in *Senecio vulgaris* plastic? Botany 87:475–481

Zabkiewicz JA, Gaskin RE (1978) Effect of fire on gorse seeds. In: Proceedings from the 31st New Zealand Weed and Pest Control Conference, New Plymouth, New Zealand, pp 47–52.

ANNEXE 3

Guide d'entretiens

1. AUPRES DES INSTITUTIONNELS ET DES ELEVEURS

Guide d'entretien à l'intention des personnes impactées ou concernées par l'ajonc dans les milieux protégés et dans les milieux agricoles. Les objectifs de l'entretien sont (i) de comprendre comment les actions menées sur l'ajonc aujourd'hui se sont construites au fil du temps et notamment via quelles alliances entre acteurs et (ii) en quoi ces actions ont participé à la percée du statut invasif dans l'espace public.

Partie1 : Présentation de leur institution ou exploitation et de leur rôle dans cette institution ou exploitation

Pour les éleveurs : Histoire de l'exploitation (transmission, achat), statut administratif (concession, privé). Type de production, surface, topographie, type de milieux, organisations logistiques, modèle de production, main-d'œuvre, … Ancienneté du travail dans cette exploitation, moments importants de l'exploitation

Pour les institutionnels : Présentation des missions de l'institution, rôle de l'enquêté dans cette institutions (mission, relation avec d'autres acteurs). Récit des espaces d'action (création d'une carte si pertinent). Ancienneté dans cette institution et postes antérieurs dans d'autres institutions.

Partie 2 : Récit de leurs actions passées et actuelles sur l'ajonc

Qualification de l'ajonc, création d'une carte des zones où se situe l'ajonc : dans leur espace sous gestion / dans leur exploitation, nature des enjeux de chaque espace par rapport à l'ajonc, acteurs en présence

Quelles actions menez-vous sur l'ajonc ? Pour chaque évènement : Qu'est ce qui s'est passé lors de cet évènement ? Où ça s'est passé (situé par rapport à la carte) ? Quand cet évènement a eu lieu ? Qui était présent ? Qui a été concerné ? Qui a été impacté ? Rôle et place de l'enquêté dans l'évènement : Intervenu ? Quel rôle avez-vous joué ? Quelle idée défendiez-vous ? Quels arguments avez-vous utilisé ? Qui était d'accord avec vous ? Est-ce que des gens étaient contre vous ? Qui? Quels ont été les points de divergence ?

Porter une attention sur les moyens mobilisés par l'enquêté dans les différents évènements : Savoir, légitimité du savoir ? Création d'alliances, mise en réseau ? Moyens de communication ? Cadre normatif ? Moyens techniques ? Moyens économiques ?

Création d'une carte de leurs zones d'actions (en fonction des acteurs, à l'échelle de l'île, d'un massif, d'une exploitation). Préciser quelles actions dans quels endroits, les points communs et différences entre zones.

Partie 3 : Identification des points de basculement, des étapes charnières

Quels ont été pour vous les évènements clés liés à l'ajonc à La Réunion ? Les évènements qui ont marqué un changement, qui ont fait basculer la situation pour l'ajonc en tant qu'espèce exotique envahissante ? Quels sont les évènements qui ont modifié la situation par rapport à l'ajonc ?

Partie 4 : Situation idéale

Quelle serait la situation idéale aujourd'hui ? Dans 5 ans ? Dans 10 ans ?

2. AUPRES DU GRAND PUBLIC

Guide d'entretien à l'intention des promeneurs et pique-niqueur (touristes et locaux) rencontrés sur le Massif du Maïdo. Entretien exploratoire.

1/ Est-ce que vous pouvez me dire pourquoi êtes-vous venu ici ? Qu'est-ce qui vous plait ici (qu'est-ce que vous êtes venus chercher ?) ? Est-ce que vous venez souvent, ou bien est-ce la première fois ? (approche globale, paysagère, motivation d'usage, …)

2/ Est-ce qu'il y a dans ce paysage une ou plusieurs plantes que vous remarquez particulièrement, qui vous frappe(nt) plus particulièrement que les autres ?

 Si non, alors pouvez-vous me dire comment voyez-vous ce paysage dans sa globalité ? Comment le décrieriez-vous ? Est-ce que vous le trouvez plutôt homogène ou plutôt diversifié ?

 Si oui laquelle, lesquelles ? Pour quelles raisons ?

3/ *Puis si ajonc ne vient pas de la part de l'enquêté dans la discussion, dire « et celle-ci ? » en montrant un pied d'ajonc.* Est-ce que vous l'aviez déjà remarqué ? Que vous évoque-t-elle ? A quoi pourriez-vous l'associer ? Qu'est-ce que vous pourriez me dire sur cette espèce ?

4/ Est-ce que cette plante vous semble avoir une place particulière ici, dans ce paysage ?

5/ Il s'agit de l'Ajonc d'Europe ; ici aussi appelé « *zépinard* », « *zépine* », « *genêt épineux* »… Est-ce que vous en avez déjà entendu parler ? A quelle occasion ? Qui en parlait ? Comment en parlait-on ?

6/ Expliquer à la toute fin que c'est une plante classée parmi les invasives ou peste végétale (définir le terme) Avez-vous déjà entendu ce terme ? Expliquer pour quelles raisons l'ajonc a ainsi été classé : fourrés mono spécifiques, inflammables, limiterait la germination et la croissance des espèces indigènes.

Variable explicatives : Sexe ; Age ; Habite La Réunion ? (si possible lieu de résidence) ; Touriste ? (si possible de quelle région) ; Si touriste : première fois / pas la première fois (souvent ou pas à La Réunion) ; Et est-ce que vous travaillez ? Si non : dans quoi est-ce que vous souhaiteriez trouver du travail ? Est-ce que vous avez déjà pu faire une formation dans cette branche ? ; Si oui : dans quelle branche travaillez-vous ?

Observations (combien sont-ils (parfois entretien de groupe) ? Sortie de famille / entre amis / entre couple / sortie contemplation ou sportive / où je les ai accostés …)

ANNEXE 4

Présentation de mon parcours, mes valeurs et convictions.

Au terme de ces trois années de recherche, il me semble important de tenter l'exercice d'une présentation de mon parcours personnel et professionnel, de mes valeurs, convictions extrascientifiques et préférences éthiques afin de permettre aux lecteurs de contextualiser mon discours, mes arguments et mettre en perspective les conclusions obtenues. Il s'agit de transparence déontologique. Si cet exercice a été à plusieurs reprises fortement recommandé, il est encore rarement réalisé. Sans filet, je me lance, à la recherche des mots les plus justes.

Bergandi (2013) invite le scientifique n'ont pas à se promener avec un écriteau indiquant ses sources philosophiques, éthiques et politiques, mais à expliciter son cadre de référence. Néanmoins, cette analyse semble plus facile à réaliser sur les autres que sur soi-même. Brun *et al.* (2007) proposent déjà, dans un premier temps, de prendre en compte les origines du scientifique, ses racines culturelles, son milieu social, son éducation, son cursus universitaire, ses opinions politiques, religieuses, son éthique, son sexe ...

Voici ce que je peux donc dire sur ces sujets, sans détour et de la façon la plus claire. Je suis née en Loire Atlantique, j'ai grandi à la campagne mais ne suis pas issue d'une famille agricole. Je n'ai pas de croyance ni d'éducation religieuse. Je suis politiquement à gauche et les valeurs auxquelles je suis le plus attachée sont l'écoute et le respect des points de vue de tous, l'humilité, l'honnêteté intellectuelle et la transparence. J'ai réalisé mon cursus universitaire à Nantes jusqu'à la licence de biologie et écologie puis à Montpellier pour réaliser un master professionnel en ingénierie en écologie et gestion de la biodiversité.

Le premier élément que j'estime important pour contextualiser mes interprétations est que j'ai assez tôt été attiré par les questions de protection de la nature (question de génération, de sensibilité personnelle, d'influence familiale ?). Si j'apprécie énormément les paysages naturels qu'ils soient sauvages ou agricoles pour ce qu'ils apportent de beauté, de calme et de sérénité, je ne suis ni naturaliste, ni militante, ni bénévole dans des associations de protection de la nature.

Le second élément à prendre en compte est ma manière de considérer les humains par rapport au reste de la nature. Si au cours de ma formation universitaire initiale, j'ai « appris » à considérer l'homme et ses activités quasi exclusivement comme un agent perturbateur de la dynamique « naturelle » des écosystèmes, des observations personnelles, des voyages, des lectures, des rencontres m'ont amené à dépasser cette dichotomie. Je peux citer à ce titre les cours que j'ai suivi dispensés par les chercheurs de l'équipe d'ethnoécologie du CEFE de Montpellier et les conférences de Raphaël et Catherine Larrère, la lecture de *Soleil Hopi* de D.C. Talayesva, de *Tristes Tropiques* de C. Lévi-Strauss, ou encore de *De l'inégalité parmi les*

sociétés de J. Diamond. Je sors de tous ces enseignements que si les humains ont des effets considérables sur la planète et modifient énormément leurs environnements, ce sont aussi des compagnons voyageurs des autres espèces dans l'odyssée de l'évolution comme l'écrivit si joliment Léopold Aldo. Je ne construis ainsi pas une accusation systématiquement à charge contre les humains comme certains écologues, mais reste dans une posture agnostique, attendant toujours une preuve de ce qui me serait donné pour *vrai*.

Le troisième élément que je souhaite développer concerne les répercussions des résultats d'un de mes travaux passés auprès d'une ONG dans ma façon de considérer, de manière globale, les effets de projets de conservation de la biodiversité. Ce travail portait sur l'étude des facteurs naturels et surtout humains qui conduisaient à de plus en plus d'incendies dans trois villages de Nouvelle-Calédonie. Grâce à des entretiens avec les habitants, des discussions avec les membres de l'ONG et des observations de terrains, un système complexe a été mise en évidence liant les conflits entre les clans de la tribu, les tensions entre générations, l'évolution de l'organisation sociale et des pratiques agricoles, les calendriers des usages du feu et la dynamique des espèces invasives. Les relations entre ces facteurs constituaient en quelque sorte un cercle vicieux : plus de conflits, plus d'incendies, plus d'espèces invasives, plus de conflits, *etc*. A ces facteurs, s'ajoutait le travail de l'ONG qui, en installant chez certaines personnes volontaires des pépinières en vue du reboisement, apportait du travail rémunéré dans certains clans et exacerbait ainsi, involontairement, des conflits anciens. Ainsi, parallèlement aux projets de reforestation dont ils étaient les initiateurs et promoteurs, l'ONG favorisait aussi indirectement et inconsciemment les incendies qu'elle dénonçait.

A partir de cette expérience, la thématique des espèces invasives, dont l'angle d'approche ne m'avait pas passionné pendant mes études – une certaine gêne je pense avec cette *mauvaise* biodiversité – est devenue à mes yeux un objet d'étude socio-naturel très intéressant. Les lectures du livre coordonné par Robert Barbault et Martine Atramentowicz « *les invasions biologiques, une question de natures et de sociétés* » et les articles de Jacques Tasssin, Christian Lévêque, Eric Tabacchi, Marie-Jo Menozzi ont contribué à développer mon intérêt pour ce sujet. C'est donc avec ce bagage que j'ai commencé ma thèse sur l'ajonc d'Europe à La Réunion.

Trouver les mots, savoir s'arrêter mais en dire assez tout en ne sachant pas ce qui pourrait se révéler explicatif sur les choix des questions de recherche ou sur l'interprétation des résultats est un exercice bien difficile. Néanmoins l'enjeu demeure important car il faut bien considérer le scientifique comme un individu ayant une posture particulière et variable, liée à son histoire de vie, et qu'il exerce donc ses recherches dépendamment de sa propre conception du monde et non de manière neutre et objective. Compte tenu de la difficulté de l'exercice d'introspection il serait sans doute utile (voir primordial) de proposer aux chercheurs qui le souhaitent une analyse extérieure de leurs propres postures par exemple sur le modèle de ce qui a été initié par Brun *et al.* (2007).

ANNEXE 5

Eléments à prendre en compte pour la classification des espèces invasives

Face aux problèmes identifiés dans la construction du paradigme et leurs répercussions dans la construction de statut invasif d'espèces nous proposons une réflexion sur la construction d'une classification plus fine, détaillée et transparente des espèces invasives en fonction de tout un ensemble de facteurs naturels et sociaux. Une telle classification pourrait permettre de mieux nommer les processus et donc d'en discuter plus ouvertement avec tous les groupes d'acteurs susceptibles d'être concernés par l'expansion voire avec toute la société. Elle pourrait aussi permettre d'accéder à des réflexions sur la gestion (ou non gestion) adaptées aux types de facteurs impliqués et aux échelles spatiales concernées.

Voici ci-dessous la liste, non exhaustive bien sûr, de paramètres qui pourraient être pris en compte dans une telle classification :

- Groupe fonctionnel de l'espèce considérée
- Type d'habitats écologiques envahis (voir pour exemple Baret et al. 2006)
- Type de territoire envahis
- Nature des effets identifiés (voir pour exemple Blackburn et al. 2014)
- Acteurs et collectifs impliqués ou concernés par ces effets
- Echelles spatiales des facteurs naturels et humains favorisant l'expansion géographique
- Statuts sociaux publics et silencieux de l'espèce dans l'espace considéré

ANNEXE 6

Comparaison des faits, des actions publiques et des discours entre Bretagne et Réunion : quelques éléments et hypothèses

1. LES FAITS BIOLOGIQUES

Points communs Bretagne / Réunion	Points différents
- Taille moyenne des individus, biomasse produite par unité de surface, durée de floraison et de fructification (source : Partie 1 de la thèse) - Expansion de l'ajonc après ouverture ou perturbation du milieu	- En Bretagne, l'ajonc est une espèce indigène alors qu'à La Réunion, il s'agit d'une espèce exotique - A La Réunion, la densité de graines dans le sol est beaucoup plus importantes, et elles ont la capacité à germer beaucoup plus vite (source : Partie 1 de la thèse) - En Bretagne, de nombreuses graines sont prédatées par des ennemis naturels alors qu'ils sont inexistants à La Réunion (source : Partie 1 de la thèse) - A La Réunion, la gestion est particulièrement difficile du fait du type de milieu, de la proximité de la roche mère, des forts dénivelés dans les pâturages (Partie 2 de la thèse) - Différences dans le processus de succession végétale ?

Pour plus de détails, voir le tableau de synthèse des différences observées entre la France et La Réunion page 108.

2. ACTIONS PUBLIQUES ET DISCOURS DANS LES MILIEUX AGRICOLES

	Points communs Bretagne / Réunion	**Points différents**
Actions publiques	- Des acteurs institutionnels sont favorables à une valorisation économique de l'ajonc	- En Bretagne, mesures incitatives et propositions techniques pour gérer l'ajonc dans et aux abords des espaces agricoles alors qu'à La Réunion, les institutions agricoles ne dispensent plus ou peu de conseils aux agriculteurs (sources : Chapitre 8, Chambre d'agriculture de Bretagne)
Actions privées	- Lutte contre l'ajonc dans les espaces cultivés (prairie, pâturages)	
Discours portés sur l'ajonc	- Pour les agriculteurs, l'ajonc a plusieurs statuts en fonction des espaces : plante utile, intégrée à la végétation et nuisible (mauvaise herbe) dans les pâturages extensifs (sources : Chapitres 5 et 8)	

3. ACTIONS PUBLIQUES ET DISCOURS DANS LES MILIEUX NATURELS PROTEGES

	Points communs Bretagne / Réunion	**Points différents**
Actions publiques	- Dispositifs de gestion de l'ajonc	- En Bretagne, les mesures visent à entretenir mécaniquement la lande d'ajonc tandis qu'à La Réunion, les mesures visent à le contrôler ou l'éradiquer, souvent à base de produits chimiques - En Bretagne, plusieurs gestionnaires sont favorables à une valorisation de l'ajonc alors qu'à La Réunion le règlement européen interdit la valorisation économique des espèces invasives.
Discours portés sur l'ajonc	- Pour des promeneurs, l'ajonc est une plante appréciée, de par la couleur et l'odeur de ses fleurs	- En Bretagne, l'ajonc est vu comme intégré dans le processus de succession de la végétation alors qu'il est vu comme un agent perturbateur du processus de succession naturelle à La Réunion

Résumé. Depuis plus d'une vingtaine d'années, les espèces invasives ont été hissées au rang des problèmes publics majeurs en raison de leurs effets sur l'environnement, l'économie ou la santé. L'objectif général de cette thèse est d'identifier les facteurs naturels et humains conduisant à attribuer au cours du temps le statut public d'espèce invasive à certaines espèces et dans certains contextes, à travers le cas de l'ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*) sur l'île de La Réunion (Océan Indien). Ce travail se structure en trois parties : (i) une comparaison des caractéristiques biologiques de l'ajonc entre La Réunion, où il est déclaré invasif, et la France métropolitaine, d'où est-il originaire, (ii) une analyse historique de sa dynamique d'expansion géographique et des facteurs naturels et humains qui l'ont favorisée, et (iii) une étude de la construction des statuts publics qui lui ont été attribués depuis son introduction. Les résultats ont révélé une évolution biologique entre des populations d'ajonc de France et de La Réunion sur le taux et la vitesse de germination, et la production et dispersion des graines. Couplée à une croissance des individus plus rapide précédemment démontrée, ceci suggère que les capacités de colonisation de l'ajonc sont plus importantes dans l'île que dans sa zone d'origine. Ces capacités ont favorisé son expansion géographique dans les milieux agricoles et naturels, en interaction avec les usages du sol, les pratiques agricoles et les savoir-faire liés à l'ajonc. Ces éléments découlent eux-mêmes du contexte socio-économique global à l'œuvre, de l'échelle européenne à l'échelle de l'exploitation agricole familiale. La construction et publicisation du statut invasif de l'ajonc dans l'île résulte d'une combinaison entre ces éléments écologiques et les éléments sociologiques suivants : une nouvelle lecture scientifique écologique du monde à l'échelle globale, et, à l'échelle régionale, des jeux d'acteurs complexes autour de la gestion des milieux naturels protégés. Ces résultats mettent une fois de plus en évidence l'importance des approches interdisciplinaires pour appréhender les objets foncièrement hybrides, produits de nature et de culture.

Mots-clés. Espèce invasive, *Ulex europaeus*, La Réunion, germination, expansion géographique, statut public, paradigme scientifique, interdisciplinarité.

Abstract. For over twenty years, invasive species have been raised to the rank of major public problems because of their effects on the environment, economy and health. The main objective of this PhD thesis is to identify natural and human factors leading to attribute over time the public status of invasive species to certain species and in certain contexts, through the case of gorse (*Ulex europaeus*) on the island of La Réunion (Indian Ocean). This work have a three-part structure: (i) a comparison of biological characteristics of gorse between La Reunion, where it is called / declared invasive, and France, its native range, (ii) a historical analysis of its geographic expansion through natural and human factors, (iii) a study of the construction of public status attributed to gorse since its introduction on the island. The results showed a biological evolution between gorse populations of France and La Reunion related to germination rate and velocity, and seed dispersal. Coupled with a faster growth of individuals previously demonstrated, this suggest that colonization capacities of gorse are more important in the invasive region than in its native region. These capacities have favoured its geographic expansion in agricultural and natural environments, in interaction with the uses, agricultural practices and land uses, which themselves result from the overall socio-economic context from European scale to family farming scale. The construction and publicizing of the invasive status of gorse on this island is a combination between these ecological features and sociological elements: a new ecological vision of the world on a global scale, and, on a regional scale, social interactions between stakeholders about the management of protected natural areas. These results demonstrate one more time the importance of interdisciplinary approaches to understand the fundamentally hybrid object, product of nature and culture.

Keywords. Invasive species, *Ulex europaeus*, Reunion island, germination, geographic expansion, public status, scientific paradigm, interdisciplinary