



HAL
open science

Mécanismes d'invasion de *Rubus alceifolius* à l'île de la Réunion : interaction entre facteurs écologiques et perturbations naturelles et anthropiques dans la dynamique d'invasion

Stéphane Baret

► **To cite this version:**

Stéphane Baret. Mécanismes d'invasion de *Rubus alceifolius* à l'île de la Réunion : interaction entre facteurs écologiques et perturbations naturelles et anthropiques dans la dynamique d'invasion. Ecologie, Environnement. Université de la Réunion, 2002. Français. NNT : 2002lare0016 . tel-00646471v1

HAL Id: tel-00646471

<https://theses.hal.science/tel-00646471v1>

Submitted on 30 Nov 2011 (v1), last revised 6 Mar 2014 (v2)

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.

Académie de la Réunion

Unité Mixte de Recherche
CIRAD/UNIVERSITE
Peuplements Végétaux et
Bioagresseurs en Milieu Tropical
EA n°9



PRET



THESE

Présentée à l'Université de la Réunion
Pour obtenir le diplôme de DOCTORAT
Spécialité: Biologie des Populations et Ecologie
Formation Doctorale: Ecole doctorale interdisciplinaire

MÉCANISMES D'INVASION DE *RUBUS ALCEIFOLIUS* À L'ÎLE DE LA RÉUNION

**Interaction entre facteurs écologiques et perturbations naturelles
et anthropiques dans la dynamique d'invasion**

Stéphane BARET

Soutenue le 18 décembre 2002 devant le jury composé de:

Jacques FIGIER	Professeur, Université de la Réunion	Directeur de Thèse
Christophe THEBAUD	Professeur, Université Paul Sabatier	Rapporteur
Serge MULLER	Professeur, Université de Metz	Rapporteur
Dominique STRASBERG	HDR, Université de la Réunion	Examineur
Thomas LE BOURGEOIS	Chercheur, CIRAD Réunion	Examineur

SCD UNIVERSITE DE LA REUNION



265108 0350

Académie de la Réunion



Unité Mixte de Recherche
CIRAD/UNIVERSITE
Peuplements Végétaux et
Bioagresseurs en Milieu Tropical
EA n°9



THESE

Présentée à l'Université de la Réunion
Pour obtenir le diplôme de DOCTORAT
Spécialité: Biologie des Populations et Ecologie
Formation Doctorale: Ecole doctorale interdisciplinaire

MÉCANISMES D'INVASION DE *RUBUS ALCEIFOLIUS* À L'ÎLE DE LA RÉUNION

**Interaction entre facteurs écologiques et perturbations naturelles
et anthropiques dans la dynamique d'invasion**

Stéphane BARET

Soutenue le 18 décembre 2002 devant le jury composé de:

Jacques FIGIER	Professeur, Université de la Réunion	Directeur de Thèse
Christophe THEBAUD	Professeur, Université Paul Sabatier	Rapporteur
Serge MULLER	Professeur, Université de Metz	Rapporteur
Dominique STRASBERG	HDR, Université de la Réunion	Examineur
Thomas LE BOURGEOIS	Chercheur, CIRAD Réunion	Examineur

Remerciements

Je tiens à remercier en tout premier lieu le Conseil Régional de la Réunion qui a financé d'une part mes recherches pendant ces 3 années de doctorat et d'autre part le programme de lutte biologique dans lequel ma thèse est venue s'immiscer.

Je tiens également à remercier les nombreuses personnes qui ont contribué de près ou de loin au bon déroulement de cette étude:

Jacques Figier, mon directeur de thèse, qui m'a permis d'intégrer le laboratoire de Biologie et Physiologie Végétales de la Réunion, mais aussi pour tout son dévouement et ses conseils.

François Houllier, pour avoir accepté d'être mon co-directeur de thèse au sein de son laboratoire d'architecture et de modélisation des plantes (CIRAD-AMAP, Montpellier).

Thomas Le Bourgeois (CIRAD-CA, Montpellier), coordinateur du projet, pour m'avoir fait confiance en m'intégrant dans ce projet, son soutien et son aide au cours de mes différents travaux.

Dominique Strasberg, à qui j'adresse ici mes plus vifs remerciements, pour tous ses précieux conseils et pour n'avoir fait qu'accroître au cours de ces années ma passion pour la nature. Je m'excuse auprès de sa femme Huguette et de son marmaille pour ces soirées volées.

Daniel Barthélémy (CIRAD-AMAP, Montpellier) pour ses conseils et pour avoir permis à Eric d'intégrer ce projet.

Eric Nicolini (CIRAD-AMAP, Montpellier) pour sa sympathie et son inestimable encadrement dans le domaine de la morphologie et de l'architecture des plantes.

Thierry Paillet pour son soutien et ses conseils avisés.

Sandrine Maurice (Université de Montpellier II) et Laurence Humeau pour leurs conseils en statistique.

Eligio Bruzzese pour m'avoir transmis des documents rares concernant la biologie et l'écologie de quelques ronces, pour ses remarques et son aide dans certaines corrections d'articles.

Jean-Yves Meyer, pour ses conseils et les documents tout aussi rares qu'il m'a fait parvenir.

Dave Richardson pour sa sympathie et ses précieux conseils.

Je tiens également à remercier tous les autres membres de l'équipe du Laboratoire de Biologie et Physiologie végétales (Amandine, Isabelles, Pascale, Hippolyte), ainsi que ceux du Conservatoire Botanique des Mascareignes (Soudjata, Christophe, Fred), et de L'ONF (avec Pierre Sigala) qui ont contribués de près ou de loin au bon déroulement des expérimentations de terrain: au niveau du site de Bélouve (Michel, Escurre et Clain), des pépinières de Saint-Philippe (M. Huot-Marchand), des Makes (M. Poudroux), de l'Etang-Salé (M. Boucquay) et de Saint-Benoît (M. Beraud et Camus).

Ma reconnaissance va aussi à Soudjata Radjassegarane, Patrice Malet, Jean-Marie Pausé, Esther Lobet, Julien Triolo, Marie-Françoise Lebeau, Stéphane Surroque, Charly Zongo qui ont contribué à l'avancement de certaines études de terrain; Carmen et sa petite troupe, pour leurs chaleureux et toujours aussi sympathiques accueils (Bélouve). Je remercie également Laurence et Soudjata pour leur soutien et leurs aides précieuses au cours des moments finaux de la rédaction.

Je remercie ici aussi les différentes personnes privées, famille Bègue (Petite Plaine), Nanou (Petite France), famille Ferrero (Grand-Etang), qui m'ont mis à disposition leur charmant jardin quelque peu envahi par le raisin marron.

Ma sympathie va également à tous les autres moniteurs de l'université pour ces bons moments passés ensemble.

Ma plus inestimable reconnaissance va bien sûr à ma famille. Mes parents, mes 2 sœurs (Karine et Laetitia), mon beau-frère (Nicolas), et Sandra qui m'ont soutenu moralement au cours de ces 3 années. Je tiens également à remercier mes grands-parents qui m'ont soutenu et hébergé lors de mes séjours sur Montpellier. J'exprime aussi toute mon affection à Christiane et Jean-Claude; Caroline et Olivier, pour leur soutien moral lors de mes passages à Montpellier.

Et à toutes les autres personnes ayant contribué de près ou de loin au bon fonctionnement de cette thèse ...

SOMMAIRE

Chapitre I Introduction

I-1. Introduction générale.....	3
I-2. Plan de la thèse.....	10
I-3. Le genre <i>Rubus</i> dans le monde.....	12
I-3.1. Systématique.....	12
I-3.2. Le genre <i>Rubus</i> et ses espèces envahissantes.....	14
I-4. L'espèce étudiée.....	16
I-4.1. Son utilisation.....	18
I-4.2. Sa répartition mondiale.....	18
I-4.3. Sa venue sur l'île.....	20
I-4.4. Sa répartition à la Réunion.....	24
I-4.5. Biologie de la reproduction.....	24
I-4.6. Vigueur des individus.....	25
I-4.7. Mode de propagation et de dissémination.....	26
I-5. Les autres espèces du genre <i>Rubus</i> à la Réunion.....	27

Chapitre II Développement et croissance

II-1. Patrons de développement d'une ronce envahissante (<i>Rubus alceifolius</i> Poiret, Rosaceae) à l'île de la Réunion: analyse architecturale et morphométrique.....	31
---	----

Publié dans *Annals of Botany*

II-1.1. Introduction.....	31
II-1.2. Matériel et Méthodes.....	35
II-1.2.1. Site d'étude.....	35
II-1.2.2. Matériel Biologique.....	35
II-1.2.3. Méthodes d'observation et paramètres étudiés.....	36
II-1.3. Résultats.....	37
II-1.3.1. Architecture d'individus de <i>Rubus alceifolius</i>	37
II-1.3.2. Développement caulinaire et foliaire des métamères.....	41
II-1.3.3. Développement comparé des volumes caulinaire et foliaire des métamères.....	43
II-1.4. Discussion.....	43
II-1.4.1. Développement de <i>Rubus alceifolius</i> , une espèce à organisation à cheval entre un buisson et une liane.....	45
II-1.4.2. Importance de la proportion de volume foliaire et médullaire: application des concepts d'axialisation et de foliarisation.....	49
II-1.4.3. Atteinte d'un stade mature à travers les concepts d'axialisation et de foliarisation....	49
II-1.4.4. Interprétation du comportement de <i>Rubus alceifolius</i> à travers les concepts d'axialisation et de foliarisation.....	50
II-1.5. Conclusion.....	51
II-2. Variation de croissance en fonction du climat, pour des individus de <i>Rubus alceifolius</i> issus de différents modes de multiplication à la Réunion.....	55
II-2.1. Introduction.....	55
II-2.2. Matériel et méthode.....	57

II-2.2.1. Lieu et sites de l'étude.....	57
II-2.2.2. Matériel biologique.....	57
II-2.2.3. Méthodes.....	58
II-2.2.4. Analyse statistique.....	59
II-2.3. Résultats.....	59
II-2.3.1. Effet modes de multiplication.....	59
II-2.3.2. Effet site.....	61
II-2.3.2. Interaction Site * Mode.....	63
II-2.3.3. Observation de la mise en place de la floraison et des marcottes.....	65
II-2.4. Discussion.....	67
II-2.4.1. De la germination au stade adulte fructifère: développement des semis.....	67
II-2.4.2. De la germination au stade adulte fructifère: développement des rejets.....	68
II-2.4.3. Pourquoi ces capacités envahissantes?.....	69
II-2.4.4. Existe-t-il des variations de croissance entre individus localisés dans la zone d'introduction et ceux situés dans la zone d'origine?.....	70

Chapitre III

Effet de l'altitude

III-1. Variation altitudinale de la fertilité et de la croissance végétative chez une plante exotique envahissante <i>Rubus alceifolius</i> Poiret, à la Réunion (Mascareignes, Océan Indien).....	75
--	----

Soumis à *Plant Ecology*

III-1.1. Introduction.....	75
III-1.2. Méthodes.....	77
III-1.2.1. Aire d'étude et répartition de la plante.....	77
III-1.2.2. Production de fleurs et de fruits.....	79
III-1.2.3. Banque de graines.....	81
III-1.2.4. Taux de croissance végétative.....	81
III-1.2.5. Analyses statistiques.....	81
III-1.3. Résultats.....	83
III-1.3.1. Phénologie.....	83
III-1.3.2. Intensité de la floraison et de la fructification.....	83
III-1.3.3. Production de fruits et nombre de graines par fruit.....	83
III-1.3.4. Proportion de la floraison (boutons, fleurs, fruits) et des feuilles au moment de pic fructifère.....	85
III-1.3.5. Banque de graines.....	85
III-1.3.6. Taux de croissance.....	87
III-1.4. Discussion.....	87
III-1.4.1. Succès reproductif.....	87
III-1.4.2. Importance de la plasticité dans la colonisation d'habitats hétérogènes.....	89
III-1.4.3. Perspectives de contrôle.....	90

III-2. Variation altitudinale des patrons de floraison d'une ronce envahissante (<i>Rubus alceifolius</i> Poiret, Rosaceae): Analyse architecturale et morphométrique.....	93
---	----

Soumis à *Canadian Journal of Botany*

III-2.1. Introduction.....	93
III-2.2. Matériel et Méthodes.....	95
III-2.2.1. Site d'étude.....	95
III-2.2.2. Matériel biologique.....	95

III-2.2.3. Méthodes et paramètres étudiés	97
III-2.3. Résultats	98
III-2.3.1. Développement de la structure des métamères	98
III-2.3.2. Développement comparé des volumes de moelle et de feuilles.....	100
III-2.4. Discussion	104
III-2.4.1. Maturité structurale de <i>Rubus alceifolius</i> à basse altitude	104
III-2.4.2. Structure de <i>Rubus alceifolius</i> à haute altitude	107
III-2.4.3. Paramètres environnementaux susceptibles d'agir dans l'incapacité à fleurir de <i>R. alceifolius</i> à haute altitude.....	110
III-2.5. Conclusion et perspectives	112

Chapitre IV

Rôle des perturbations naturelles

IV-1. Impact du couvert forestier sur la distribution d'espèces exotiques envahissantes et effet de la taille de chablis forestiers sur la propagation de *Rubus alceifolius* Poiret, au niveau de la réserve naturelle de Mare Longue..... 117

IV-1.1. Introduction.....	117
IV-1.2. Matériel et Méthodes	119
IV-1.2.1. Site d'étude	119
IV-1.2.2. Matériel biologique.....	120
IV-1.2.3. Les transects effectués	120
IV-1.2.4. Les dimensions du chablis	121
IV-1.2.5. Les mesures d'indice foliaire (LAI) au sein des chablis.....	121
IV-1.2.6. Le cas de <i>Rubus alceifolius</i>	123
IV-1.3. Résultats.....	125
IV-1.3.1. Caractéristiques des chablis.....	125
IV-1.3.2. Variation des chablis et impact du cyclone	127
IV-1.3.3. Répartition des plantes exotiques	127
IV-1.3.4. Le cas de <i>Rubus alceifolius</i> Poiret.....	129
IV-1.4. Discussion	131
IV-1.4.1. Les chablis dans la forêt tropicale humide de basse altitude de Mare Longue.....	131
IV-1.4.2. Les espèces exotiques observées	135
IV-1.4.3. Les chablis: variation au cours du temps et impact du cyclone.....	137
IV-1.4.4. Hypothèses de colonisation de <i>R. alceifolius</i> au sein d'une forêt intacte	138

IV-2. Dans quelle mesure, les peuplements de *Rubus alceifolius* présents au niveau de chablis forestier peuvent-ils favoriser la propagation de cette espèce envahissante au sein d'une forêt tropicale humide de basse altitude?..... 139

IV-2.1. Introduction.....	139
IV-2.2. Matériel et méthodes.....	141
IV-2.2.1. Site d'étude	141
IV-2.2.2. La production de fruits.....	143
IV-2.2.3. Les transects effectués	145
IV-2.2.4. Banque de graines dans le sol.....	145
IV-2.2.5. Taux de germination et viabilité des graines	147
IV-2.3. Résultats.....	147
IV-2.3.1. La Production de fruits	147
IV-2.3.2. Variation intra tache	149
IV-2.3.3. Variation inter tache	151

IV-2.3.4. Comparaison de la banque de graines dans le sol sous <i>R. alceifolius</i> et sous couvert forestier	153
IV-2.3.5. Proportion des graines entières, trouées et cassées	153
IV-2.3.6. Taux de germination et viabilité	155
IV-2.4. Discussion	157
IV-2.4.1 Stratégie et dissémination	157
IV-2.4.2. Prédation et dégradation des graines	159
IV-2.4.3. Taux de germination et viabilité des graines	160

Chapitre V

Rôle des perturbations anthropiques

V-1. Pour une meilleure gestion d'une espèce exotique envahissante: <i>Rubus alceifolius</i> , au sein d'une forêt réunionnaise cultivée unique au monde, la forêt de montagne à <i>Acacia heterophylla</i> , espèce endémique de la Réunion	165
--	-----

V-1.1. Introduction	165
V-1.2. Matériel et méthodes	167
V-1.2.1. Lieu de l'étude	167
V-1.2.2. Matériel étudié	167
V-1.2.3. Relevés floristiques	168
V-1.2.4. Suivis de croissance (mars à juin 1999) et mode de propagation de <i>Rubus</i>	169
V-1.2.5. Banque de graines de <i>Rubus alceifolius</i>	170
V-1.2.6. Suivis de germination	170
V-1.3. Résultats	171
V-1.3.1. Diversité floristique au niveau d'une tamarinaie naturelle	171
V-1.3.2. Variation au cours du temps de la diversité floristique au niveau d'une parcelle de régénération forestière d' <i>Acacia heterophylla</i>	173
V-1.3.3. Croissance et mode de propagation d' <i>Acacia heterophylla</i> et de <i>Rubus alceifolius</i> en parcelle de régénération forestière	177
V-1.3.4. Etude comparative de croissance et de taux de germination des <i>Rubus</i> exotique et indigène au niveau d'une tamarinaie cultivée	177
V-1.4. Discussion	181
V-1.4.1. Diversité spécifique comparée entre tamarinaie cultivée et naturelle	181
V-1.4.2. <i>Rubus alceifolius</i> : une espèce compétitive	183
V-1.4.3. Croissance comparée de <i>Rubus alceifolius</i> et d' <i>Acacia heterophylla</i>	184
V-1.4.4. Caractéristiques biologiques comparées d'une ronce envahissante et d'une ronce indigène	185
V-1.4.5. Vers une meilleure gestion du milieu... ..	186

V-2. Patrons de colonisation d'une ronce envahissante (<i>Rubus alceifolius</i> Poiret) le long d'ouverture de chemins forestiers	189
--	-----

Soumis à *Forest Ecology & Management*

V-2.1. Introduction	189
V-2.2. Matériel et méthodes	191
V-2.3. Résultats	191
V-2.4. Discussion	193

Chapitre VI Conclusion

CONCLUSION.....	197
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	205
ANNEXES	227

Chapitre I
Introduction

Introduction

I-1. Introduction générale

Les plantes exotiques envahissantes se définissent comme des espèces capables de se naturaliser et de se reproduire, le plus souvent en très grand nombre, à des distances considérables des parents, et possédant alors un potentiel de propagation sur des surfaces considérables (Richardson, 2001). L'impact de ces plantes sur les espèces, les communautés et les écosystèmes natifs des aires d'introduction, a largement été reconnu (Elton, 1958; Lodge, 1993 a et b; Simberloff, 1996). Les experts américains considèrent la prolifération des espèces envahissantes comme la deuxième menace pour les espèces indigènes après la destruction des habitats (Wilcove *et al.*, 1988). Le sévère impact économique lié à ces espèces est évident. Par exemple, les coûts engendrés par la lutte contre celles-ci aux Etats-Unis varient annuellement entre plusieurs millions et billions de dollars (U.S. Congr. Off. Technol. Assess. 1993, Pimentel *et al.*, 2000). En plus de cet impact économique, les invasions biologiques ont de sévères conséquences sur la biodiversité. De nombreuses études résument la conséquence des espèces envahissantes sur les espèces natives et la structure des communautés (Williamson, 1996; Wilcove *et al.*, 1998; Parker *et al.*, 1999; Sala *et al.*, 2000; Stein *et al.*, 2000).

Face à ce problème, il paraît primordial de prévoir l'introduction des espèces envahissantes, d'être capable de les contrôler et de minimiser les impacts économiques, écologiques et humains causés par ces invasions. Différentes études sur les traits d'histoire de vie, des modèles démographiques, et des connaissances sur l'écologie et l'évolution des espèces envahissantes comparées aux espèces natives au sein des communautés, ont alors vu le jour. Non seulement les questions et méthodes concernant la biologie des populations sont prometteuses dans la compréhension et la gestion des invasions, mais les espèces envahissantes offrent aussi d'importantes opportunités dans l'étude des processus de bases en biologie des populations (Sakai *et al.*, 2001). Les études de structure phylogéographique (Stone & Sunnucks, 1993; Bastrop *et al.*, 1998; Pellmyr *et al.*, 1998; Slade & Moritz, 1998; Wilson *et al.*, 1999), de diversité génétique et le potentiel d'évolution rapide de ces espèces apportent de nouvelles idées dans la dynamique de colonisation et d'envahissement par ces taxons. Le continu développement de nouvelles approches sur les théories d'histoire de vie peut permettre aussi de prédire la probabilité des espèces à devenir envahissantes ou encore d'identifier

Introduction

les étapes d'histoire de vie critiques pour lesquelles la gestion serait la plus efficace. Les modèles géographiques, incluant les facteurs influençant la dispersion, comme la modélisation spatiale des populations peuvent être utilisés pour examiner la colonisation et la gestion des espèces envahissantes. Plus d'informations sur la génétique, l'évolution et l'interaction des espèces envahissantes et natives au niveau de communautés envahies apportent des données de prédictions relatives sur la susceptibilité d'un écosystème à être envahi.

Dans notre étude, nous avons ciblé nos travaux sur les caractéristiques d'histoire de vie d'une espèce envahissante.

Mack (1996), Mack *et al.* (2000) comparent l'arrivée d'une espèce envahissante dans un milieu à un processus épidémiologique. De cette façon, une détection précoce d'un envahisseur, combinée à une connaissance de ses caractères et ses limites, permettront de maximiser son contrôle (Eplee, 1981; Watson, 1985). Des théories basées sur une compilation des espèces envahissantes en corrélation avec leurs caractéristiques écologiques, au niveau de certaines régions (Richardson *et al.*, 1989; Crawley *et al.*, 1996; Williamson & Fitter, 1996) ou dans le monde (Rejmánek & Richardson, 1996), ont fait leur apparition. Daehler (1998) identifie ainsi, à travers une compilation de près de 400 espèces d'angiospermes envahissantes dans le monde, des caractéristiques écologiques lui permettant de distinguer les plantes susceptibles d'envahir des habitats naturels, de celles incapables de le faire. Considérant les zones naturelles envahies, Cronk & Fuller (1995) notent un grand nombre des espèces envahissantes comme appartenant le plus souvent aux familles des Fabaceae, des Asteraceae, des Poaceae et des Rosaceae. Daehler (1998) précise que les familles incluant des espèces grimpantes sont significativement plus représentées au niveau des zones naturelles envahies que les familles n'en possédant pas. C'est le cas par exemple de la famille des Rosaceae qui est essentiellement représentée par une majorité d'espèces grimpantes appartenant au genre *Rubus*. Dans cette étude, l'espèce que nous avons étudiée appartient à ce genre. Des analyses de la flore à une large échelle suggèrent que la forme de croissance ('growth-form') des plantes et leurs caractéristiques puissent être utilisées pour prédire une invasion avec succès. Une analyse d'espèces exotiques introduites en République Tchèque depuis 1492 montre que le succès d'une invasion résulte de la hauteur des

Introduction

plantes, de leur forme et de leur compétitivité (Pyšek *et al.*, 1995). Aucun prédicteur biologique simple n'a été trouvé, mais plusieurs traits reviennent communément dans la flore envahissante comparée à la flore native. Dans les analyses de données globales, les plantes les plus communes, observées dans les zones naturelles envahies sont prioritairement des espèces aquatiques ou semi-aquatiques, des herbes, des fixatrices d'azote, des plantes grimpantes et des arbres clonaux (Daehler, 1998).

La prédiction de nouvelles invasions va pouvoir se faire à travers la synthèse des traits d'histoire de vie observés chez les espèces les plus menaçantes. C'est pourquoi des études se sont focalisées sur les différents caractères biologiques favorisant chez les espèces une expansion rapide des populations, alors que d'autres études montrent comment la structure génétique des traits d'histoire de vie peut favoriser des espèces possédant une meilleure plasticité phénotypique ou une faculté de changement évolutif rapide. Une croissance rapide du stade de la germination au stade sexuel mature, une capacité à se reproduire de manière sexuée ou/et asexuée, une adaptation au stress environnemental (plasticité phénotypique) et une forte tolérance à une hétérogénéité environnementale, sont autant de facteurs à l'origine du succès d'une invasion (Baker, 1965, 1974). Les espèces possédant des caractéristiques évoquées dans la liste de Baker peuvent différer malgré tout, dans leur degré d'envahissement (Thébaud *et al.*, 1996). De plus, beaucoup d'espèces envahissantes ne possèdent qu'une petite part des traits décrits par Baker et d'autres auteurs (Williamson & Brown, 1986; Roy, 1990).

D'autres chercheurs discutent et complètent les théories de Baker (1965, 1974). Newsome & Noble (1986) considèrent par exemple, que le succès d'une invasion peut-être lié à des 'gap grabbers' (germination précoce avec une croissance initiale rapide), à des 'competitors' (pour les ressources et les sites, voir aussi Shea & Chesson, 2002), à des 'survivors' (une longue durée de vie des individus résistant à la mortalité), et à des 'swampers' (germinateurs massifs). Reichard & Hamilton (1997), à travers une analyse rétrospective des traits de plantes ligneuses introduites, distinguent les envahissantes des non envahissantes. Ainsi, pour 86 % des espèces envahissantes, ces auteurs relient une forte capacité envahissante à une reproduction végétative (voir aussi Daehler, 1998), un traitement prégerminatoire facultatif des graines, des fleurs parfaites (hermaphrodites), et une longue période de fructification. Daehler (1998) inclut le stratège r (végétation

Introduction

pionnière, des générations rapides, de fortes fécondités et de forts taux de croissance) et l'aptitude à osciller entre les stratégies r et K (végétation pérenne, des générations et des taux de croissance plus faible, une fécondité moins abondantes), comme autres caractéristiques des colonisateurs envahissants. Le fait que les stratégies r correspondent à des envahisseurs plus efficaces, n'est pas une surprise du fait que la majorité des invasions par les plantes prennent place aux niveaux d'habitats perturbés par l'action de l'homme ou de manière naturelle (Rejmánek, 1989; 1996; Hobbs, 1991; Withmore, 1991). Kolar & Lodge (2001) mentionnent, à travers la synthèse de différentes études, le nombre de graines, la famille ou le genre de la plante, la capacité à se multiplier végétativement, les mécanismes de dispersions, comme autant de caractères significativement corrélés aux capacités invasives des espèces. Néanmoins, ces mêmes auteurs indiquent que la longueur de la période juvénile, celle de la période de floraison ou encore la longévité des espèces ne sont pas des traits biologiques significativement corrélés aux capacités invasives des espèces. En réponse à ces auteurs, Rejmánek & Reichard (2001) précisent au contraire que la longueur de la période de la floraison (voir Goodwin *et al.*, 1999), une courte phase juvénile (voir Rejmánek, 1999) sont des traits majeurs caractéristiques des espèces envahissantes. Ces auteurs évoquent de plus une dépendance significativement positive entre le nombre de régions colonisées dans le pays d'introduction et les zones où l'espèce est présente dans le pays d'origine (voir Roy *et al.*, 2000).

Comme nous venons de le voir de nombreuses théories existent! Elles sont cependant encore largement discutées. Ces polémiques viennent du fait que les nombreuses caractéristiques concernant les espèces envahissantes et intégrant ces théories, sont peu ou pas testées quantitativement, et peu de données empiriques existent pour supporter ou réfuter la contribution des différents caractères évoqués dans ces listes (Kolar & Lodge, 2001). Ainsi, des études de terrains sur la biologie des populations contribueraient à mieux comprendre et gérer les invasions. C'est pour cette raison que nous nous proposons, dans cette étude, de tester certaines de ces hypothèses à travers des mesures quantitatives sur la biologie et l'écologie d'une espèce envahissante au niveau d'une île océanique.

Introduction

La **colonisation de nouveaux habitats** requiert que les premiers individus arrivés initient de nouvelles populations. De nombreux caractères associés à ces espèces envahissantes (ou encore aux mauvaises herbes) peuvent être en relation avec cette colonisation initiale. Par exemple, les espèces qui se retrouvent isolées et qui peuvent s'autoféconder sont généralement de bons colonisateurs (Baker, 1965). Les espèces possédant de multiples stratégies de reproduction (multiplication végétative et production de graines par exemple) (Huenneke & Vitousek, 1990) ou possédant de nombreuses graines par fruit sont aussi de bons colonisateurs. Parce que les colonisateurs doivent être capables de faire face à des conditions environnementales variées, la plasticité phénotypique est également citée comme l'un des traits d'histoire de vie nécessaire pour coloniser de nouveaux milieux (Baker, 1965, 1974; Gray, 1986). Des études comparatives et expérimentales entre espèces envahissantes et non-envahissantes pourraient élucider l'importance de cette plasticité phénotypique et des variations génétiques dans la colonisation des espèces envahissantes (Sakai *et al.*, 2001).

Après le succès d'une colonisation initiale, le stade d'envahissement suivant est caractérisé par **l'établissement d'une population viable, capable de se maintenir** par elle-même. Rejmánek & Richardson (1996) remarquent que les espèces de pins envahissants possèdent généralement des graines de faible poids, une période juvénile courte, et un intervalle de temps entre deux productions de graines relativement court. Des graines de petites tailles sont généralement en corrélation avec une forte production de graines, un taux de croissance individuel plus rapide et l'absence d'exigences spéciales concernant la germination (Baker, 1965). L'aptitude compétitive peut également conférer un avantage aux espèces envahissantes durant leur phase d'établissement. De nombreuses études montrent que les espèces envahissantes possèdent des aptitudes supérieures pour exploiter les ressources locales comparées aux espèces natives (Melgoza *et al.*, 1990; Petren & Case, 1996; Kupferberg, 1997; Holway, 1999; Byers, 2000) ou encore aux espèces introduites et non envahissantes (Thébaud *et al.*, 1996).

Une fois la colonisation initiale et l'établissement de la plante réalisés, les espèces envahissantes peuvent **coloniser de nouveaux milieux par dispersion** sur de longues

Introduction

distances à partir de sources extérieures (naturellement ou anthropologiquement), et par dispersion sur de courtes distances à travers l'expansion latérale de populations déjà établies (Smith *et al.*, 1999; Davis & Thompson, 2000). Le vent, l'eau et les animaux, particulièrement les oiseaux, sont les disséminateurs des graines les plus courants.

La colonisation d'espèces envahissantes peut être favorisée et plus rapide au niveau d'habitats fragmentés. Un haut **niveau de perturbation** à l'intérieur des communautés peut accroître leur susceptibilité à l'envahissement (Horvitz *et al.*, 1998). Les perturbations humaines ou naturelles (chablis, cyclone, coulée volcanique...) au sein des communautés natives peuvent élargir la gamme des caractéristiques qui favorisent une colonisation réussie et ainsi augmenter la fréquence des invasions à l'intérieur des communautés existantes (Vitousek *et al.*, 1996; Strasberg, 1995; King & Grace, 2000; Restrepo & Vitousek, 2001).

Des communautés riches en espèces et structurées de façon plus 'dense' sur les continents, permettraient une occupation plus complète des niches disponibles. Il y aurait donc peu de niches vides (au sens de Shea & Chenon, 2002) propices à l'invasion, comparativement aux îles (Elton, 1958; Gibb & Flux, 1973; Pizzey, 1980; Simberloff, 1981; van Riper & van Riper, 1982; Moulton & Pimm, 1986, 1987). Formant des systèmes isolés aux frontières bien délimitées, peu complexes et relativement clos, les îles possèdent des communautés animales et végétales relativement simples. L'éloignement par rapport aux continents entraîne une diminution de la fonction prédatrice (absence également de grands herbivores). On assiste souvent à un élargissement ou encore un changement de niches (c'est-à-dire de la gamme des ressources exploitées par chaque espèce). On observe également une tendance à la sédentarité qui peut aller jusqu'à la disparition des fonctions de vol ou de dispersion passive à grande distance. Les plantes insulaires perdent leurs défenses chimiques ou physiques contre les herbivores. De ce fait, les écosystèmes insulaires sont vulnérables et subissent de plein fouet l'impact des espèces envahissantes sur leur milieu et leur végétation riche en espèces endémiques. L'île de la Réunion en est un bon exemple. Elle est en effet classée, avec les autres îles de l'Océan Indien et Madagascar, comme le 3^{ème} 'point chaud' en biodiversité (dépendant du nombre d'espèces endémiques présentes), sur 24 retenus à l'échelle mondiale (Mittermeier *et al.*, 1998).

Introduction

La connaissance de la biologie, spécialement des caractéristiques de dispersion, d'envahisseur potentiel y est donc d'autant plus précieuse pour développer des mesures préventives d'expansion, qui rendront plus efficace le contrôle de populations largement établies (Goodell *et al.*, 2000).

Ce travail présente les résultats de l'étude des caractères biologiques et écologiques de *Rubus alceifolius*, espèce introduite à la Réunion dans le milieu du 19^{ème} siècle, devenue envahissante dès la fin de celui-ci (Jacob de Cordemoy, 1895), et dont l'expansion actuelle constitue l'un des cas les plus spectaculaires d'invasions de plantes introduites à la Réunion.

Les questions auxquelles j'ai tenté de répondre sont les suivantes:

- Le type biologique de cette espèce peut-il jouer un rôle dans sa propagation? Existe-t-il des marqueurs morphologiques ou architecturaux permettant de distinguer les différentes étapes de développement et de différencier les axes végétatifs des axes florifères? Ces marqueurs peuvent-ils servir d'indicateurs visuels rapides et efficaces pour les gestionnaires des milieux, dans un but de lutte contre cette espèce?
- Existe-t-il différents modes de propagation chez cette espèce? Dans quelles mesures les différents modes de propagation de cette espèce peuvent-ils favoriser son expansion ou encore sa colonisation dans de nouveaux milieux? Combien de temps un individu va-t-il mettre avant de fructifier? Sa fructification est-elle abondante? Est-elle étalée dans le temps? Se produit-elle tous les ans? La formation d'une banque de graines importante peut-elle être considérée comme un des traits d'histoire de vie des espèces envahissantes? La multiplication végétative est-elle importante? Existe-t-il chez *R. alceifolius* une plasticité phénotypique? Les facteurs environnementaux ont-ils un impact sur la plasticité phénotypique et la distribution de cette espèce? Les différents traits d'histoire de vie de cette espèce varient-ils en fonction des habitats colonisés?
- Les différentes hypothèses évoquées par Baker (1965, 1974) ou plus récemment par Kolar & Lodge (2001) peuvent-elles être confirmées ou au contraire infirmées chez

Introduction

cette espèce? Une même espèce peut-elle posséder plusieurs des caractéristiques évoquées par ces auteurs? Quels sont les caractères qui permettent d'expliquer la colonisation d'habitats nouveaux et hétérogènes par *R. alceifolius*?

- Les perturbations naturelles ou anthropiques ont-elles un impact sur la présence ou non d'espèces envahissantes? La luminosité (tailles des chablis, largeur des chemins) joue-t-elle un rôle dans la dispersion des espèces envahissantes, sur celle de *R. alceifolius*? Les techniques de gestion peuvent-elles avoir un effet sur la propagation de plantes invasives?

I-2. Plan de la thèse

De nombreuses théories sur les capacités des espèces exotiques à coloniser et envahir de nouveaux milieux existent. Néanmoins, peu d'études quantitatives confirment ou réfutent ces hypothèses (Kolar & Lodge, 2001). C'est pourquoi, à travers l'étude de la biologie et des processus de colonisation de *Rubus alceifolius* nous voulions tester certains de ces traits d'histoire de vie caractéristiques des plantes exotiques envahissantes.

Nous avons dans un premier temps déterminé la séquence de développement caractéristique de cette espèce (Chapitre II-1). La croissance au cours du temps des individus issus des différents modes de propagation a été comparée au niveau de différents sites (Chapitre II-2). Les objectifs étaient de comprendre et de distinguer par des marqueurs morphologiques et architecturaux les différentes phases de développement de cette espèce. Les mesures de croissance effectuées dans le temps ont permis de connaître la durée de période juvénile de la plante, à savoir le temps que celle-ci va mettre pour passer de l'état de semis à l'état adulte fructifère.

Dans le Chapitre III, nous avons étudié la variation de certains traits biologiques de *Rubus alceifolius* en fonction des différents milieux colonisés. Pour cela, dans le Chapitre III-1, nous avons étudié l'effet du gradient altitudinal (de 50 à 1500 m) sur différents traits biologiques (période de fructification, production de fruits,

Introduction

croissance...). Des distinctions morphologiques et architecturales ont été précisées dans le chapitre III-2 entre axes végétatifs et florifères, localisés à basse et à haute altitudes. Les travaux d'Amsellem (2000) montrent que la variabilité génétique de *R. alceifolius* est très faible voire monoclonale au niveau de la Réunion. C'est pourquoi, toute variation dans le comportement de cette plante, en fonction du milieu colonisé, mettra en avant une plasticité phénotypique.

Selon une théorie souvent mise en avant en écologie, les perturbations du milieu favorisent les invasions par interaction négative entre espèces en diminuant leur pouvoir de compétition (Hobbs, 1989). Les forêts tropicales humides de basse altitude ne sont plus représentées dans l'archipel des Mascareignes que par quelques reliques à la Réunion (Cadet, 1977; Cheke, 1987; Strahm, 1994). C'est pourquoi, dans le Chapitre IV, nous voulions faire un état des lieux d'un de ces derniers vestiges. Pour cela dans le chapitre IV-1, nous avons observé la présence, le taux de recouvrement et la répartition des espèces exotiques en fonction du degré d'ouverture du milieu (chablis) dans la réserve de Mare Longue, forêt tropicale humide de basse altitude. Une description des chablis et leur suivi sur 2 années ont permis d'observer les changements de structure de ceux-ci. Parmi ces espèces exotiques, *Rubus alceifolius* a été plus précisément décrite à travers l'étude de la pluie de graines de massifs, de sa banque de graines dans le sol et des taux de germination en fonction du degré d'ouverture (Chapitre IV-2). L'objectif de cette étude est de faire d'une part un bilan du degré d'envahissement de la réserve en fonction des milieux colonisés par les différentes espèces exotiques, et d'autre part, de mieux comprendre la stratégie d'invasion de la plus menaçante: *R. alceifolius*.

Une hypothèse alternative visant à savoir pourquoi les perturbations sont associées aux espèces envahissantes est que les espèces exotiques sont introduites par l'homme et que l'homme est lui même associé à de fortes perturbations (Simberloff, 1989). Les milieux perturbés par l'homme sont réputés pour être colonisés par de nombreuses espèces envahissantes (Vitousek *et al.*, 1996). Dans le Chapitre V, nous voulions mesurer ou évaluer l'impact de l'homme sur la régénération et la colonisation de *R. alceifolius*. Pour cela, nous avons observé d'une part, l'installation et la croissance de *R. alceifolius* au niveau de 2 chemins forestiers de différentes largeur (Chapitre V-2). D'autre part, la

Introduction

régénération et la colonisation de *Rubus alceifolius* ont été étudiées en parcelle de régénération sylvicole d'*Acacia heterophylla* (Chapitre V-1). Des comparaisons sur la mise en place de boutures et taux de germinations ont été effectuées avec *Rubus apetalus* var. *apetalus* (espèce indigène à la Réunion). Les pratiques sylvicoles employées pourront être discutées.

En conclusion (Chapitre VI), nous rappellerons les grandes lignes qui se dégageront des études de terrains et des expérimentations menées durant la thèse. Nous envisagerons comment les résultats obtenus peuvent apporter de manière plus générale de nouvelles informations dans la compréhension des facteurs qui expliquent le succès des invasions. Nous verrons les conséquences que celles-ci entraînent dans le cadre d'une stratégie de lutte adaptée contre cette espèce à la Réunion. L'importance des perturbations sera discutée à différentes échelles de perception en s'appuyant sur les résultats de notre étude.

Quelques traits sur la biologie de *Rubus alceifolius* ont récemment été étudiés (Amsellem, 2000). L'écologie de cette espèce est au contraire peu connue. C'est pourquoi avant d'exposer les différents résultats obtenus au cours de ce travail, il convient de faire une brève présentation de l'état des connaissances sur la plante étudiée.

I-3. Le genre *Rubus* dans le monde

I-3.1. Systématique

Le genre *Rubus* appartient à la famille des Rosaceae. Ce genre peut-être scindé d'après les systématiciens (Focke, 1910; Jennings *et al.*, 1990; Kalkmann, 1993) en 12 sous-genres (Tableau I-1). Les dernières estimations rapportent approximativement le nombre d'espèces dans ce genre entre 900 et 1000 (Thompson, 1997).

Introduction

Tableau I-1. Les 12 sous-genres appartenant au genre *Rubus* (d'après Focke, 1910; Jennings *et al.*, 1990; Kalkman, 1993).

Sous-genre	Nombre d'espèces (approximatif)	Caractéristiques
<i>Chamaemorus</i>	1	<i>R. chamaemorus</i>
<i>Dalibarda</i>	5	Aucune valeur agronomique
<i>Chamaeobatus</i>	5	Aucune valeur agronomique
<i>Comaropsis</i>	2	Aucune valeur agronomique
<i>Cylactis</i>	14	Framboisiers arctiques
<i>Orobatus</i>	19	Fruits hybrides
<i>Dalibardastrum</i>	4	Aucune valeur agronomique
<i>Malachobatus</i>	114	Centré en Asie du sud est, aucune valeur agronomique, certains ornementaux
<i>Anoplobatus</i>	6	Framboisiers à fleurs
<i>Idaeobatus</i>	200	Centré en Asie de l'Est, Framboisiers
<i>Lampobatus</i>	10	Aucune valeur agronomique
<i>Rubus</i> (syn. <i>Eubatus</i>)	Plusieurs centaines	Centré en Amérique du sud, Mûriers

Introduction

Le genre *Rubus* paraît comme l'un des genres les plus difficiles à classer parmi les plantes à fleurs (Lu, 1983; Richards *et al.*, 1996), et la délimitation entre espèces est compliquée en raison des hybridations ou de la pratique d'apomixie¹ (Antonius & Nybom, 1994, 1995; Antonius *et al.*, 1997; Kraft & Nybom, 1995; Nybom, 1996; Kraft *et al.*, 1996; Kollmann *et al.*, 2000), de la polyploïdie et du manque d'un concept universel de l'espèce pour ce genre (Gustafsson, 1943; Nybom, 1985; Kalkmann, 1993; Weber, 1996; McGregor, 1998).

Le genre *Rubus* a une mauvaise réputation chez des taxonomistes, du fait des problèmes posés par le sous-genre *Rubus* et notamment le complexe *R. fruticosus* / *R. caesius*. Ce problème est taxonomiquement insoluble d'après Kalkman (1993), du fait de l'apogamie facultative et d'une hybridation facile dont les descendants sont eux-mêmes fertiles et stables.

Les espèces de *Rubus* sont trouvées dans les zones arables, aussi bien sur les continents que sur les îles océaniques (Thompson, 1997). Néanmoins, elles sont essentiellement répandues dans l'hémisphère boréal, dans les zones tempérées et tempérées chaudes (Ridley, 1922; Van thuan, 1968).

I-3.2. Le genre *Rubus* et ses espèces envahissantes

Parmi ces espèces, nombreuses sont celles qui ont été introduites dans de nouveaux habitats. Une grande partie d'entre elles se sont naturalisées sans poser de problème pour la flore autochtone. En revanche, certaines sont devenues très envahissantes et ont fait l'objet de programmes de lutte (Gilkey, 1957; Jolivet, 1984; Julien, 1992; Watson, 1993; Oleskevich *et al.*, 1995; Gardner *et al.*, 1997). Ainsi des moyens de lutte chimique (Annexe 1) et biologiques (Annexes 2 et 3) sont encore en cours d'études. Cependant, pour l'instant, aucun agent de lutte biologique ne semble réellement spécifique à l'espèce invasive étudiée (Gardner *et al.*, 1997; LeBourgeois, 2001).

Parmi ces espèces de *Rubus* envahissantes, 8 sont capables de coloniser des milieux naturels (Daelher, 1998): *R. alceifolius*, *R. argutus*, *R. cuneifolius*, *R. discolor*, *R. ellipticus*, *R. fruticosus*, *R. moluccanus* et *R. ulmifolius*.

¹ Reproduction asexuée qui comprend l'agamospermie ("graines non issues de fécondation") et la multiplication végétative (Richards, 1994)

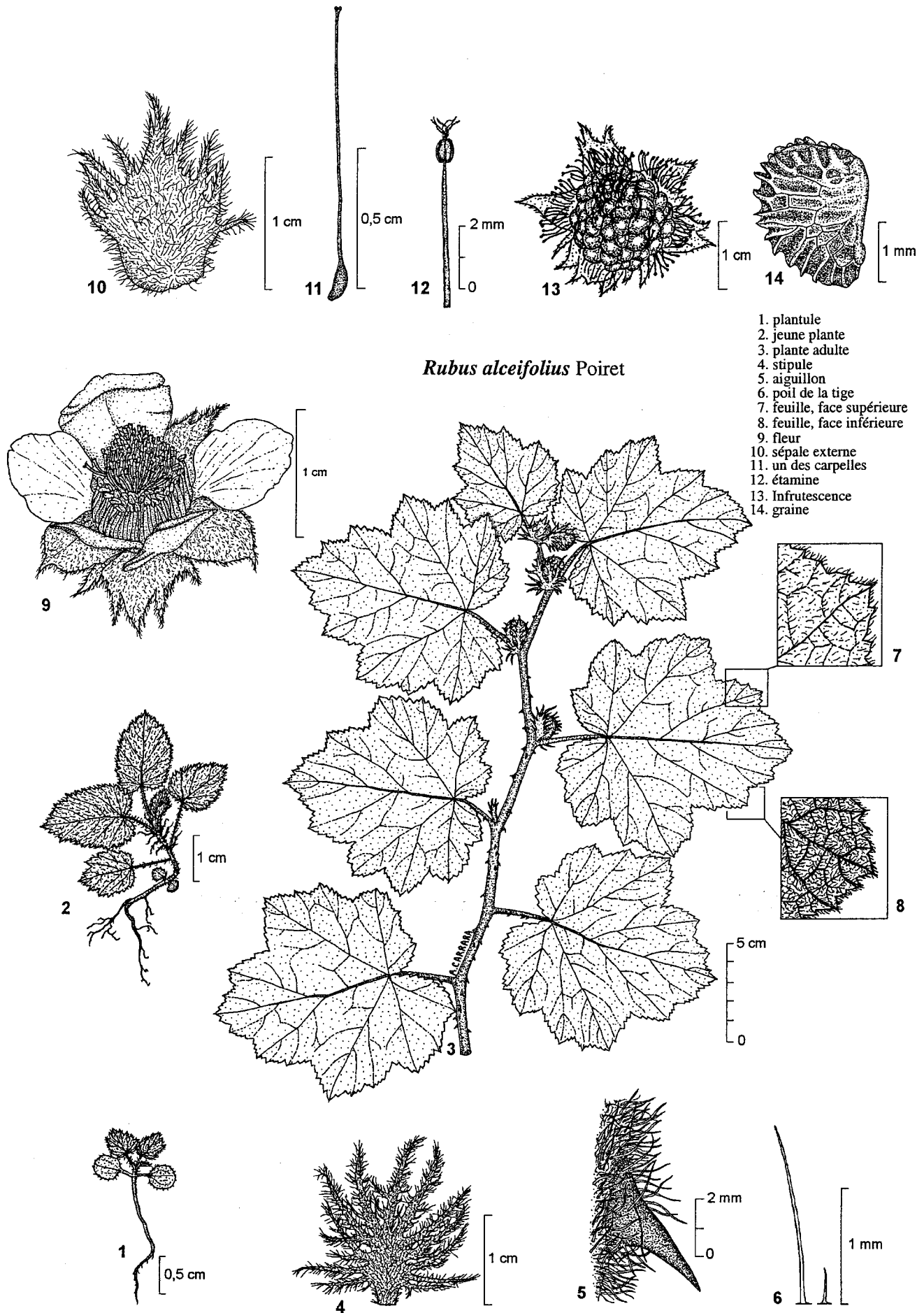


Figure I-1. Planche botanique de *Rubus alceifolius* (Alain Carrara, CIRAD-Montpellier).

Introduction

Les espèces appartenant au genre *Rubus* possèdent des prédispositions à devenir des espèces très envahissantes, du fait d'un fort taux de multiplication asexuée végétative ou apomictique (Nybom, 1988, 1995; Thompson, 1997), d'une bonne résistance aux coupes, arrachages et herbicides (Amor, 1973, 1974, 1975), et d'un fort potentiel de dissémination des graines par les frugivores (Jordano, 1982; Thompson, 1997, Kollmann *et al.*, 2000).

I-4. L'espèce étudiée

Rubus alceifolius appartient au sous-genre *Malachobatus*, qui comprend environ 80 espèces asiatiques tropicales et sub-tropicales. C'est un arbuste sarmenteux, dont les tiges sont arquées ou grimpantes; devenant lianescentes, elles peuvent mesurer jusqu'à 15 m de long (Van Thuan, 1970; Kalkmann, 1993; Friedmann, 1997; Baret, 1999). Friedmann (1997) précise dans la flore des Mascareignes que les tiges portent des aiguillons, les feuilles sont simples, à limbe cordé à la base, découpé en lobes anguleux, à marge finement dentée, glabrescent sur la face supérieure, couvert sur la face inférieure d'un double indument blanchâtre de poils très courts, laineux et de poils plus longs, plus ou moins denses (Figure I-1). Les nervures sont plus ou moins munies d'aiguillons. Les feuilles en croissance possèdent souvent des plages pigmentées sombres, irrégulières, le long des nervures. Le pétiole mesure de 4 à 7 cm et les stipules sont laciniées. Les inflorescences sont axillaires et terminales, en grappes. Les bractées florales sont à marge dilacérée, les sépales sont plus ou moins orbiculaires, tomenteux et les pétales sont blancs, largement obovales, ongiculés et longs de 8 à 10 mm. Les étamines sont nombreuses, elles possèdent une touffe de poils au sommet des anthères. Les fruits hémisphériques, rouge pâle, aqueux, sont larges d'environ 1.5 à 2 cm, constitués de nombreuses drupéoles.

D'après Van Thuan (1968), il semble que l'on puisse distinguer différents écotypes: une forme à très grandes feuilles (Java), une forme à petites feuilles (Nord Vietnam) et une forme à feuilles plus hirsutes (Thaïlande, Laos).

Introduction

I-4.1. Son utilisation

Localement appelée 'raisin marron' pour la ressemblance de ces feuilles avec celle de la vigne, cette espèce produit des infrutescences de 10 à 40 drupéoles rouge clair, chacune prolongée par un style filiforme persistant, qui peuvent être mangées ou préparées en gelées ou en confiture. La plante est riche en tanins. Son astringence et son pouvoir anti-inflammatoire la recommandent en gargarisme contre les maux de gorge, les angines, l'inflammation des lèvres et des gencives. En tisane, elle sert à combattre les dysenteries et les fièvres (Lavergne, 1978). En Asie les feuilles sont utilisées en infusion comme du thé, tandis qu'à Sumatra les jeunes pousses sont mangées, ce qui est rarement mentionné pour les *Rubus*. En Malaisie, les racines sont utilisées en tisane contre la dysenterie (Kalkman, 1993).

I-4.2. Sa répartition mondiale

L'aire d'origine de *R. alceifolius* est localisée au sud-est asiatique, à partir du sud de la Chine et de la Birmanie (Cadet, 1977). L'espèce est citée en Birmanie, Thaïlande, Laos, Vietnam, Cambodge, sud-est de la Chine, Taïwan ainsi qu'en Malaisie et dans l'ensemble de l'arc indonésien, jusqu'aux Célèbes et aux petites îles de la Sonde. Après son introduction par l'Homme, on la retrouve dans l'état du Queensland en Australie, ainsi que sur la côte est de Madagascar, à l'île Maurice, à La Réunion et à Mayotte. La Figure I-2 présente la répartition de *R. alceifolius* dans le monde selon Kalkman (1993).

Au Vietnam et en Thaïlande, elle se développe dans les régions dégagées de basse et de haute altitude (Van Thuan, 1968; 1970). On la retrouve, au Vietnam, dans les brousses anthropophiles du massif sud-annamite, généralement en association avec *Melastoma normale*, *Clerodendrum cyrtophyllum*, *Lantana camara*, *Ficus heterophylla*, *Thysanolaena maxima* et souvent avec d'autres *Rubus* tels que *R. chevalieri* et *R. cochinchinensis* (Schmid, 1974). Au nord du Vietnam, Jolivet (1984) précise que *R. alceifolius* se développe particulièrement bien dans les clairières forestières et les bords de chemins. Il la signale notamment dans la région d'Hanoï dans la montagne de Tam Dao et à Cuc Phuong.

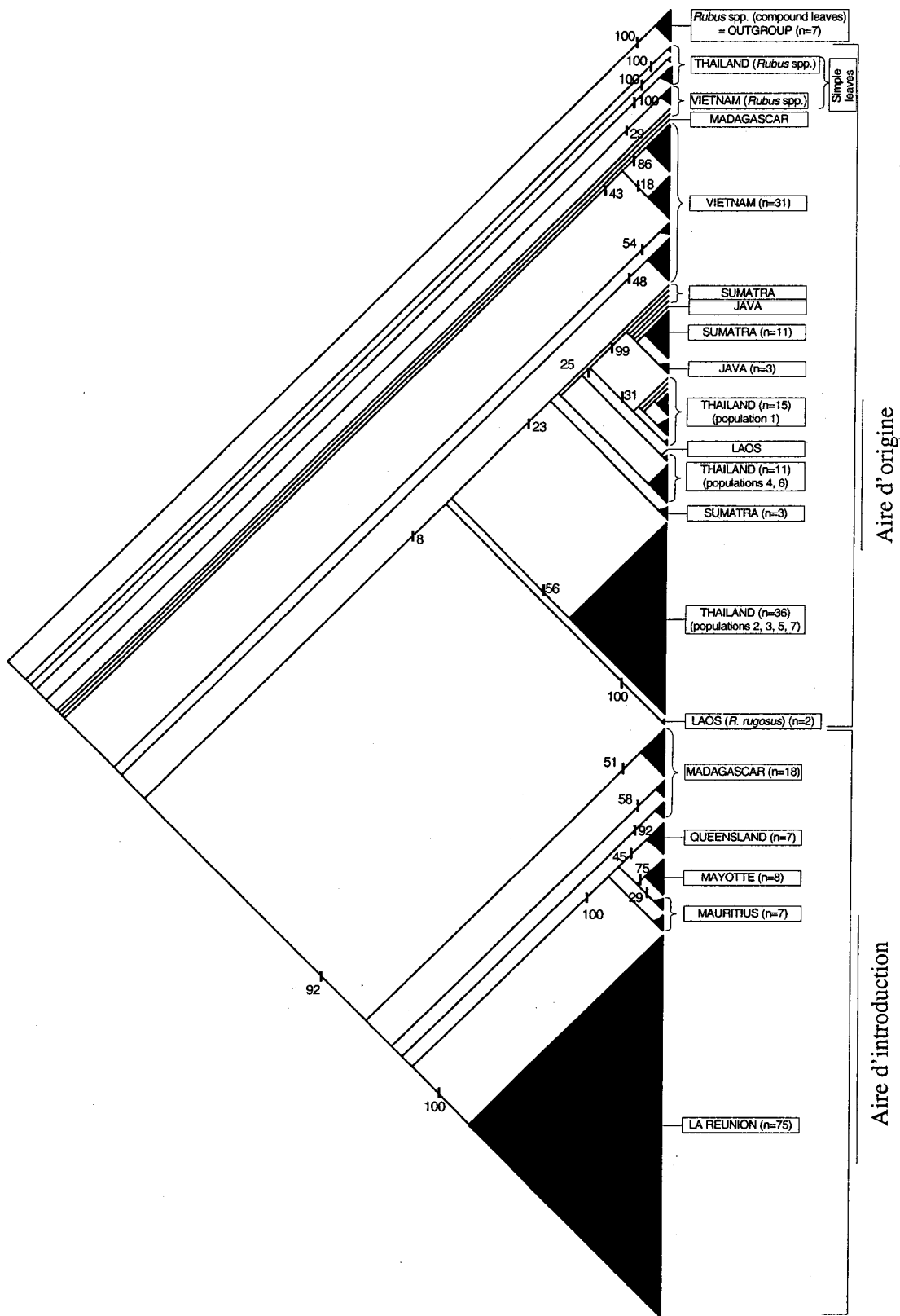


Figure I-3. Phénogramme construit en utilisant la méthode de 'Neighbor-Joining', d'après l'indice de Simple Matching et les résultats obtenus par les marqueurs AFLP. Le phénogramme est raciné sur les *Rubus* spp. à feuilles composées (sous-genre *Idaeobatus*). Les nombres indiquent les valeurs de bootstrap (2000 répliquions) pour chaque nœud. Les triangles pleins sont proportionnels à la taille de l'échantillon des groupes désignés (Amsellem *et al.*, 2000).

Introduction

Au Laos, Vidal (1934) signale cette espèce dans les zones de basse altitude (300 à 900 m) au nord du Laos, notamment la région de Luang Prabang où la pluviométrie moyenne est de l'ordre de 1 500 mm et la température moyenne comprise entre 20 et 30 °C. Il la signale également dans les collines et montagnes de plus haute altitude (1 200 m) au nord et à l'est du pays, dans la région de Xièng-Khouang et de Paksong. Quelle que soit la zone, le processus de développement de *R. alceifolius* reste le même.

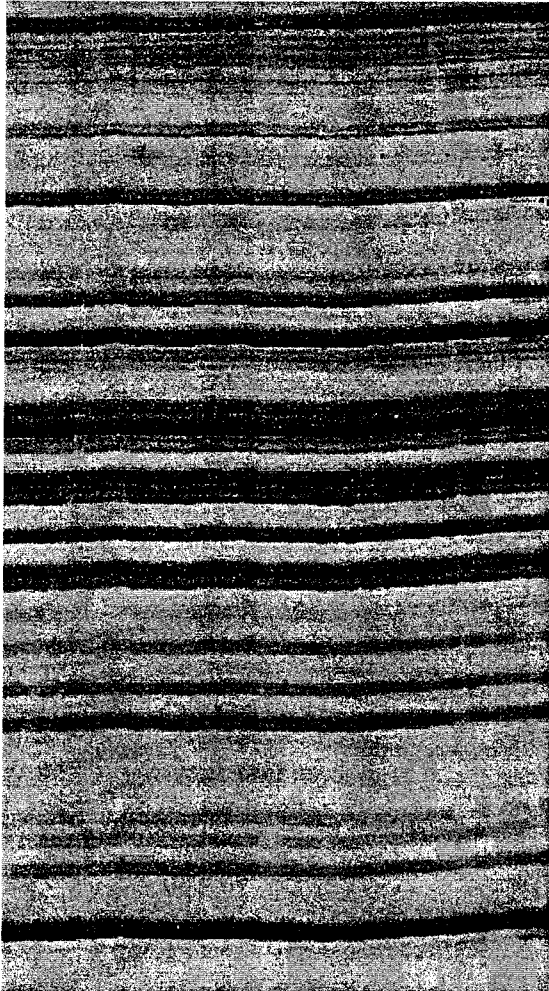
L'espèce se développe systématiquement dans les formations secondaires après défrichage par le feu de la forêt primaire dense. La recolonisation de ces milieux débute par une brousse à *Chromolaena odorata*, puis se constitue ultérieurement une brousse arbustive mixte comprenant des ligneux bas et au sein de laquelle s'installe *R. alceifolius*.

En Malaisie, elle est présente surtout entre 400 m et 1400 m d'altitude bien qu'on puisse la trouver depuis le niveau de la mer jusqu'à 1600 m d'altitude. Elle se développe dans les zones éclairées en bordure de forêt, dans les forêts secondaires dégradées, dans les zones de fourrés et en bordure de rivière (Kalkmann, 1984; 1993).

I-4.3. Sa venue sur l'île

Cette ronce aurait été introduite à la Réunion vers 1846 (Jacob de Cordemoy, 1895). Un écrit antérieur, dans le Ralliement du 17 août 1892, laisse supposer que cette espèce commençait déjà à proliférer sur l'île: "cette plante funeste nous vient du Jardin Botanique de Calcutta dont l'ancien directeur, le Dr Wallech, entretenait autrefois avec notre jardin botanique de fréquents échanges de plantes. Cette espèce n'est pourtant pas mentionnée dans la végétation de l'Inde (Legris, 1963). Néanmoins, L.K. Barnerjee, "Deputy Director" du Jardin Botanique de Calcutta nous précise qu'un *Rubus alceifolius* Lam. est cité en 1844 par Voigt J.O. dans le journal *Hourtus Suburbans Calcuttensis* sous le nom de *R. rugosus* Sm. Cette espèce serait présente dans le nord-est de l'Inde. Aujourd'hui, aucun échantillon de cette plante n'existe dans l'herbier, ni dans le Jardin Botanique. Il se peut donc que si le *R. alceifolius* de la Réunion provient bien du Jardin Botanique de Calcutta, il y ait été introduit à partir d'une autre région asiatique.

Gel monomorphique
(Individus Réunionnais)



Gel polymorphique
(Individus Vietnamien)

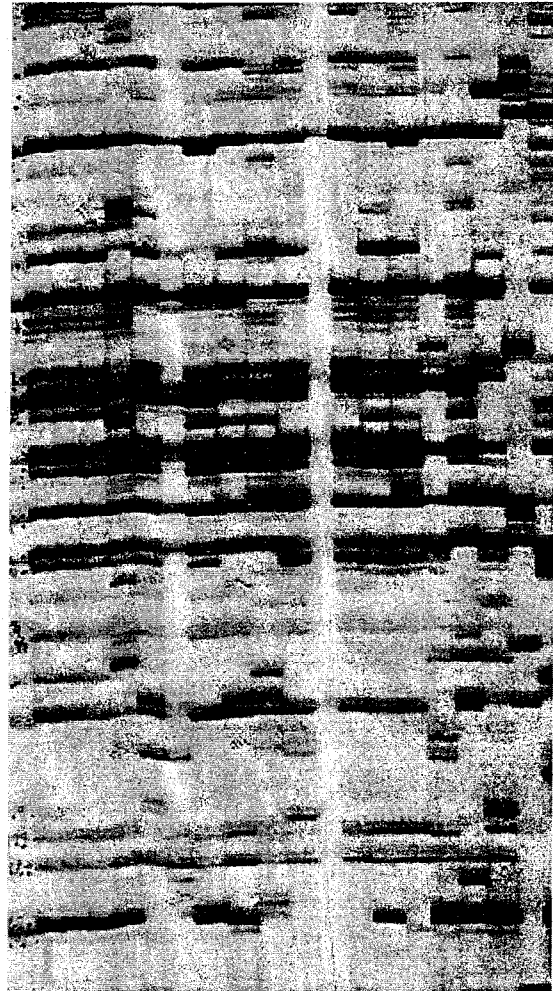


Figure I-4. Exemple d'un gel monomorphique (individus réunionnais) et d'un gel polymorphique (individus Vietnamien). Les photographies ont été disposées en fonction de niveaux de bandes homogènes alignées (avec des différences des migrations au cours du temps) (Amsellem *et al.*, 2000).

Introduction

Différents scénarii d'invasion mentionnant d'autres origines possibles ont été évoqués. Vaughan (1937) pense que cette espèce serait native de Madagascar (dénommé alors *R. roridus*) et introduite à l'île Maurice en 1828. Rivals (1960) rejette cette opinion, considérant que cette espèce est présente de façon très ponctuelle dans la grande île et seulement depuis peu d'années. Owadally (1960) précise également que *R. alceifolius* aurait été introduit à l'île Maurice en 1818 en provenance de Malaisie *via* Madagascar. Il différencie *R. alceifolius* (appelé à tort à l'époque *R. moluccanus*) du *R. roridus* considéré comme endémique à Madagascar. Depuis, Kalkmann (1993) considère ces deux espèces comme semblables, à quelques petits détails près de pilosité, et les regroupe au sein de *R. alceifolius*. Jolivet (1984) situe son origine au nord du Vietnam et attribue son introduction à la Réunion, à un missionnaire. Figier et Soulères (1991) mentionnent cette espèce comme originaire de Thaïlande. Friedmann (1997) la considère comme originaire de Java, avec une acclimatation possible à Maurice avant son arrivée à la Réunion. Cet auteur mentionne qu'un échantillon de l'herbier Bouton se rapporte à cette espèce et la mentionne comme cultivée à l'île Maurice, sans doute dans un jardin botanique.

Pour pallier ces incertitudes, une étude récente sur la comparaison de la génétique de cette espèce au sein de ses aires d'origine et d'introduction a été effectuée (Figures I-3 et I-4; Amsellem, 2000). Cet auteur tente alors de retracer le cheminement de cette espèce dans la totalité de sa zone de répartition. Il pense que *R. alceifolius* aurait été, depuis une localité asiatique inconnue, introduit à Madagascar, probablement par plusieurs arrivées successives et indépendantes. La localité d'origine pourrait être Java, d'après la comparaison de morphotypes, et/ou le Vietnam selon l'affinité des profils génétiques se trouvant dans l'aire d'introduction (Amsellem *et al.*, 2000). La date d'introduction à Madagascar est probablement très récente d'un point de vue évolutif. Cet auteur émet l'hypothèse que cette plante aurait été introduite, pour ses vertus thérapeutiques et gustatives, depuis la colonisation de cette île par les protomalgaches, il y a au plus 3000 ans (Wigboldus, 1994). Elle peut également y avoir été introduite il y a quelques siècles au gré d'échanges botaniques (Owadally, 1960; Rivals, 1960). Quelle que soit la date d'arrivée de *R. alceifolius* à Madagascar, des introductions volontaires ou non, ont dû et doivent encore régulièrement avoir lieu entre l'Asie et cette île.

Introduction

Néanmoins, l'introduction de *R. alceifolius* à Madagascar qui représente un sous-échantillon de la diversité génétique rencontrée en Asie a soumis cette espèce à un premier goulet d'étranglement génétique (Amsellem *et al.*, 2000). Amsellem *et al.* (2001a) pensent que c'est très probablement sur cette île qu'il aurait acquis la faculté de se reproduire par apomixie. Ce mode de reproduction semble être exceptionnel dans le sous-genre *Malachobatus*, auquel appartient cette ronce (Nybom, 1986; Busemeyer *et al.*, 1997; Amsellem *et al.*, 2002), mais il est rencontré dans les autres sous-genres, notamment *Rubus* (Antonius *et al.*, 1997; Kraft & Nybom, 1995; Nybom, 1996; Kraft *et al.*, 1996; Kollmann *et al.*, 2000). Ce changement dans le régime de reproduction de *R. alceifolius*, et sa très récente arrivée sur l'île, laissent penser qu'il est probablement dû à un facteur proximal (hybridation interspécifique) plutôt qu'un facteur ultime (manque de pollinisateurs, difficulté à trouver des partenaires). Une telle hybridation aurait pu avoir lieu avec *Rubus roridus*, espèce considérée comme endémique de Madagascar et morphologiquement très proche de *R. alceifolius* (Vaughan, 1937). Bien que l'existence de ce taxon ait été démentie (Owadally, 1960; Rivals, 1960), Amsellem *et al.* (2000) subodorent qu'elle serait génétiquement très proche de *R. alceifolius*. Cette hybridation aurait également pu se passer entre 2 formes asiatiques de *R. alceifolius*, géographiquement distantes et réunies à Madagascar où des flux de gènes auraient alors été rétablis entre elles (Amsellem, 2000). La diversité observée sur cette île (Amsellem *et al.*, 2000) serait alors entretenue soit par l'arrivée successive de nouveaux immigrants, soit par une sexualité résiduelle, soit par des populations génétiquement bien différenciées, dont chacune se reproduirait très majoritairement par apomixie (Amsellem *et al.*, 2001b). De cette localité, quelques individus auraient alors colonisé les îles voisines: Mayotte, Maurice et la Réunion. Un génotype aurait alors été compétitivement supérieur aux autres à la Réunion. Un autre génotype aurait envahi Mayotte, Maurice et plus tard le Queensland, se traduisant par des profils génétiques clonaux mais différents observés sur ces îles (Amsellem *et al.*, 2000). Ce scénario, ou la date présumée d'introduction en Australie (1950) proposée par E. Bruzzese (com. pers. in Amsellem, 2000) pourraient expliquer pourquoi les populations du Queensland ne sont pas génétiquement différenciées des populations de l'île Maurice. L'introduction de *R. alceifolius* dans les îles de l'Océan Indien et plus tard au Queensland aurait donc

abouti à un second goulet d'étranglement des populations, réduisant encore leur diversité génétique (Amsellem, 2000).

I-4.4. Sa répartition à la Réunion

Rubus alceifolius colonise tous les milieux ouverts où règne une humidité suffisante. Différents auteurs (Quere, 1990; Sigala & Lavergne, 1996) notent l'omniprésence de cette espèce en forêt humide (surtout dans les massifs de l'est de l'île et les Hauts de l'Ouest) à partir d'images satellites Spot et de photographies infrarouges. Ainsi, la plante envahit les terres en déprise agricole ou nouvellement défrichées, les ouvertures forestières (sentiers, clairières, chablis, parcelles nouvellement déboisées), les bords des ravines et les lisières des forêts pluvieuses. C'est également une espèce pionnière des éboulis au pied des remparts (Lavergne, 1978; Cadet, 1977; McDonald *et al.*, 1991) et des coulées volcaniques de la côte est (Strasberg, 1995). En revanche, elle est moins abondante dans le cirque de Cilaos.

Cette ronce est particulièrement vivace et difficile à combattre dans les forêts de production de tamarin des Hauts et dans les reboisements en essences précieuses de moyenne altitude. Dans la partie ouest de l'île du fait de la sécheresse du climat, elle n'apparaît qu'à partir de 500 m d'altitude dans les fonds de ravines humides et se retrouve jusqu'à 1 700 m d'altitude. Dans la partie est de l'île elle se développe depuis le niveau de la mer jusqu'à 1600 m d'altitude.

I-4.5. Biologie de la reproduction

Une importante diversité génétique existe chez cette espèce dans sa zone d'origine où elle se multiplierait par reproduction sexuée, l'allogamie semblant très majoritaire (Amsellem *et al.*, 2000). Dans les zones d'introduction, ces auteurs précisent cependant que cette diversité est moindre à Madagascar, et que *R. alceifolius* peut être considéré comme clonal à Mayotte, Maurice, la Réunion et au Queensland. Dans son aire d'introduction, *R. alceifolius* pratique une aposporie² facultative³ et pseudogame⁴

² Production d'un sac embryonnaire (non issu de méiose) à partir d'une cellule du nucelle qui engendre la production d'un zygote sans fécondation (génétiquement identique à la plante mère), ³ le mode de reproduction sexuée 'classique' reste possible. ⁴ Agamospermie dans laquelle la fécondation des noyaux de l'endosperme primaire est nécessaire pour le développement d'un embryon asexué. (Richards, 1994).

Introduction

(Amsellem *et al.*, 2002). Une sexualité résiduelle semble toutefois exister à Madagascar. Bien que clonal sur ces îles, *R. alceifolius* serait en train de se différencier génétiquement. Les analyses de diversité génétique pratiquées par Amsellem (2000) indiquent que les variations microsatellites trouvées dans l'aire d'introduction n'excèdent jamais 2 motifs répétés en plus ou en moins par rapport au type standard réunionnais. Amsellem (2000) conclut que la forte proportion de variants microsatellites n'est pas issue de variations somatiques, mais que ce sont bels et bien différents genets qui constituent une tache. De plus l'autogamie par pollinisation manuelle produit autant de graines que la pollinisation allogame manuelle (Maurice & Strasberg, 1999; Amsellem, 2000), ce qui laisse supposer que *R. alceifolius* est potentiellement autogame (Amsellem, 2000). L'étude de marqueurs microsatellites a permis de déceler une allopolyploïdie chez *R. alceifolius* dans son aire d'introduction. Une cytométrie en flux montre que *R. alceifolius* est tétraploïde dans son aire d'introduction comme dans son aire d'origine (Amsellem *et al.*, 2001c). Ces mêmes auteurs observent toutefois une triploïdie au Vietnam. Ce résultat doit être cependant pris avec précaution car l'échantillonnage dans ce pays n'était que d'un seul individu.

I-4.6. Vigueur des individus

Amsellem (2000) compare, en laboratoire, la vigueur de croissance de *R. alceifolius* provenant de ses aires d'origine et d'introduction. Cet auteur ne détecte aucune différence de croissance ou d'activité métabolique chez des individus placés en milieu homogène, de leur germination jusqu'à 4 mois de croissance. En effet, les graines, toutes scarifiées de manière identique, germent avec le même taux et à la même vitesse. Les individus ont la même activité photosynthétique (absorption de CO₂ par les feuilles), ils croissent à la même vitesse (taux de croissance relative) allouent la même part de biomasse entre les racines, les tiges et les feuilles. Ils produisent la même surface foliaire, ont le même rendement photosynthétique (taux d'assimilation net) et possèdent des feuilles de même surface spécifique (surface foliaire/masse sèche foliaire). L'hypothèse de l'évolution vers une compétitivité accrue des espèces introduites (Blossey & Nötzold, 1995) n'est donc pas validée. Amsellem (2000) suggère toutefois que les conditions environnementales de l'aire d'introduction de *R. alceifolius* pourraient jouer un rôle non négligeable dans son envahissement (absence de

Introduction

phytophage et de pathogène, conditions climatiques meilleures...). De plus, si aucune différence dans la vigueur des individus ne s'exprime aux stades juvéniles (stades d'observation par Amsellem, 2000), il est possible que celle-ci s'observe sur des individus plus âgés.

I-4.7. Mode de propagation et de dissémination

R. alceifolius est une plante pluriannuelle vivace. Cette espèce est capable de se multiplier végétativement par marcottage (Kleinschmidt & Johnson, 1977; Cadet, 1977), rejets de souche (Baret, 1999) et bouturage (Soulères, 1991; LeBourgeois, 1998). Certains auteurs pensent que cette espèce se développe également par la formation de drageons, permettant l'expansion latérale de la touffe (LeBourgeois, 1998; Amsellem, 2000). Le bouturage semble être favorisé par les travaux de débroussaillage en sylviculture et le long des voies de circulation, laissant sur le sol des fragments de tiges susceptibles de s'enraciner aux nœuds et de développer de nouveaux buissons (LeBourgeois, 1998).

Une pré-étude (Thébaud, 1989) a montré chez *R. alceifolius* une fructification abondante et étalée (environ 3 mois) dans le temps au niveau d'un site de basse altitude. Les fleurs de *R. alceifolius* ne sont visitées que par un petit nombre de pollinisateurs potentiels. Les deux espèces les plus répandues sont les abeilles (*Apis mellifica*) et les guêpes (*Polistes hebraeus*). Un oiseau endémique de petite taille, le "Zoizeau vert" (*Zosterops olivaceus*), a été observé à plusieurs reprises sur les fleurs de *Rubus* à la recherche de nectar, il peut également contribuer à la pollinisation. Les graines de *R. alceifolius* sont disséminées à la Réunion par 3 espèces d'oiseaux qui consomment les fruits et restituent les graines intactes dans leurs excréments (Thébaud, 1989). Il s'agit du "Zoizeau vert" (également pollinisateur) et de 2 espèces de taille moyenne introduites volontairement dans l'île (le Martin, *Acridotheres tristis* et le Condé, *Pycnonotus jocosus*) qui jouent un rôle essentiel dans la dissémination sur de grandes distances (Mandon-Dalger, 2002), vers des sites privilégiés de germination, localisés préférentiellement en milieu ouvert (Thébaud, 1989). Malgré tout, la dissémination par les oiseaux ne représente qu'un très faible pourcentage de la dissémination des graines de *R. alceifolius*, puisque environ 80% des fruits mûrs tombent au sol. Parmi ceux-ci, près de 50% sont endommagés par des insectes, notamment des acridiens, et sont

Introduction

ensuite contaminés par des pathogènes (Thébaud, 1989). Une partie des graines peut ensuite être propagée par les eaux de ruissellement dans les zones à forte pente sur de plus longues distances. Une première estimation de la banque de graines dans le sol d'une forêt humide de basse altitude (Thébaud, 1989) montre des variations de 1480 graines/m² sous couvert forestier à 4533 graines/m² dans les trouées forestières où des buissons de *R. alceifolius* sont présents. Du fait d'une dormance tégumentaire et d'une viabilité des graines importante (estimée à une dizaine d'années pour le genre *Rubus*; Marks, 1983), seule une fraction variable de graines sera libérée périodiquement des contraintes mécaniques et pourra germer si les conditions deviennent favorables (Thébaud, 1989).

I-5. Les autres espèces du genre *Rubus* à la Réunion

Il existe 5 espèces appartenant au genre *Rubus* à la Réunion (Friedmann, 1997). L'une est indigène et présente 2 variétés dont l'une est indigène (*R. apetalus* var. *apetalus*) et l'autre est endémique de la Réunion (*R. apetalus* var. *glaber*). Trois autres espèces sont exotiques et naturalisées (*R. fraxinifolius*, *R. rosifolius*, *R. alceifolius*), la cinquième espèce, introduite récemment est cultivée à Cilaos, il s'agit du framboisier (*R. idaeus*).

La clé dichotomique suivante va nous permettre de distinguer les différentes espèces sur l'île.

- | | | |
|---|---------------------|--|
| 1# Feuilles simples, lobées | <i>Malachobatus</i> | 1. <i>R. alceifolius</i> Poir. |
| 1# Feuilles trifoliolées ou imparipennées | <i>Idaeobatus</i> | 2. |
| 2* Fleurs apétales; fruits noirs | | 2. <i>R. apetalus</i> Poir. |
| ~ Folioles et tiges tomenteuses | | 2'. <i>R. apetalus</i> var. <i>apetalus</i> Poir. |
| ~ Folioles et tiges glabres | | 2". <i>R. apetalus</i> var. <i>glaber</i> (Cord.) F. |
| 2* Pétales présents; fruits rouges | | 3. |
| 3☐ Feuilles et tiges glabres | | 3. <i>R. fraxinifolius</i> Poir. |
| 3☐ Feuilles et tiges à poils clairsemés ou | | 4. |
| feuilles pubescentes sur la face inférieure | | |
| 4> Feuilles souvent à 7 folioles, | | 4. <i>R. rosifolius</i> Sm. |
| à poils clairsemés | | |
| 4> Feuilles souvent à 3 folioles, | | 5. <i>R. idaeus</i> L. |
| pubescentes-blanchâtres dessous | | |

Chapitre II

Développement et croissance

II-1. Developmental Patterns of the Invasive Bramble (*Rubus alceifolius* Poiret, Rosaceae) in Réunion Island: an Architectural and Morphometric Analysis.

Baret S, Nicolini E, LeBourgeois T, Strasberg D. 2003. Developmental Patterns of the Invasive Bramble (*Rubus alceifolius* Poiret, Rosaceae) in Réunion Island: an Architectural and Morphometric Analysis. *Annals of botany* **91**: 39-48.

II-1.1. Introduction

Plants respond sensitively to the environment, not by moving their bodies, but by varying their physiology and growth (Waller, 1986). Architectural analysis provides access to the global architecture of a plant and its spatiotemporal development (Hallé and Oldeman, 1970; Hallé *et al.*, 1978; Edelin, 1977, 1984; Barthélémy *et al.*, 1989). It consists of a structural description of individuals that have reached various stages of development in various environments. This approach involves an *a posteriori* reconstitution of the development of each individual and is based on different morphological markers, thus highlighting the chronological developmental patterns of each assessed structure (e.g. Day *et al.*, 1997; Nicolini, 1998; Nicolini & Chanson, 1999; Sabatier & Barthélémy, 1999; Heuret *et al.*, 2000; Lauri & Kelner, 2001; Nicolini *et al.*, 2001).

A recent morphometric approach by Lauri (1988, 1991), Lauri & Térouanne (1991, 1995) operates on another level, focusing on the structure of the caulinary axis components, the metamer (White, 1979, 1984), and variations in the balance between the different components, leaves, nodes and internodes. Considering the site of leaf projection and its subjacent basal extension, Lauri (1988, 1991) and Lauri & Térouanne (1991, 1995) suggested that the foliar component may overrides the caulinary component (=foliarization), whereas during development towards a more axialized metamer the caulinary component overrides the foliar component (=axialization). In these methods, stem parameters were simply measured as internode diameter (Lauri, 1988, 1991; Lauri & Térouanne, 1991, 1995; Lauri & Kelner, 2001).

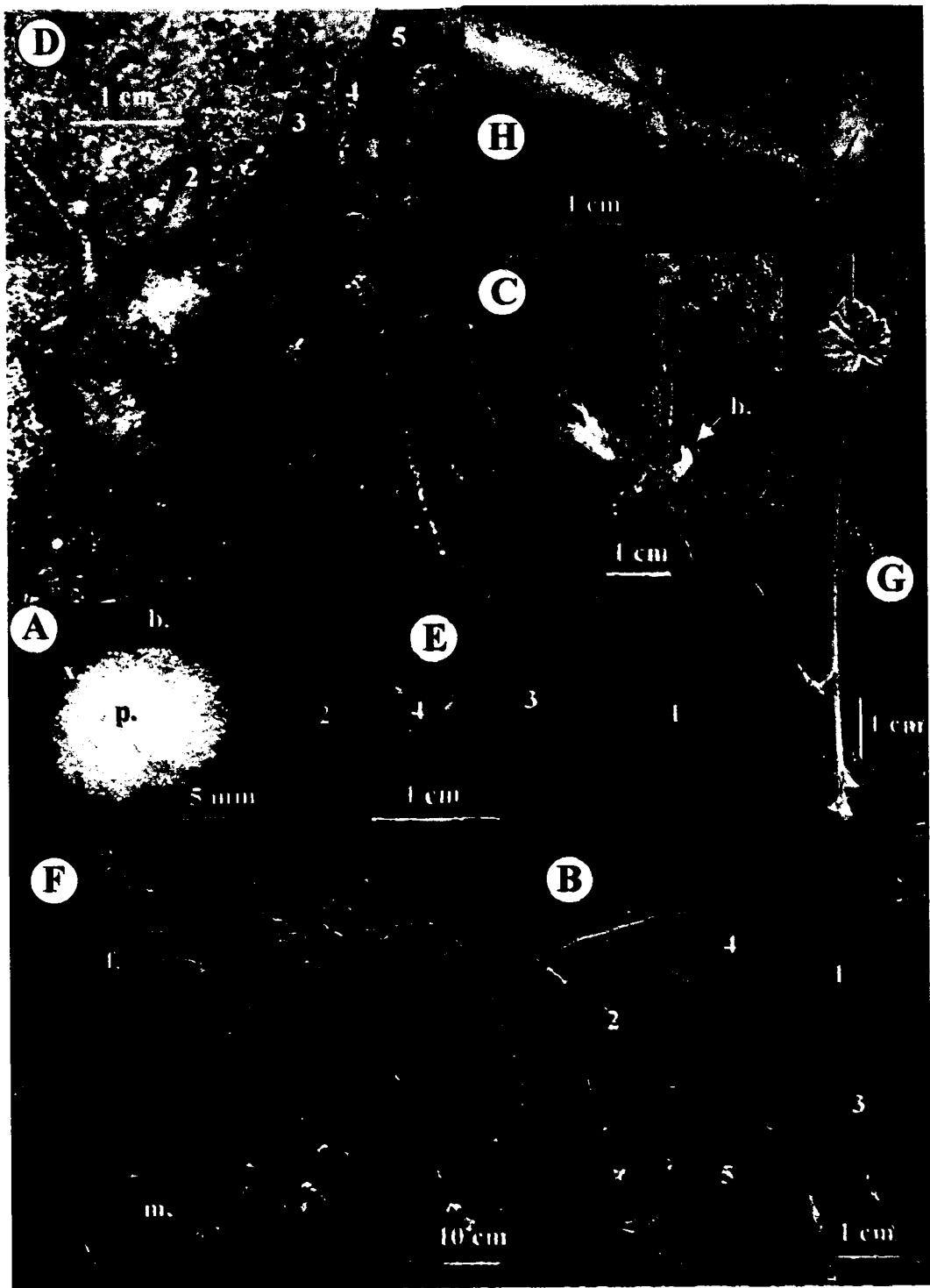


Plate II-1.1. Different morphologic and anatomic criteria for *Rubus alceifolius*. Cross-section of a stem showing the pith (A). Individuals at different developmental stages: young stage a, an alternate-spiral phyllotaxis arrangement with a $2/5$ index (B), intermediate developmental stage c (C) with a rootstock more and more bigger (D), and mature stage d (F), with an alternate-bifarious arrangement (E), which roots (H) *via* the apical tip (G).

Developmental patterns: an architectural and morphometric analysis

However, the shoot axis is represented by the central pith region (primary structure) which is corticated by surrounding leaf tissues (secondary structure) (Troll & Rauh, 1950; Kaplan, 2001). Both structures must therefore be considered when studying stem parameters, as successfully shown on *Fagus sylvatica*, a temperate tree (Nicolini & Chanson, 1999). Therefore, pith is included as one of the stem parameter in this study.

Architectural analysis can be more relevant when combining quantitative measurements with morphological description. Many studies concern trees of economic importance (e.g. Heuret, 2000; Lauri & Kelner, 2001; Nicolini *et al.*, 2001; Sabatier & Barthélémy, 2001) but other plant groups are comparatively poorly studied, especially those having intermediate life forms between trees forms and herbaceous perennial plants.

Weakly lignified, brambles belonging to the genus *Rubus* constitute a unique biological model: high specific diversity throughout the world and unique growth habit and architecture. Their development and growth capacity are such that many species when translocated by man to new areas become highly invasive.

Some studies have documented the developmental stages of different species of *Rubus*: *R. fruticosus* (Barnola, 1971a, 1971b; Amor, 1974; Amor & Richardson, 1980), *R. ulmifolius* (Heslop-Harrison, 1959), *R. idaeus* (Hudson, 1959; Barnola, 1970). However, these descriptive studies focused generally on one architectural parameter (for example, rooting of the stem apex).

Among the invasive *Rubi* in the world, *Rubus alceifolius*, native from eastern Asia (northern Vietnam to Java), became a major weed in Queensland and the Indian Ocean Islands Réunion-Mauritius-Mayotte-Madagascar, after its recent introduction by humans. A recent genetic study of *Rubus alceifolius* showed that the plant invaded Réunion Island from a single clone (Amsellem *et al.*, 2000).

To gain a better understanding of this plant invasion, our aim was to document the growth and developmental stages of this plant, using architectural and morphological analysis by addressing the following questions: (a) does *Rubus alceifolius* have a particular growth; (b) does the morphometric approach, particularly of the primary structures, provide markers for characterizing the developmental stages of this plant; (c) can these markers be used to describe the development of each individual and thus predict its spatial invasive potential?

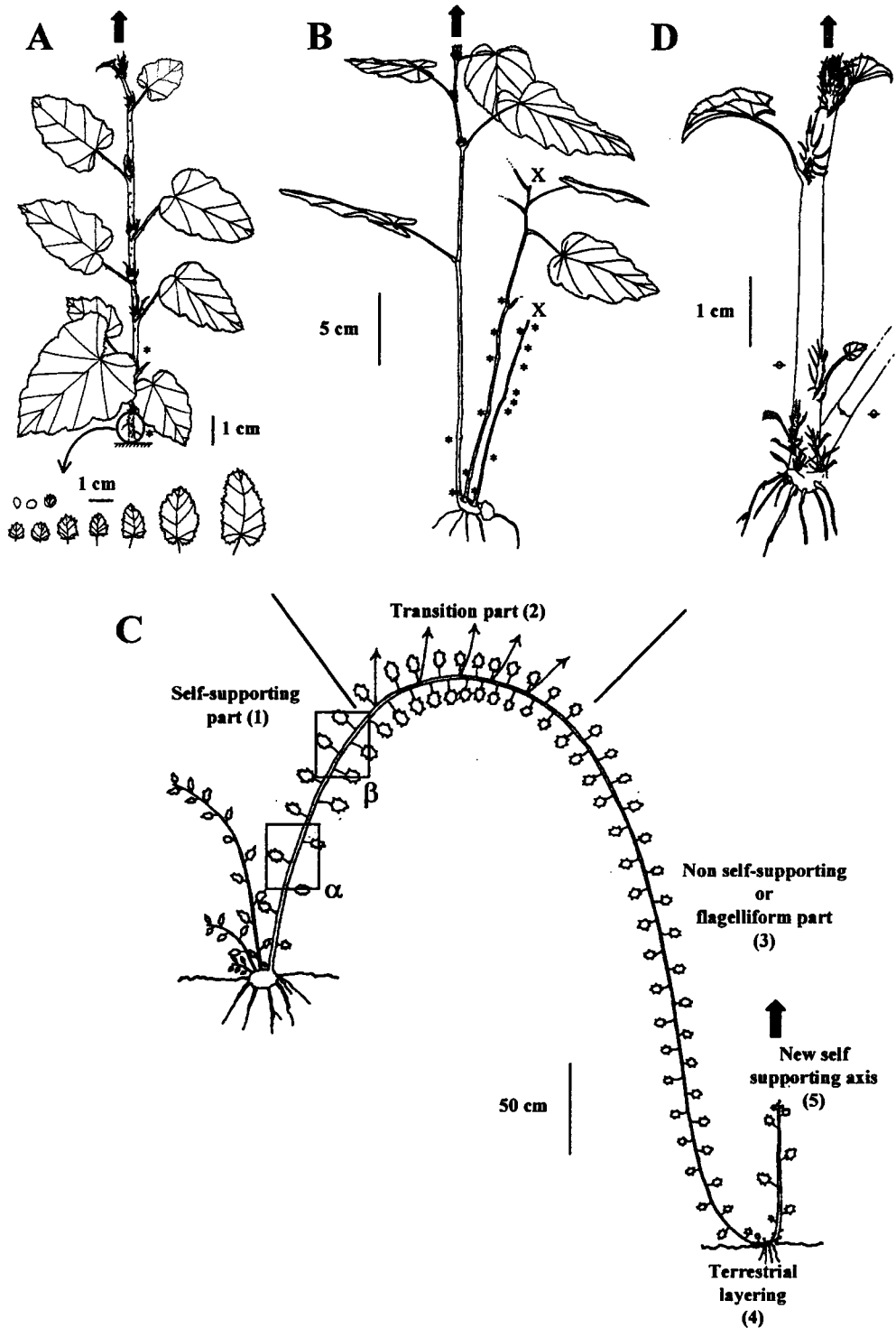


Figure II-1.1. Architecture of different *R. alceifolius* individuals at different developmental stages. A, Young stage a. The axis shown was derived from a seed. B, Intermediate stage b. C, Adult stage e; the lianescent axis tip can root and form a new axis (D).

II-1.2. Materials and Methods

II-1.2.1. Study site

The study was carried out on Réunion, a volcanic island in the Indian Ocean (21°06' S, 55°32' E).

Rubus alceifolius is a species that thrives in wet habitats. It proliferates on the eastern and southeastern coasts, which have the heaviest rainfall, from sea level to 1700 m ASL, while it is only found at 500 m ASL and above in gullies along the western coast. Measurements were carried out at two sites: (a) Grand Etang, located in the eastern region, between 500 and 550 m ASL, where the annual average rainfall is high (6306 mm.y⁻¹) and the annual average temperature is 20.4°C (source France Météo, year 2000); (b) Mare Longue, located in the southern region at 500 m ASL. Precipitation is also abundant (≈4000 mm.y⁻¹) and the annual average temperature ranges from 19 to 20°C.

For the purposes of our analysis, we did not make a distinction between the two study sites.

II-1.2.2. Biological material

All the descriptions were based on individual plants that had been harvested near gaps in the forest, and which had reached the following specific height stages:

stage a: five 1-10 cm seedlings,

stage b: five 30-50 cm individuals,

stage c: five 90-120 cm individuals,

stage d: five 170-220 cm individuals,

stage e: five individuals with heights ranging from 5 m to the top of the canopy.

Other individuals (100) were also assessed for more general features.

II-1.2.3. Observation methods and parameters studied

An individual of *Rubus alceifolius* grown from seed can be regarded as stock (also called rootstock) that bears shoots of various sizes, which are emitted successively during plant development. On each of these axes, we counted the total number of nodes and measured each component of the successive metamers (stem part and leaf). According to the description of all individuals, we will present: (1) the global trend of each descriptor (internode length, pith and internode areas, leaf form...) of a most representative individual per stage for a panoramic vision, and (2) tables presenting mean values with statistical comparisons for all individuals. In these tables, we do not present all the metamer data: according to architectural descriptions, we divided the plant main axis into different parts (1, 2, 3, 4) and we present only data recorded on four metamers selected at a median position in each part.

Description of stem components

On each of the axes, we counted the total number of nodes and measured the internode lengths from the base to the tip. Internode length may be considered as a good marker of growth rate and internal rhythm of plants (Pieters, 1983, 1985; Lauri, 1988; Nicolini, 1998). The diameter of the axis at each internode level was measured. The internode diameter measurement takes into account the primary (pith, Plate II-1.1A) and secondary structures (surrounding tissues), especially for the oldest individuals. To assess the intrinsic potential of the primary developing meristem on the basis of the structure of its products (leaves, stems), it is essential to be able to determine the share of primary stem tissues that result from its functioning. Although we analyzed each individual's structure at a macroscopic level, *a posteriori*, we decided to retain only the primary structure part, i.e. the pith and tissue do not change during stem aging and help to understand the functioning of primary meristem (Troll & Rauh, 1950; Kaplan, 2001). The pith of *Rubus alceifolius* stems was clearly visible, so it was possible to measure the pith diameter with a small ruler, by the naked eye or under a dissecting microscope. Based on this measurement, taken in the middle of each internode, combined with its length measurement, we deduced the pith volume from the formula $\frac{\pi d^2 l}{4}$ (where d is pith diameter and l is internode length) at each internode.

Leaf description

After numbering and dehydrating the leaves located at each node of the axis, we measured their area with an image analysis software program (CorelDRAW 9). Leaf thickness was also measured with a caliper (0.01 cm accuracy). Two measured parameters enabled us to deduct each leaf volume (leaf area x thickness). The length of the midrib (RL1) and of a secondary rib (RL2) were also measured. A RL2/RL1 ratio was established with these measurements. This ratio accounts for the shape of *Rubus alceifolius* leaves and their developmental patterns.

II-1.3. Results

II-1.3.1. Individual plant architecture

Seeds germinated along the forest paths and clearings. Shortly after germination (around 3 months), the seedlings (stage a, Fig. II-1.1A), which were 1-10 cm high, had a non-ramified thin main axis (2.39 ± 0.33 mm diameter) that was vertical for smaller plants and slightly inclined for larger ones. This axis comprised successive nodes, each having a simple leaf and separated by internodes of variable length. The leaves were arranged around the stem according to an alternate-spiral phyllotaxis arrangement with a 2/5 index (Plate II-1.1B). At each leaf axil, there was a small lateral bud whose length depended on the associated leaf position, the largest buds were located at the base of the epicotyl and were 2-3 mm long (Plate II-1.1C), whereas those located on the rest of the axis were less than 1 mm long.

When larger (30-50 cm height), individuals comprised several axes with different heights. Assessment of one individual revealed the organization described below (stage b, Fig II-1.1B, Plate II-1.1D). The smallest axis had stopped developing and was usually dry. This was often the axis issued from the seed. It had less developed internodes (1-5 cm). At its base, it had a more developed axis that was still alive and comprised longer internodes (2-8 cm) whose development ceased following necrosis of the terminal meristem.

Developmental patterns: an architectural and morphometric analysis

Table II-1.1. Mean internodes, pith diameters of metamers and the secondary rib length/midrib length ratios (RL2/RL1) of each leaf corresponding to these metamers, located in different axis parts for individuals in different developmental stages.

Stage	Part	Internode length (mm)	Pith diameter (mm)	RL2/RL1
a	1	10.1 ± 4.13 ^a	0.89 ± 0.10 ^a	0.35 ± 0.05 ^a
b	1 α	54.6 ± 8.96 ^b	1.19 ± 0.15 ^b	0.43 ± 0.02 ^{b,c}
	1 β	37.3 ± 9.24 ^c	1.00 ± 0.16 ^{a,b}	0.41 ± 0.02 ^b
c	1 α	127.8 ± 18.31 ^d	1.57 ± 0.23 ^c	0.48 ± 0.02 ^d
	1 β	57.4 ± 12.01 ^b	1.09 ± 0.12 ^b	0.45 ± 0.03 ^c
d	1 α	164.6 ± 22.73 ^{e,f}	4.51 ± 0.53 ^d	0.56 ± 0.01 ^e
	1 β	102.4 ± 11.25 ^g	2.54 ± 0.30 ^e	0.53 ± 0.03 ^f
e	1 α	266.0 ± 22.66 ^h	9.73 ± 0.96 ^f	0.62 ± 0.02 ^g
	1 β	178.0 ± 9.31 ^f	8.58 ± 1.13 ^f	0.62 ± 0.03 ^g
	2	140.3 ± 15.08 ^{d,e}	6.45 ± 1.23 ^g	0.60 ± 0.04 ^{e,g}
	3	232.3 ± 8.97 ⁱ	3.02 ± 0.31 ^h	0.62 ± 0.03 ^g
	4	3.6 ± 0.47 ^j	6.09 ± 0.55 ^g	/

a-e represent the five analysed developmental stages. One axis can be divided into four distinct parts: an ascending or self-supporting part (1), a transition part (2), a bending or lianescent part (3) and a terrestrial layering part (4). Only part 1 was further subdivided: a median part α and a part located at the end of part 1, β. In each part (1α, 1β, 2, 3, 4), four metamers found in a median position were selected. Means for the considered parameters were then calculated on the basis of these latter metamers. A 95% confidence interval was associated with each mean. The metamer means for the five plant groups (Mann-Whitney test) are represented by the letters a, b, c, d and e. When the letter changes between means, the corresponding distribution is significantly different at the 95% threshold.

Developmental patterns: an architectural and morphometric analysis

Under the same conditions as described above, this axis bore a higher axis with longer internodes (4-11 cm) that were still growing at the time of examination. It had the overall appearance of a stock bearing vertical axes at different stages of development. The leaves of the live axes were in an alternate-distichous arrangement on a plane on the stem (Plate II-1.1E). This is the only foliar arrangement that occurred thereafter.

This general organization was also noted in individuals at higher stages (stage c: 90-120 cm, stage d: 170-220 cm). Larger-sized structures appeared at this stage (basal diameter: stage c: 5.2 ± 0.44 mm; stage d: 8.5 ± 1.70 mm). Mean basal axis diameter was significantly different (Mann-Withney test) from one developmental stage to another.

Individuals were organised differently at stage e (Fig. II-1.1C). Examination of a representative individual of this class showed that it had several axes of different heights starting at a stock with greater dimensions than at the previous stage. Every axis except one was poorly developed (around 2 m) and they were confined within the understorey. There was a major vertical axis at the basal part of the plant with a horizontal axis at the distal part. Some axes had stopped growing, whereas others were growing slightly. They were all sterile at the time of examination, except the most developed axis which had reached the canopy. This 14-m axis was organised differently as compared with the other axes. Based on the organization of the main axis (growth direction and branching) from the base to the apical part, it could be divided into five different parts as described in figure II-1.1C:

- the **first part** was vertical and rigid from the stock up to the lower level of the canopy (part 1, α and β : corresponding to the unique part observe for the younger stages, Fig. II-1.1C);

- the **second part** was curved and grew within the canopy with lateral flowering and fruiting branches (part 2, Plate II-1.1F);

- the **third part** was supple and hanged from canopy to the ground (part 3, Plate II-1.1G);

- the **fourth part** was rooted in the ground (part 4, Fig. II-1.1D, Plate II-1.1H);

- the **fifth part** was vertical, still growing, and constituted a new vertical axis (part 1 of a new axis, Fig. II-1.1D).

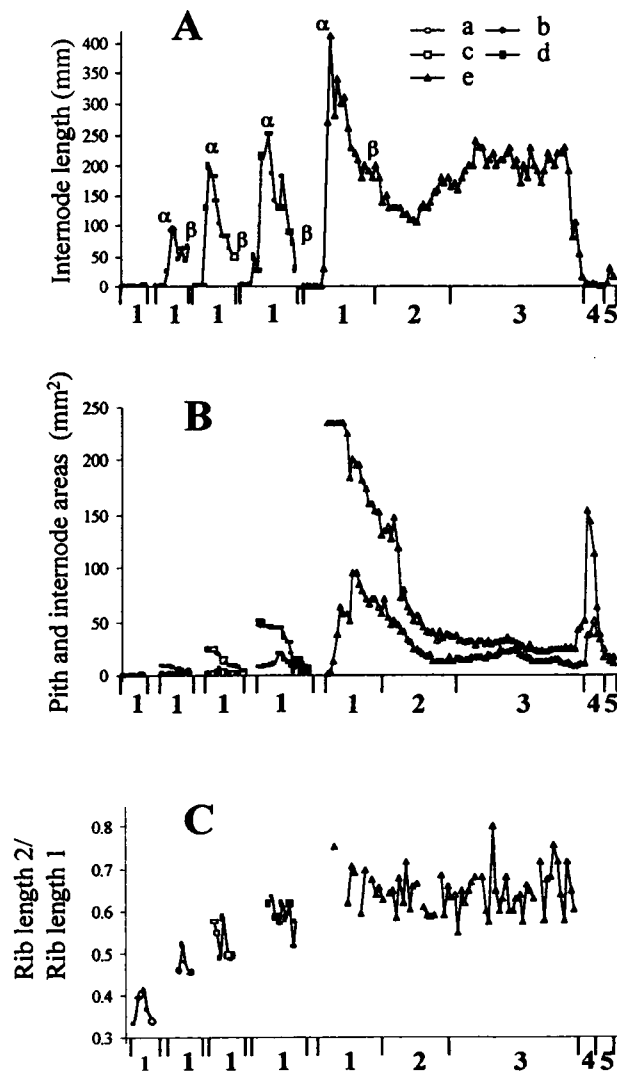


Figure II-1.2. Variations in different analysed characters on successive metamorphosing axes for individuals at different developmental stages. The characters are: internode length (A), pith and total internode areas (B), the secondary rib length /midrib length ratio (C). Variations occurred from the base towards the axis tip. Each curve represents a developmental stage: white circle (stage a), black circle (stage b), white square (stage c), black square (stage d), white triangle (stage e). For graph B, the lower curve represents the cross-section area of the pith (primary structure), while the upper curve represents the total cross-section area for an internode (primary and secondary structure). The area between the two curves gives an approximation of the stem tissue area (conductance, support and storage), mainly of secondary origin. The different axis parts are represented on the abscissa. The y-axis corresponds to five distinct parts: an ascending or self-supporting part (1), a transition part (2), a bending or flagelliform part (3) and terrestrial layering part (4). Part 5 corresponds to the base of a new ascending or self-supporting part. Stages a-d have axes formed only with part 1 (ascending or self-supporting part).

As the first part varied between the first developmental stages, we have decided to distinguish in 2 zones (α and β , called part 1 α and part 1 β) in the other developmental stage (stage a to d).

II-1.3.2. Development of the metamerical caulinary and foliar components

The internode lengths markedly increased from the axis base to its tip (Table II-1.1). For all individuals described in stages a, b, c and d, this pattern could be divided into two stages (Fig. II-1.2A): in the first (part 1 α), the internode lengths increased from the base to the median part of the axis, while in the second stage (part 1 β) an inverse pattern was noted from the median to the distal part of the axis. Individuals at the e stage in the first part also showed this pattern. However, these individuals had shorter internodes until the median part of part 2, then the distance increased again until the beginning of part 3. On this part of the axis, the internodes remained constant and then suddenly decreased. The internodes were very short on the rooted part (part 4). Longer internodes were then examined on a new vertical growing axis.

A comparison of the mean longest internodes (part α) revealed a significant increase in length from one developmental stage to another (Table II-1.1, Fig. II-1.2A).

Changes in pith diameter at successive internodes showed the same patterns as the internode length patterns along the axis and also between developmental stages (Table II-1.1). However, qualitative differences were sometimes noted with respect to individuals at the e stage. The pith diameter decreased in part 3 while it thickened substantially in the rooted part (part 4).

Pith and internode areas. Two curves (Fig. II-1.2B) provided information about the tissue area (conductance, support and storage) in the stem. This tissue area was greater in the self-supporting part at each developmental stage. The difference between 2 curves increased progressively between stages. At the adult stage (stage e), the minimum value was obtained in the lianescent part.

Leaf shape. The ratio between the length of rib 2 (LN2) and the length of rib 1 (LN1) increased significantly between stages (Table II-1.1, Fig. II-1.2C), but it varied little along an axis.

Developmental patterns: an architectural and morphometric analysis

Table II-1.2. Mean-values for leaf volume, pith volume and the leaf volume/pith volume ratio for metamers located in different axis parts for individuals in different developmental stages

Stage	Part	Pith volume (mm ³)	Leaf volume (mm ³)	Leaf volume / internode pith volume
a	1	0.8 ± 0.35 ^a	281 ± 70 ^a	829.23 ± 373.07 ^a
b	1 α	68.2 ± 21.4 ^b	1074 ± 202 ^b	21.90 ± 6.60 ^b
	1 β	31.3 ± 15.1 ^c	689 ± 108 ^c	30.49 ± 8.67 ^c
c	1 α	297.4 ± 141.1 ^d	2046 ± 320 ^d	12.03 ± 3.76 ^d
	1 β	59.8 ± 14.7 ^b	2210 ± 466 ^d	41.30 ± 11.24 ^c
d	1 α	2913.5 ± 956 ^e	5592 ± 854 ^e	2.96 ± 0.94 ^e
	1 β	569.4 ± 203 ^f	4016 ± 703 ^f	8.74 ± 2.07 ^d
e	1 α	21129.0 ± 4360 ^g	6299 ± 1475 ^e	0.45 ± 0.20 ^f
	1 β	11085.7 ± 2617 ^h	9284 ± 1392 ^g	1.21 ± 0.41 ^g
	2	5908.7 ± 2066 ^e	7760 ± 1020 ^g	3.49 ± 1.80 ^e
	3	1694.3 ± 303 ⁱ	1461 ± 356 ^b	0.90 ± 0.18 ^g
	4	105.9 ± 21.6 ^j	→ 0	→ 0

a-e represent the five developmental stages analysed (see Table II-1.1 for part codes and for explanation of statistical analysis)

II-1.3.3. Comparative development of the metamerical caulinary and leaf volumes

Changes in the metamerical structure can also be considered through a comparison of the development of different volume components (Table II-1.2, Fig. II-1.3). Pith and leaf metamerical volumes in part 1 α significantly increased between developmental stages (Table II-1.2). Figure II-1.3 (A to E) also highlights that the pith volume increased more rapidly than the leaf volume between developmental stages. The leaf volume/pith volume ratio gradually changed from 829 ± 373 stage a to 0.45 ± 0.2 at stage e.

Pith volume, leaf volume and the leaf volume/pith volume ratio significantly varied (Table II-1.2, Fig. II-1.3) along an axis at all developmental stages. Considering, for instance, an individual at stage e (Fig. II-1.3E), pith volume predominated over the leaf volume (ratio ≈ 0.2) in part 1 α . Then along part 1 β , the pith volume decreased while successive leaf volumes increased. This pattern continued in part 2 where the leaf volume finally predominated over the pith volume (ratio ≈ 4). Then the pattern was reversed, i.e. pith volume increased substantially whereas the leaf volume gradually decreased. In part 3, medullary and leaf volumes were relatively similar and the leaf volume/pith volume ratio oscillated around 1.

Figure II-1.3F shows medullary and foliar patterns at the end of part 3, at part 4 and at the beginning of the new part 1. This new part corresponds to the creation of a new vertical axis that was growing during the observations — patterns noted in this part were similar to those of part 1 of the main axis.

II-1.4. Discussion

All plants go through a series of developmental changes from non-reproductive to reproductive stages. In many plants, shifts in development are subtle, involving small changes in leaf size and shape. In others, the changes are so obvious that early and late stages have been identified as separate species. Goebel (1900) recognized these differences in the extent of developmental change, designating the former as homoblastic and the latter as heteroblastic.

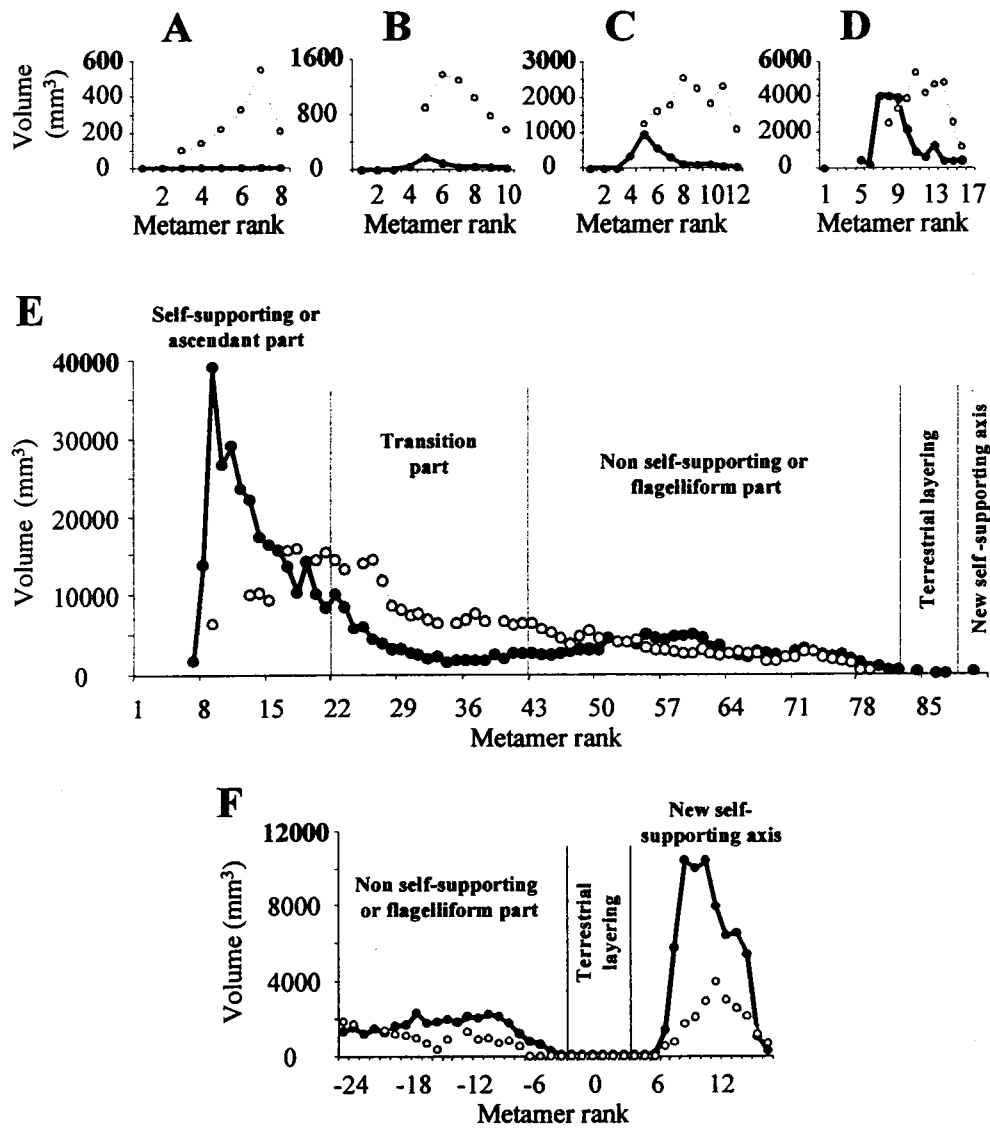


Figure II-1.3. Pith volume and leaf volume variation patterns for successive metamer-forming axes of individuals at different developmental stages. Variations occurred from the base towards the axis tip. Each graph presents a developmental stage: stage a (A), stage b (B), stage c (C), stage d (D), and stage e (E). Graph F shows variations at the end of part 3 (flagelliform part) for an individual at stage e; black line and circle: pith volume variations, grey line and white circle: variations in leaf volume.

Developmental patterns: an architectural and morphometric analysis

Since Goebel's treatment, the heteroblastic developmental concept has been extended to species in which the juvenile to adult transition is more gradual, which includes the majority of plants (Allsopp, 1967), with more developmental traits considered: leaf anatomy, phyllotaxis, internode length, stem thickness, shoot apex structure and zonation, trophic response, regenerative capacity, physiology and reproductive status (Troll, 1939; Doorenbos, 1965; Richards, 1983; Lee & Richards, 1991).

II-1.4.1. Development of *Rubus alceifolius*, a species with an organisation midway between a bush and a liana

Rubus alceifolius development can be summarized as follows (Fig. II-1.4). After seed germination under an opening in the forest canopy, the plant forms a small vertical leafy axis with reduced development. The development of this first axis is followed shortly after by the formation of a new vertical axis from a lateral meristem located at the basal part of the axis (basitonic ramification). This new axis has larger dimensions than the preceding axis, and so on. While the older shoots dry out, new self-supporting shoots, having a vertical part and a more or less oblique part, are formed from an increasingly larger stock. This understorey developmental phase, based on the basitonic ramification phenomenon, is characteristic of bush development (Champagnat, 1947; Crabbé, 1976), and has already been observed in other *Rubus* species (Heslop-Harrison, 1959; Barnola, 1970).

From a certain developmental stage, characterised by a relatively large stock containing sufficient reserves, with a well developed root system able to draw essential nutrient reserves from the soil, a new shoot is formed by the plant and, after a self-supporting phase (part 1, self-supporting part), reaches the top of the canopy. From there, its growth direction changes, switching gradually from vertical to horizontal, representing an arched part production (part 2, transition part), with the formation of flowering twigs. When the shoot reaches the mature stage, it expresses a new whole-organism potential, represented by a positive geotropism growth phase during which the apical meristem produces a supple axis (part 3, flagelliform part) which reaches the ground and forms roots (part 4, terrestrial layering).

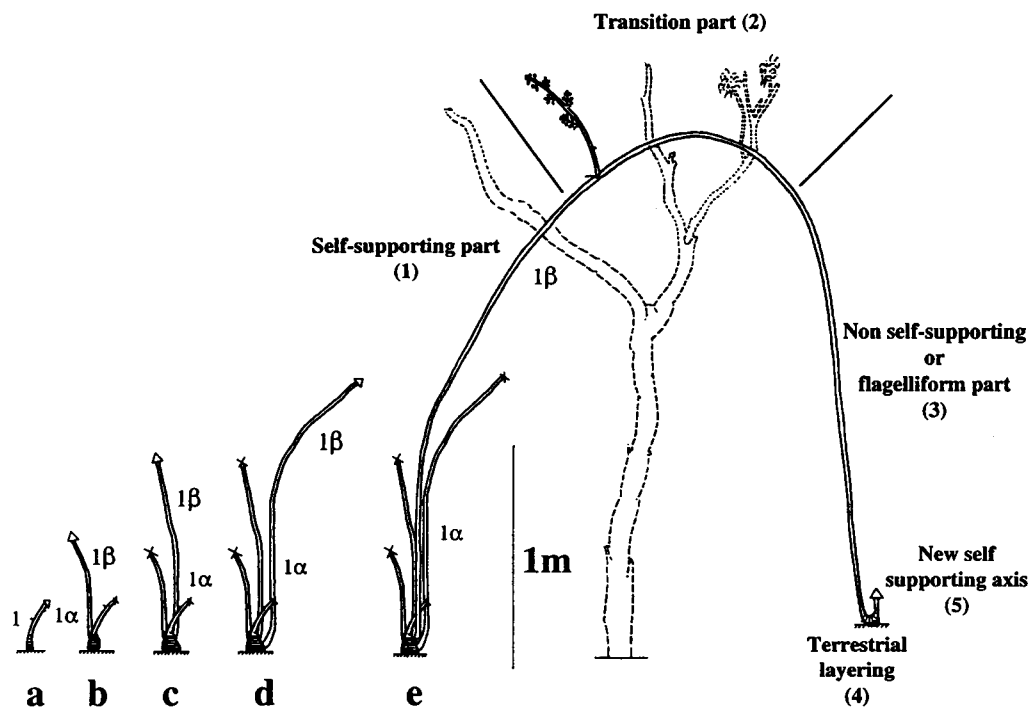


Figure II-1.4. A typical developmental sequence in *Rubus alceifolius*. Different parts (1: α and β , 2, 3, 4, 5) are specified for each developmental stage.

Developmental patterns: an architectural and morphometric analysis

This stage, similar to that observed in other *Rubus* species (Heslop-Harrison, 1959; Barnola, 1971), is followed by the formation of a new self-supporting axis from the same terminal meristem.

The change from a self-supporting developmental phase to a non-self-supporting phase is a key feature of liana development (Caballé, 1998), and also of *R. alceifolius*. This was confirmed by our observation of a growing axis during the descending phase: the terminal meristem produced an axis with long and fine internodes, which Madison (1977) and Blanc (1980) referred to as a flagelliform axis for tropical liana development in the Araceae family. A vegetative mode of propagation, and a capacity to grow roots from flagelliform axes with or without soil contact are two *R. alceifolius* characteristics, which are generally specific to lianas (Caballé, 1980), thus confirming that this species belongs to the liana biotype.

The lianescent propagation mode is gradually acquired, which is also the case with respect to the acquisition of maturity and other lower profile potentials that are not expressed during the initial plant developmental stages. The mature reproductive stage is reached and the lianescent character is expressed after an installation phase, a phenomenon described in many plant species (e.g. Nicolini *et al.*, 2000; Heuret *et al.*, 2000), and referred to as establishment growth by Tomlinson & Zimmermann (1966) or heteroblastic development by Goebel (1900).

As for many plant species (Champagnat, 1947; Heslop-Harrison, 1959; Barnola, 1970; Crabbé, 1976), in a favourable environment the installation phase for *R. alceifolius* is expressed by the formation of more and more developed axes, constituted of longer and longer internodes, containing a thicker pith, and different leaf shapes linked with a vigour gradient (Champagnat, 1947). All of these criteria highlight the inevitable transition of the organism from a sterile juvenile stage to a mature adult stage. This transition is under endogenous control, but is modulated by more or less favorable environmental conditions which shorten or lengthen this period (Lee & Richards, 1991). These different markers, located within a well-defined stage or part, could be efficient indicators of the degree of maturation of *R. alceifolius*.

- Stage a, part 1
- ▲ Stage b, part 1, α
- △ Stage b, part 1, β
- Stage c, part 1, α
- Stage c, part 1, β
- ◆ Stage d, part 1, α
- ◇ Stage d, part 1, β
- Stage e, part 1, α
- ◐ Stage e, part 1, β
- ◑ Stage e, part 2
- Stage e, part 3

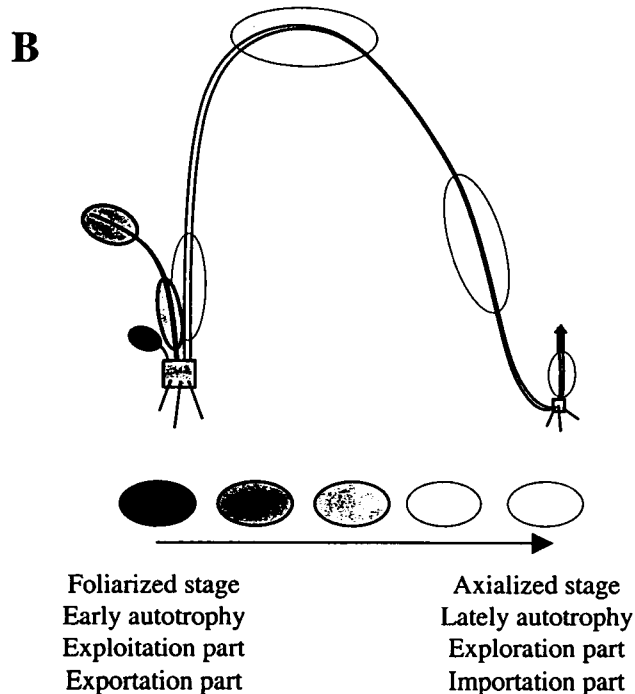
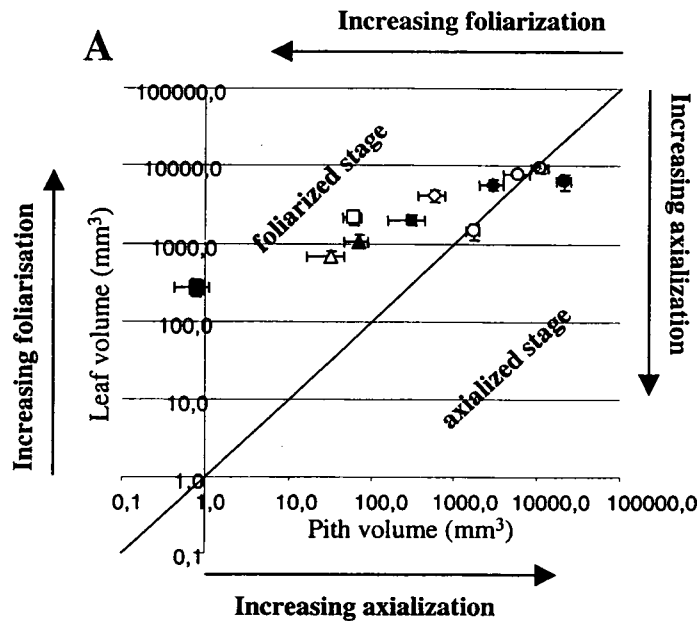


Figure II-1.5. A- Relationship between mean pith volume and mean leaf volume for metamer-forming the different axis parts for individuals at different developmental stages. A 95% confidence interval is associated with each mean. a stage: black square centred with a +, b stage: black triangle (part 1 α) or white (part 1 β), c stage: black square (part 1 α) or white (part 1 β), d stage: black diamond (part 1 α) or white (part 1 β), e stage: black circle (part 1 α) or dark grey (part 1 β) or pale grey (part 2) or white (part 3). The abscissa axis and ordinate axis are graded on a logarithmic scale. B- Interpretation of *Rubus alceifolius* organisation and functioning on the basis of the axialization and foliarization concepts. The darkest to palest diamonds highlight changes for each developmental stage and along different axes with respect to axialization and foliarization level, indicating the autotrophic and environment tapping or exploring potential of plants during their development. Grey rectangles indicate the presence of a rooted stock.

II-1.4.2. Significance of caulinary and foliar metameric patterns and the application of axialization and foliarization concepts to *Rubus alceifolius*

Rubus alceifolius development, as observed through volumic variations in the primary metameric elements, showed a gradual increase in leaf and pith volumes. Considering axis part 1 α , pith volume increased more rapidly than leaf volume (Fig. II-1.5A), so the caulinary component was very low at stage a, while it predominated at stage e, during which the organism reached maturity. Moreover, this balance varied along an axis.

Using the terms proposed by Lauri (1988), and Lauri & T  rouanne (1991, 1995), *R. alceifolius* young plants can be described as beginning their growth with a very foliarized stage (the foliar component overrides the caulinary component), then developing towards a more axialized stage (the caulinary component overrides the foliar component), which is expressed at stage e (Fig. II.1.5A) and corresponds to reproductive capacity acquisition.

II-1.4.3. Reaching a mature stage assessed through axialization and foliarization concepts

At a given developmental stage, all axis parts were not in the same state. For stage a, b, c and d individuals, part 1 α was generally less foliarized than part 1 β . Similarly, for stage e, part 1 and 3 metamers were rather axialized whereas those of part 2 were more foliarized. The latter part is the only one bearing fruiting twigs. This association between flowering and foliarized structures in *R. alceifolius* is also described by Lauri (1991) in *Alstonia vieillardii* (Apocynaceae), who associates flower propensity with the foliarized metamer stage. In this species, flowering starts when the formed axes revert to an original foliarized stage. This reversion cannot solely justify the expression of sexuality as young axes are well foliarized but sterile. Sexuality starts only when a certain dimensional value is exceeded (Lauri & T  rouanne, 1991; 1995). This trend also applies to *R. alceifolius*, since the propensity to flower does not affect the axialized part (part 1 and 3 at stage e) or the foliarized part formed at a young age. To flower, the meristems have to form metamers with a degree of foliarization close to the limit between the

foliarized state and the axialized state (Fig. II-1.5A), and with sufficient dimensions to induce flowering and ensure fruit development, as was the case in part 2 for stage e individuals. In *R. alceifolius*, structural maturity (ripeness to flower, Klebs, 1918) can be characterized by a certain leaf quality, and a certain caulinary tissue organization of metamers, as noted in some other plants (Nicolini & Chanson, 1999).

II-1.4.4. Interpretation of *Rubus alceifolius* behaviour through axialization and foliarization concepts

Axialization and foliarization concepts take us back to the interpretation of the balance between stems and leaves, and of exchanges that occur between them. To what extent can the *a posteriori* description of *R. alceifolius* structure inform us about the functioning of the different plant parts, and to what extent can we qualify these respective functions? Previously published observations enable us to further interpret *R. alceifolius* developmental patterns.

In apple tree studies, Hansen (1977) and Lakso (1984), show that short twig leaves, representing foliarized structures (Lauri & Térouanne, 1991; Lauri & Kelner, 2001), start to export carbohydrates 10 days after the onset of growth, whereas rather axialized long shoots (Lauri & Térouanne, 1991; Lauri & Kelner, 2001) do not export carbohydrates until 3-4 weeks after budding. In agreement with Hansen's results (1977), Lakso (1984), Johnson & Lakso (1986), Lakso & Corelli-Grappelli (1992), and Lauri & Kelner (2001) show that, contrary to long shoots, the capacity of short shoots to precociously export carbohydrates to other parts of the plant could be partly linked to the development of a reduced quantity of caulinary tissues by these structures (Johnson & Lakso, 1986). Thereafter, less time is required to complete stem structure formation after leafy shoot lengthening. Autotrophy and carbohydrate export phases are reached more rapidly in short shoots than in long shoots. Lauri & Kelner (2001) consider that early achievement of autotrophy is a major feature of structures with a high degree of foliarization.

The first developmental stage of *R. alceifolius* (stage a), corresponding to very reduced axis formation exhibiting high foliarization with reduced secondary growth, can be considered as a short shoot formation; such a structure will probably rapidly reach the

Developmental patterns: an architectural and morphometric analysis

autotrophy phase with subsequent carbohydrate export towards other plant parts (stock, roots). This structure taps the environment more than exploring it.

The inverse pattern is noted in the first stages of shoot formation in a stage e individual. The production phase of axialized part 1 α (very thick stem bearing reduced leaves, Fig. II-1.1A) can be considered as long shoot formation — part of the axis is later in reaching the autotrophy phase with carbohydrate export towards other plant parts (stock, roots). This structure does not substantially tap the resources of the environment, but it explores it using its own reserves (stock, roots) to meet its needs for important secondary growth (Fig. II-1.3D).

The autotrophic phase of a shoot at stage e is gradually reached after the complete lengthening of part 1 α and 1 β leaves, and especially of part 2 leaves. This highly foliarized part has a relatively thin axis (Table II-1.1) with limited secondary growth (Fig. II-1.2B), bearing large leaves of high specific weight (weight/area ratio, data not shown) that are well exposed in the canopy. This appears to be the most suitable part for tapping the environment. Its function is ultimately to ensure autotrophy of all shoots by exporting carbohydrates towards the basal parts (part 1) to enable their high secondary growth, towards the stock and roots, and also towards the shoot periphery where part 3 is constructed by the terminal meristem.

The axialized part 3, with a thin flagelliform stem bearing small leaves, can be considered as a structure that reaches the autotrophic phase later, i.e. a structure that explores the environment more than tapping it, probably utilizing carbohydrates from part 2 or other parts of the plant.

Shoots formed during the intermediate developmental stages (stages b, c and d) exhibit transient stages, as shown in Figure II-1.5B, which graphically illustrates these concepts with respect to *R. alceifolius*.

II-1.5. Conclusion

The results of this study highlight important aspects about the developmental strategy of this species, which goes through a series of stages from the seedling to the fruiting adult. The growth reconstitution method developed here, using morphological and

Developmental patterns: an architectural and morphometric analysis

architectural markers, allowed us to classify *Rubus alceifolius* as an organism midway between a bush and a liana able to bear fruit. Different stages were identified and characterized by morphological and architectural criteria, which could provide many useful markers to facilitate the identification of this species. The different developmental stages of this plant can be analysed using these markers. They could also be used to rapidly determine the growth patterns of this species in order to draw up adapted eradication strategies for invasive plant control programs.

Abstract

The scope of this study was to identify the different developmental stages of *Rubus alceifolius* and determine one or several characteristic morphological markers for each stage. Our developmental reconstitution method involves a detailed description of many individuals throughout their different growth stages, from the germination stage to the development of an adult shoot capable of fruiting. The results revealed that *R. alceifolius* passes through five developmental stages which can be distinguished by changes in several morphological markers such as internode length and diameter, pith diameter, plant shape. This analysis indicated that *R. alceifolius* has a heteroblastic developmental pattern, midway between a bush and a liana. Moreover, the results showed that this species taps the resources of the environment at the beginning of its developmental, i.e. high foliarization (the foliar component overrides the caulinary component) and an autotrophic stage is rapidly reached, whilst it 'explores' the environment at the adult stage, i.e. substantial axialization (the caulinary component overrides the foliar component) and autotrophy at a later stage. The identified morphological markers could be useful to land-use managers for controlling this species before it reaches its optimum developmental stage.

Key words: *Rubus alceifolius*, architecture, morphometric markers, metamer and primary structure approach, foliarization, axialization, invasive bramble, bush, liana, Réunion island.

II-2. Variation de croissance en fonction du climat, pour des individus de *Rubus alceifolius* issus de différents modes de multiplication à la Réunion.

II-2.1. Introduction

Une croissance rapide du stade de germination au stade sexuel mature, une capacité à se reproduire de manière sexuée ou asexuée, une forte plasticité phénotypique et une haute tolérance à une hétérogénéité environnementale, sont autant de facteurs à l'origine du succès d'une invasion (Baker, 1965, 1974). D'autres chercheurs discutent et complètent les traits d'histoire de vie de ces espèces envahissantes (Roy, 1990; Newsome & Noble, 1986; Reichard & Hamilton, 1997; Daehler, 1998; Kolar & Lodge, 2001; Rejmánek & Reichard, 2001). Cependant, ces différentes idées sont peu ou pas testées quantitativement (Kolar & Lodge, 2001).

Nous proposons dans cette étude, de tester des variations de croissance et le temps de développement d'une espèce envahissante, *Rubus alceifolius* en fonction de ses différents modes de multiplication et du milieu, à la Réunion. Cette île située dans le sud-ouest de l'Océan Indien a été colonisée par l'Homme dans la seconde moitié du 17^{ème} siècle. En 300 ans, plus de 1000 espèces ont été introduites, 432 se sont naturalisées et 62 sont considérées comme très envahissantes (MacDonald *et al.*, 1991). Parmi celles ci, *R. alceifolius*, ronce originaire du sud-est asiatique est devenue l'une des espèces les plus menaçantes pour les écosystèmes naturels réunionnais (MacDonald *et al.*, 1991). Baret *et al.* (soumis a) ont montré que cette espèce, à travers une plasticité phénotypique importante, peut coloniser à la Réunion, de nombreux habitats contrastés du bord de la mer jusqu'à 1700 m d'altitude. Baret (1999) et Baret *et al.* (2003), montrent par ailleurs que cette plante peut se multiplier par graines et végétativement par bouturage, marcottage et rejets de souche.

Pour mieux comprendre les capacités d'envahissement de *R. alceifolius* et son potentiel invasif sur la colonisation de nouveaux habitats à la Réunion, les questions suivantes ont été posées: (1) existe-t-il des variations de croissance des individus en fonction des différents modes de multiplication de *R. alceifolius* et des milieux colonisés? (2) la période juvénile chez cette espèce, marquée par des temps de génération plus ou moins courts, varie-t-elle en fonction des modes de multiplication et des sites?

Variation de croissance: effet mode de multiplication et effet site

Tableau II-2.1. Altitude (Alt.), versant, températures (Temp.) et précipitations (Préc.) moyennes annuelles sont précisés pour chacun des sites étudiés. Le nombre d'individus suivis entre décembre 1999 et juillet 2001 est indiqué. ¹: nombre d'individus restant et dont la croissance a été suivie de mars 2001 à juillet 2001.

Sites	Alt. (m)	Versant	Temp. (°C)	Préc. (mm)	Semis	Bouture	Rejet	Marcotte
St-Philippe	20	E	24.5	3850	20 (4) ¹	0	7	
Etang-Salé	20	W	25.0	500	12	0	15	
Makes	950	W	16.5		20	0	18	
Grand-Etang	500	E	20.4	5600				9
Petite Plaine	1200	E						10

II-2.2. Matériel et méthode

II-2.2.1. Lieu et sites de l'étude

L'étude a été réalisée à La Réunion, île volcanique du sud est de l'Océan Indien, située par 21°06' de latitude Sud et 55°32' de longitude Est.

Différents sites d'études contrastés ont été choisis au niveau des pépinières de l'Office National des Forêts ou chez des particuliers.

- Sur la côte au vent (côte est), 3 stations ont été retenues: Saint-Philippe, Grand-Etang et Petite Plaine.
- Sur la côte sous le vent (côte ouest), 2 stations ont été choisies: Etang-Salé et Makes.

Les données physiques et climatiques de chaque site sont précisées pour les différents sites d'étude dans le tableau II-2.1.

II-2.2.2. Matériel biologique

Rubus alceifolius Poiret est une ronce géante qui affectionne les milieux humides. Cette espèce est un arbuste formé de branches arquées, qui peuvent atteindre 10 m de long et s'enraciner au niveau de leurs extrémités. Appartenant au sous genre des *Malachobatus*, cette plante développe des feuilles simples, profondément cordées, portées par des tiges poilues et épineuses. Elle prolifère sur les côtes est et sud-est, qui enregistrent les plus fortes pluviométries, depuis le bord de la mer jusqu'à 1700 m d'altitude (précipitations moyennes annuelles > à 2500 mm), tandis qu'elle n'apparaît qu'à partir de 500 m d'altitude dans les ravines de la côte ouest qui est plus sèche (précipitations moyennes annuelles < à 500 mm en dessous de 500 m d'altitude). Cette ronce, d'origine asiatique, aurait été introduite dans les Mascareignes vers 1840 (Jacob de Cordemoy, 1895; Cadet, 1977).

II-2.2.3. Méthodes

Pour les semis, boutures et rejets de souches, 20 individus pour chacun des modes de multiplication ont été mis en place en décembre 1999 au niveau des sites de Saint-Philippe, de l'Etang-Salé et des Makes. Les différents individus installés proviennent tous de Mare Longue (sud est de l'île). Ils ont été récoltés au niveau de parcelles sylvicoles. Les boutures sont prélevées au niveau de la partie basse des différents axes. Celles-ci n'ont malheureusement pu être prises en compte dans cette étude du fait des difficultés rencontrées pour les faire pousser. Pour les rejets de souches, les axes déjà en croissance avant l'expérience ont tous été coupés à 20 cm. Seuls les bourgeons situés au niveau de la souche de chacun des individus sont préservés.

L'ensemble des individus est mis en pots (40 litres) qui ont été préalablement remplis par un mélange de terre, de terreau et de sable (3 x 1/3).

Pour les marcottes: n'étant pas présentes à basse altitude sur la côte ouest, elles n'ont pu être suivies que sur la côte est. Les individus sont repérés sur 2 sites: Grand-Etang (500 m d'altitude) et Petite Plaine (1200 m d'altitude). La croissance des marcottes a été observée et mesurée *in situ*. En effet, séparée du pied-mère, la marcotte pourrait avoir un développement différent. Une circulation des réserves nutritives entre le pied mère et la marcotte est possible. Les variations entre basse et haute altitude pourront alors être observées. Bien que la formation des marcottes puisse se mettre en place à différents moments de l'année, celles comparées dans cette expérience ont débuté leur croissance en février ou avril 2000. Malheureusement, arrachées à Grand-Etang par le propriétaire, leur développement n'a pas pu être observé après juin 2000.

Excepté pendant la croissance des semis au début de leur développement, la totalité des expériences a été effectuée en pleine lumière. En effet, installés une première fois en milieu ouvert, les semis n'ont pas survécu. Ils ont donc été placés pendant les 6 premiers mois de leur développement au pied d'un arbre.

Pour l'ensemble des individus, les mesures sont prises tous les mois.

Le diamètre et la longueur des axes de chacun des individus sont mesurés tous les mois pendant 1 an et demi (de décembre 1999 à juillet 2001). Les comparaisons statistiques se feront sur les données obtenues 3 mois (mars 2000), 1 an (décembre 2000) et 1 an et demi (juillet 2001) après leur installation. Le cumul de la longueur des axes, qui traduit

Variation de croissance: effet mode de multiplication et effet site

une capacité de croissance des différents individus sera comparé pour les différents modes de multiplication (semis, rejets et marcottes).

Le diamètre des souches a été mesuré au début de l'expérience (décembre 1999), 1 an plus tard (décembre 2000) et à la fin de l'expérience (juillet 2001). La forme des souches n'étant pas toujours circulaire, leur diamètre a été calculé suivant la formule suivante: $2 \cdot \pi \cdot (\text{Longueur} + \text{largeur}) / 2$.

II-2.2.4. Analyse statistique

Toutes les données ont été analysées à l'aide du logiciel Statistix 7 (1998). La normalité de chaque variable a été testée en utilisant le test de Wilk-Shapiro. Les résultats indiquent que les valeurs sont normales concernant les données relatives au diamètre des souches. Les données concernant la longueur cumulée des axes, ne sont normales qu'au début de la mise en place de l'expérience (décembre 1999). Pour les tests effectués en décembre 2000 et en juillet 2001, une transformation logarithmique des valeurs a été nécessaire pour que celles-ci deviennent normales.

Une analyse de variance à 2 voies nous a permis de comparer l'effet des modes de multiplication, des sites et de leurs interactions. Un test de Mann-Withney nous a permis de distinguer 2 à 2 les données entre sites et modes de multiplication.

II-2.3. Résultats

II-2.3.1. Effet modes de multiplication

Pour chacune des dates d'observation, un test de Mann-Withney indique que la longueur moyenne cumulée des axes et le diamètre moyen des souches sont significativement plus grands pour des rejets de souches plutôt que pour des semis (Tableau II-2.2). Bien que ces études aient eu lieu sur des sites différents, nous pouvons remarquer que la longueur cumulée des axes mis en place par une marcotte se situe entre celle des semis et celle des rejets de souches (Fig. II-2.1B).

Variation de croissance: effet mode de multiplication et effet site

Tableau II-2.2. Longueur cumulée moyenne en cm (\pm erreur standard) des axes formés par chacun des individus des différents modes de multiplication et sites d'études.

Dates	modes	Etang-Salé	Saint-Philippe	Makes	Valeurs de F		
					ANOVA 2 voies	modes	sites
03/2000	Semis	8.9 \pm 0.4 ^A	7.9 \pm 0.5 ^A	10.6 \pm 1.0 ^A	327.8 ***	3.6 *	3.3 *
	Rejet	127.2 \pm 14.9 ^B	75.2 \pm 21.9 ^B	106.8 \pm 14.0 ^B			
12/2000	Semis	24.5 \pm 9.5 ^A	12.6 \pm 1.3 ^A	19.5 \pm 2.3 ^A	539.7 ***	29.9 ***	25.3 ***
	Rejet	88.8 \pm 22.5 ^B	334.3 \pm 230.0 ^B	648.3 \pm 131.8 ^C			
07/2001	Semis	9.5 \pm 2.3 ^A	104.5 \pm 21.5 ^B	582.9 \pm 277.9 ^C	73.4 ***	70.8 ***	0.9 NS
	Rejet	148.2 \pm 70.7 ^B	1839.4 \pm 1119.7 ^{C,D}	1215.8 \pm 253.3 ^D			

Les valeurs observées en décembre 2000 et en juillet 2000 ont subi une transformation logarithmique pour que celles-ci soient normales. Les lettres A, B, C et D résultent de groupes homogènes entre modes de multiplication et sites: test de comparaison multiple de moyennes, Mann-Whitney-Wilcoxon (0.05). Une analyse de variance à 2 voies (effet sites, modes de multiplication et leur interaction sont testés) a été effectuée: *** < 0,001; * < 0,05; NS, non significatif.

Tableau II-2.3. Diamètre moyen en mm (\pm erreur standard) des souches au cours du temps.

Dates	modes	Etang-Salé	Saint-Philippe	Makes	Valeurs de F		
					ANOVA 2 voies	modes	sites
12/1999	Semis	2.27 \pm 0.08 ^A	1.99 \pm 0.09 ^B	2.17 \pm 0.11 ^B	173.3 ***	1.0 NS	4.0 *
	Rejet	38.45 \pm 2.45 ^F	36.43 \pm 2.39 ^F	37.28 \pm 2.74 ^F			
12/2000	Semis	6.40 \pm 0.39 ^C	7.12 \pm 0.40 ^C	8.50 \pm 0.57 ^{C,D}	668.4 ***	187.2 ***	224.5 ***
	Rejet	46.52 \pm 3.08 ^G	41.86 \pm 2.83 ^{F,G}	46.34 \pm 4.43 ^G			
07/2001	Semis	9.25 \pm 0.58 ^D	10.05 \pm 0.21 ^D	21.99 \pm 2.41 ^E	224.0 ***	54.9 ***	182.1 ***
	Rejet	47.35 \pm 3.49 ^G	48.74 \pm 3.79 ^{G,H}	57.77 \pm 3.36 ^H			

Les lettres A, B, C ... résultent de groupes homogènes en fonction des modes de multiplication, des sites et du temps: test de comparaison multiple de moyennes, Mann-Whitney-Wilcoxon (0.05). Une analyse de variance à 2 voies (effet sites et modes de multiplication) a été effectuée: *** < 0,001; * < 0,05; NS, non significatif.

II-2.3.2. Effet site

Pour les individus issus de **semis**, la longueur moyenne cumulée des axes en fonction des sites n'est pas significativement différente 3 mois (mars 2000) et 1 an (décembre 2000) après le début de l'expérience (Tableau II-2.2). Par contre, après 1 an et demi (juillet 2001), la longueur moyenne cumulée des axes est significativement plus grande sur les Makes ($582.9 \text{ cm} \pm 277.9$) que sur les 2 autres sites d'étude. A l'Etang-Salé ($9.5 \text{ cm} \pm 2.3$), la longueur moyenne cumulée est significativement plus petite que celle observée sur les Makes et sur Saint-Philippe ($104.5 \text{ cm} \pm 21.5$).

Pour les **rejets**, la longueur moyenne cumulée n'est pas significativement différente en mars 2000. En revanche, au mois de décembre de la même année, cette longueur est significativement plus grande au niveau du site des Makes ($648.3 \text{ cm} \pm 131.8$) qu'au niveau de ceux de Saint-Philippe (334.3 ± 230.0) et de l'Etang-Salé (88.8 ± 22.5). En juillet 2001, c'est sur Saint-Philippe que la longueur moyenne cumulée des axes est la plus forte ($1839.4 \text{ cm} \pm 1119.7$) et la plus proche de celle des Makes ($1215.8 \text{ cm} \pm 253.3$). Au niveau de ces 2 derniers sites, les moyennes de longueur cumulée des axes par individu sont significativement plus grandes que celles mises en place par des rejets au niveau du site de l'Etang-Salé (148.2 ± 70.7).

Concernant le **diamètre des souches**, un test de Mann-Whitney montre (Tableau II-2.3), après un an et demi de développement des individus (juillet 2001), des différences du diamètre moyen de ceux-ci entre les 2 modes de multiplication. Le diamètre moyen des souches des individus présents au niveau du site des Makes est significativement plus grand pour chacun des 2 modes de multiplication que pour ceux présents au niveau des 2 autres sites. Si l'on compare les valeurs obtenues pour les 3 dates, le diamètre moyen des souches est significativement supérieur d'une date à l'autre pour les semis. Il en est de même pour les rejets de souches placés au niveau des Makes. Ces différences sont moins visibles au niveau de l'Etang-Salé et de Saint-Philippe.

La figure II-2.1A montre l'allure générale de la croissance des **rejets de souches** pour les différents sites d'étude. La longueur cumulée des axes formés aux Makes augmente régulièrement au cours des suivis. Pour les individus situés à Saint-Philippe, cette longueur reste au départ faible mais va s'accroître dès le mois de septembre 2000.

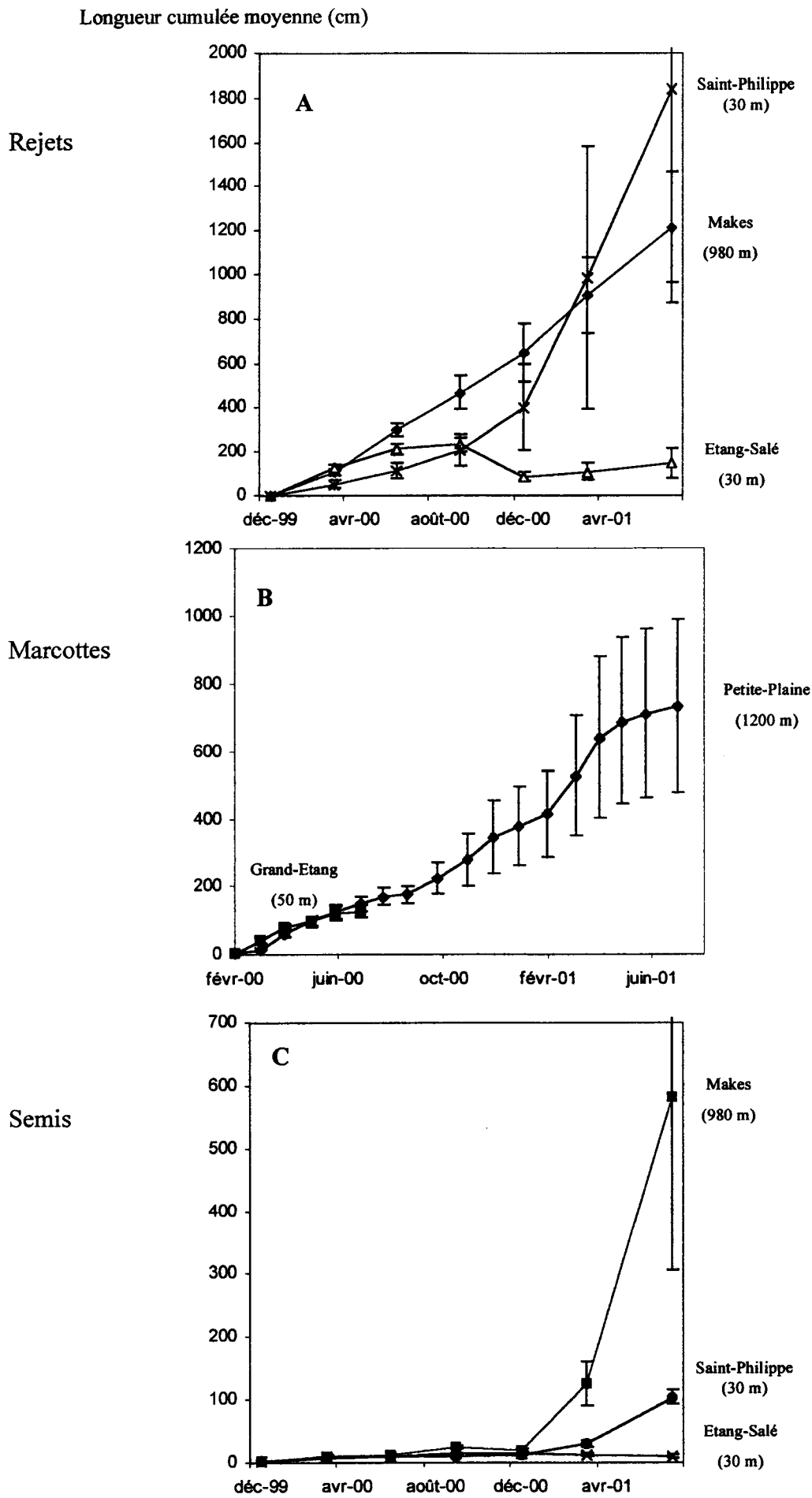


Figure II-2.1: Longueur moyenne cumulée des axes mis en place par les différents modes de multiplication et sur des sites d'altitudes variées.

Variation de croissance: effet mode de multiplication et effet site

Sur le site de l'Etang-Salé, une partie ou la totalité des axes mis en place par la souche, sont soumis à une forte action du soleil. Ces derniers finissent par se dessécher. C'est pourquoi, les valeurs du cumul de la longueur des axes diminuent au cours du temps.

Au début des suivis (février-mars), la longueur moyenne cumulée des axes mis en place par des **marcottes** augmente rapidement à basse altitude (500 m) comparée à celles situées à plus haute altitude (1200 m) (Fig. II-2.1 B). Les marcottes situées à Grand-Etang (500 m) ralentissent ensuite fortement leur croissance d'avril à juin alors que celles observées à la Petite Plaine (1200 m) poursuivent leur développement. Les marcottes sont toutes formées d'un seul axe, au début de leur développement. Celui-ci va se ramifier au niveau de sa zone médiane puis de sa zone basale. A haute altitude, 3 vagues successives de croissance peuvent être distinguées au cours des suivis (Fig. II-2.1B): mars-avril 2000, septembre-novembre 2000 et février-mars 2001. Ces vagues s'accroissent au cours du temps et sont marquées par la formation d'axes d'ordre 2 en octobre 2000 et d'axes d'ordre 3 en février-mars 2001. La croissance des marcottes se poursuit tout le reste de l'année mais de manière moindre.

La figure II-2.1C montre les différences obtenues entre les longueurs de tiges cumulées sur les 3 sites d'étude. Leur développement est relativement similaire la première année d'observation. Par contre, le développement des semis situés aux Makes (980 m), est de loin le plus important. A l'Etang-Salé, le cumul des axes formés par des semis diminue. Les semis mettent en place des axes issus de la souche, dès avril-mai 2000 sur les Makes alors qu'on ne les observe sur l'Etang-Salé et Saint-Philippe qu'à partir de juillet-août 2000. D'autres ramifications basales ont été observées lorsque l'axe principal issu de la graine vient à mourir. Le plus souvent ce premier axe mis en place stoppe sa croissance puis meurt en saison sèche (octobre-novembre), soit un an après son émergence.

II-2.3.2. Interaction Site * Mode

Trois mois après la mise en place des différents individus, une analyse de variance à 2 voies montre des différences significatives des valeurs de longueur d'axe moyen, entre les 2 modes de multiplication ($F = 328$) et entre les sites ($F = 3.6$). Ce test décèle également une légère interaction entre sites et modes de multiplication ($F = 3.3$).

Variation de croissance: effet mode de multiplication et effet site

Tableau II-2.4. Production cumulée de boutons floraux, fleurs et fruits (F.=boutons floraux+fleurs+fruits présents à chaque date) au cours de la saison de floraison 2001. Cette production a été observée chez des individus issus de rejets de souches en fonction des différents sites. Le nombre d'individus ayant fructifié ou s'étant marcotter sur le nombre d'individus total (suivis dans le temps) est précisé entre parenthèse. Le nombre de fruits moyen formés par individus florifères est précisé. La période de mise en place de marcottes est également précisée au cours de l'année 2001. Aucune, n'a été observée au niveau du site de l'Etang-Salé. Le nombre d'individus ayant formé des marcottes est précisé entre parenthèse.

	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	juillet	Moyenne des fruits produits
Etang-Salé	F. (2/15)	40 ± 27	35 ± 4	43 ± 27	54 ± 5	12 ± 2	9
	Marcotte (2/15)						
Saint-Philippe	F. (3/7)	67 ± 47	84 ± 53	158 ± 111	295 ± 230	148 ± 129	31
	Marcotte (3/7)			4 (1)	6 (2)	9 (3)	
Makes	F. (10/18)			14 ± 7	38 ± 14	18 ± 6	1.2
	Marcotte (4/18)				4 (3)	5 (4)	

Variation de croissance: effet mode de multiplication et effet site

Un an après le début de l'expérience, une analyse de variance à 2 voies indique de fortes différences significatives entre les valeurs obtenues pour les différents modes de multiplication ($F = 73.4$), les différents sites ($F = 70.8$) et l'interaction entre ces 2 facteurs ($F = 25.3$).

Un an et demi après (juillet 2001) la mise en place des individus, les valeurs de longueur moyenne cumulée sont significativement différentes entre les 3 sites ($F = 70.8$) et les 2 modes de multiplication ($F = 73.4$). Par contre, l'interaction entre ces 2 variables n'indique pas de différences significatives des valeurs obtenues ($F = 0.9$).

Pour le diamètre moyen des souches au cours du temps, l'effet site n'est pas révélé par l'analyse statistique au début de l'expérience mais par la suite les valeurs des diamètres moyens deviennent significativement différentes en fonction des sites. Après un an d'observations (décembre 2000) et jusqu'à la fin des suivis effectués, l'effet site, l'effet mode de multiplication et l'interaction entre ces 2 facteurs sont significatifs. La figure II-2.2 montre les tendances des valeurs moyennes du diamètre des souches en fonction des différents modes de multiplication et du temps.

II-2.3.3. Observation de la mise en place de la floraison et des marcottes

La mise en place de boutons floraux et de fruits n'a été visible que sur les individus issus de rejets de souches (Tableau II-2.4). Elle a été observée 13 à 16 mois après le début de l'expérience. Elle débute au mois de janvier sur Saint-Philippe, 1 mois plus tard sur l'Etang-Salé et au mois d'avril sur les Makes. La floraison s'étale jusqu'aux mois de juillet et d'août sur l'ensemble des différents sites.

Au niveau du site de l'Etang-Salé, seuls 2 individus sur 15 ont fleuri et fructifié, à Saint-Philippe, 3 individus sur 7 et sur les Makes, 10 individus sur 18. Le nombre de boutons floraux moyen produit au cours de la totalité de la période de floraison-fructification est plus important à Saint-Philippe (302 boutons floraux produits en moyenne par individu florifère). Il est plus faible sur l'Etang-Salé (94 boutons) et sur les Makes (39 boutons). Compte-tenu du plus grand nombre d'individus capables de fleurir et de fructifier, on peut penser que la production de l'ensemble des individus est plus grande aux Makes. Le nombre moyen de fruits produits par individu florifère est de 31 à Saint-Philippe, de 1.17 aux Makes et de 1.2 à l'Etang-Salé.

Diamètre moyen des souches (mm)

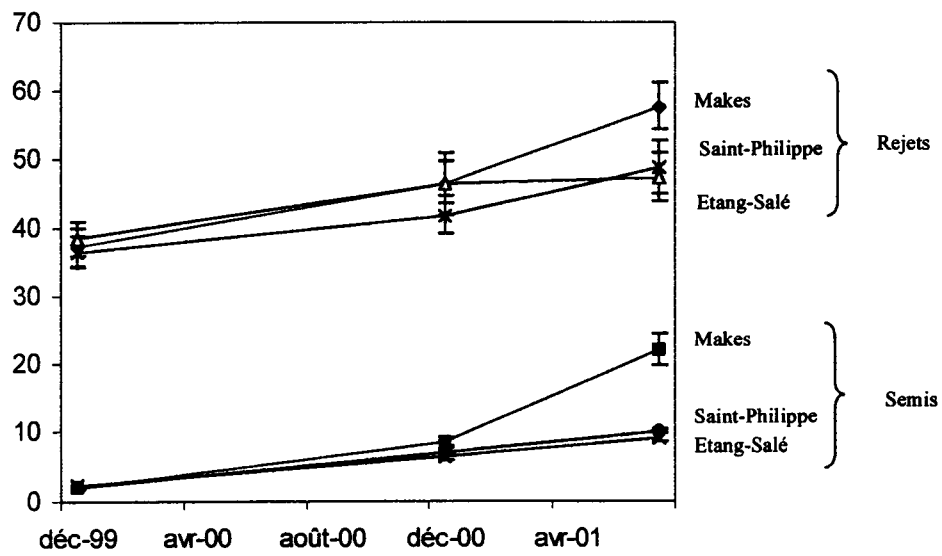


Figure II-2.2: Diamètre moyen des souches de semis et de rejets, en fonction de différents sites et au cours du temps.

Les premières marcottes sont mises en place en avril à Saint-Philippe et en mai aux Makes. Aucun marcottage n'a été observé à l'Etang-Salé. De nouvelles marcottes ont été mises en place jusqu'en juillet.

II-2.4. Discussion

II-2.4.1. De la germination au stade adulte fructifère: développement des semis

Quel que soit le site d'étude, le développement des semis est relativement lent. Cela confirme les observations ponctuelles faites par Baret *et al.* (2003) qui laissaient également supposer une croissance initiale lente chez cette espèce caractérisée par la présence de plusieurs stades juvéniles morphologiquement et architecturalement distincts du stade adulte sexué. Ces résultats semblent en contradiction avec les différentes théories émises sur les espèces envahissantes qui considèrent une phase juvénile relativement courte comme l'un des traits majeurs d'une invasion efficace (*cf.* par exemple, Rejmánek & Reichard, 2001). Daehler (1998) confirme que les Poaceae ou encore les Asteraceae, comprenant des espèces majoritairement annuelles, sont les 2 familles les plus représentées dans le monde des espèces envahissantes. Notons toutefois que cette phase juvénile semble plus courte chez *R. alceifolius* lorsque cette espèce se développe au niveau de chemins (Baret *et al.*, soumis c). Ces auteurs ont montré en effet que certains de ces individus pouvaient fructifier un an et demi seulement après leur germination. Une ouverture totale ou partielle du milieu favorise donc sa germination, mais son maintien ne sera possible qu'au niveau de zones partiellement et non totalement dégagées. Ceci est confirmé par la faible croissance des semis et le faible développement de leur souche observés à basse altitude (Tableaux II-2.2 et II-2.3) et plus particulièrement à l'Etang-Salé où l'ensoleillement est très fort. Les individus placés à Saint-Philippe, site également de basse altitude mais situé dans l'est où la pluviométrie est plus importante, ont également du mal à débiter leur croissance. Il semble cependant que l'enneigement plus fréquent que sur l'Etang-Salé, atténue l'effet du soleil. La croissance des axes et le diamètre des souches sont significativement plus importants chez les individus localisés à plus haute altitude, au niveau des Makes. Au niveau de ce site, les températures plus fraîches (moyenne

annuelle de 16.5 °C) et l'enneigement plus fréquent qu'à basse altitude semblent favoriser le développement des semis de *Rubus alceifolius*. Les valeurs de croissance obtenues et le stade de développement atteint au bout d'un an et demi de suivis (obs. pers.) se rapprochent de celles observées au début du suivi, sur les rejets de souches.

II-2.4.2. De la germination au stade adulte fructifère: développement des rejets

Le diamètre moyen des souches des individus issus de semis qui se sont développés au niveau des Makes (980 m d'altitude) se rapproche après un an et demi de suivis (juillet 2001), de celui observé sur les rejets au début de l'expérience (décembre 1999). Le développement des axes mis en place par une souche s'effectue selon le processus suivant (Baret *et al.*, 2003): l'axe passe d'abord par une phase de développement vertical avant de se courber progressivement pour se marcotter ensuite au niveau de son extrémité apicale. C'est au niveau de la zone de courbure que se mettent en place (en octobre-novembre-décembre) les axes florifères (Baret *et al.*, 2003; Chap. III-2). Le développement de ces axes est rapide puisque 12 à 18 mois après le début de leur mise en place, ils sont capables de fleurir et de fructifier à basse altitude d'abord (février à juillet 2001) puis à une altitude plus élevée (avril à juillet-août 2001, Tableau II-2.4).

La croissance des rejets de souches varie en fonction des sites. A l'Étang-Salé, la majorité des axes mise en place sont verticaux. Ils sont brûlés par l'action directe du soleil au niveau de leur extrémité et peuvent parfois se dessécher entièrement. Seuls quelques boutons floraux et fruits se développent sur des axes secondaires. Aucun marcottage n'a été observé. Le nombre de boutons et de fruits formés est donc plus faible que celui observé aux Makes et à Saint-Philippe. Ces résultats confirment ceux obtenus par Baret *et al.* (soumis a) qui démontrent une corrélation négative entre l'altitude croissante et la production de fruits.

La mise en place de marcottes n'a été observée que sur 2 sites. Celles-ci commencent leur formation au mois d'avril sur Saint-Philippe et en mai sur les Makes. Pour Barnola (1971), l'enracinement apical des axes est corrélé, chez *R. fruticosus*, à une diminution de l'éclairement. La durée de jour (se raccourcissant avec la venue de l'hiver) pourrait être un facteur déclenchant le marcottage chez *R. alceifolius*. Cette hypothèse a en effet déjà été émise par Heslop-Harrison (1959) sur *R. ulmifolius*, qui pense que la

diminution de la longueur des jours à la fin de l'automne induit des variations du métabolisme auxinique au niveau de l'extrémité apicale et serait à l'origine de son enracinement. Dans cette étude, de nouveaux rejets de souche ont été observés à la fin de l'été (février-mars-avril). Les différents modes de multiplication végétative se mettent donc en place au cours de la même période. Ils pourraient donc être induits par les mêmes facteurs du milieu (température, photopériodisme, luminosité...).

Pour Baret *et al.* (2003), les caractéristiques morphologiques et architecturales d'une marcotte se rapprochent de celles observées au début de développement d'un rejet de souche. Par contre, contrairement aux souches qui peuvent mettre en place plusieurs rejets à la fois, la marcotte n'est formée au début de son développement, que d'un seul axe. Ainsi le nombre d'axes cumulé par une marcotte est plus faible que celui observé chez une souche (Fig. II-2.1A et II-2.1B).

II-2.4.3. Pourquoi ces capacités envahissantes?

Après sa germination, un semis dans des conditions de luminosité suffisantes va pouvoir fructifier après 12-18 mois pour les individus plus développés et 36-42 mois après pour les autres individus (Baret *et al.*, soumis c; ce chapitre). Cette phase juvénile est donc plus longue que celle observée sur des plantes annuelles, mais nettement plus rapide que celle observée de manière générale sur des arbres. A titre de comparaison, Rejmánek & Richardson (sous presse) indiquent que la majorité des pins envahissants possède un stade juvénile inférieur à 15 ans. Dès lors, les fruits de *R. alceifolius* vont pouvoir se disséminer par barochorie (Baret *et al.*, soumis a) et ornithochorie (Thébaud, 1989; Mandon-Dalger, 2002). Thébaud (1989), Baret *et al.* (Chap. IV-2) indiquent également une forte dispersion par ruissellement dans les zones pentues.

De plus Baret *et al.* (soumis a) ont montré que cette fructification pouvait se renouveler tous les ans de manière abondante à basse altitude (0-750m). Cette fructification régulière, abondante et étalée entre 1 mois (à 980 m d'altitude) et 5 mois (à basse altitude), va permettre la constitution importante d'une banque de graines dans le sol (4138 graines/m² à Saint-Benoît, Baret *et al.*, soumis a) dont la viabilité est estimée dans le genre *Rubus* à une dizaine d'années (Marks, 1983). Une fois installée sur un nouveau site (à basse altitude, comme à une altitude plus élevée), *R. alceifolius* va rapidement

former des massifs monospécifiques par multiplication végétative: marcottage et émission de rejets. Ces modes de multiplication permettent une augmentation en largeur du massif. Chacun de ces axes va mettre une seule année pour fructifier à basse altitude. La phase juvénile est alors raccourcie.

Nous avons pu remarquer dans cette étude que le fort taux d'ensoleillement joue un rôle négatif sur les premiers stades de développement de *Rubus*. En revanche, il favorise une fructification abondante chez cette espèce, une fois la plante devenue adulte.

II-2.4.4. Existe-t-il des variations de croissance entre individus localisés dans la zone d'introduction et ceux situés dans la zone d'origine?

La vigueur et l'avantage des plantes introduites dans de nouveaux milieux peuvent être attribués à leur établissement dans un environnement plus favorable, et à l'absence de pression de sélection causée par les phytophages et pathogènes (Crawley, 1987; Blossey & Nötzold, 1995). Ainsi, en l'absence de pathogènes et d'herbivores, il est souvent décrit que les plantes envahissantes sont plus grandes (Pritchard, 1960; Blossey & Nötzold, 1995; Blossey & Kamil, 1996 ; Fowler *et al.*, 1996), vivent plus longtemps (Rees et Paynter, 1997), et montrent généralement une croissance vigoureuse importante dans leur aire d'introduction par rapport à leur aire d'origine (Crawley *et al.*, 1996; Willis & Bossley, 1999).

LeBourgeois (2001), Attié *et al.* (en prep.) ont bien observé des phytophages et pathogènes sur *R. alceifolius* à la Réunion. Cependant, ceux-ci semblent faire moins de dégâts que ceux observés par LeBourgeois (1999) dans son aire d'origine. Aucune mesure quantitative n'a cependant encore été effectuée. Contrairement à la Réunion, l'un des facteurs régulant la croissance de cette plante dans l'aire d'origine de *R. alceifolius* pourrait être lié à l'abondance de phytophages et pathogènes.

Quelques mesures concernant cette espèce ont déjà été effectuées entre aire d'origine et aire d'introduction (Amsellem, 2000). Placés dans un milieu homogène et sans aucune pression biotique (sans prédateur ni pathogène), les individus, tous comparés au début de leur stade de développement, ne montrent aucune différence significative. Par contre, des comparaisons de croissance d'axes issus de rejets de souche d'individus de *R. alceifolius* réunionnais transplantés à Sumatra grandissent de façon nettement plus

Variation de croissance: effet mode de multiplication et effet site

importante que ceux issus de rejets de souches d'individus de *R. alceifolius* de Sumatra et des régions avoisinantes (Rock Desmier de Chenon, travaux en cours). Ces données, si elles sont vérifiées, pourraient confirmer les résultats obtenus par Amsellem *et al.* (2001) qui distinguaient génétiquement les individus de *R. alceifolius* introduits, de ceux présents dans la zone d'origine.

Chapitre III

Effet de l'altitude

III-1. Altitudinal variation in fertility and vegetative growth in the invasive alien plant *Rubus alceifolius* Poiret (Rosaceae), in Réunion (Mascarene Islands, Indian Ocean).

Baret S, Maurice S, Strasberg D, LeBourgeois T. Soumis a. *Plant Ecology*.

III-1.1. Introduction

Biological invasions are well known to contribute to the loss of biodiversity on oceanic islands, where they have had severe effects on isolated tropical mountain floras on islands such as Hawaii (Vitousek, 1988). Effects of alien plant invasions were early documented for Mauritius ecosystems in the Mascarene Islands (Vaughan & Wiehe, 1941; Lorence & Sussman, 1986, 1988). The main study of alien plants impacts on Réunion, the highest and largest island in the Mascarene archipelago was carried out by Macdonald *et al.* (1991). These authors recorded 62 invasive alien plant species, 432 are naturalized on the island and more than 1054 introduced were surveyed. *Rubus alceifolius* (Rosaceae), the giant bramble, was found to be the most widespread alien invasive species with the highest local densities (Macdonald *et al.*, 1991). Other authors also considered *R. alceifolius* to be the most important invasive plant species on the island (Jacob de Cordemoy, 1895; Cadet, 1977; Lavergne, 1978). It has invaded many habitat types on Réunion, from coastal vegetation to montane cloud forest (1700 m). Such ecological distribution is uncommon in alien plant species, which more often produce severe invasions in more restricted habitats. The extent to which *Rubus alceifolius* invasion are facilitated by its ability to produce seeds or spread by clonal growth is the topic of this paper.

According to recent evolutionary studies and biocontrol investigations, the native distribution and source of this weed in S.E. Asia and Malaysia (Amsellem *et al.*, 2000) in lowland open habitats. Lack of genetic polymorphism in *Rubus alceifolius* populations on Réunion suggest that all plants on the island originate from a single clone (Amsellem *et al.*, 2000, 2001).

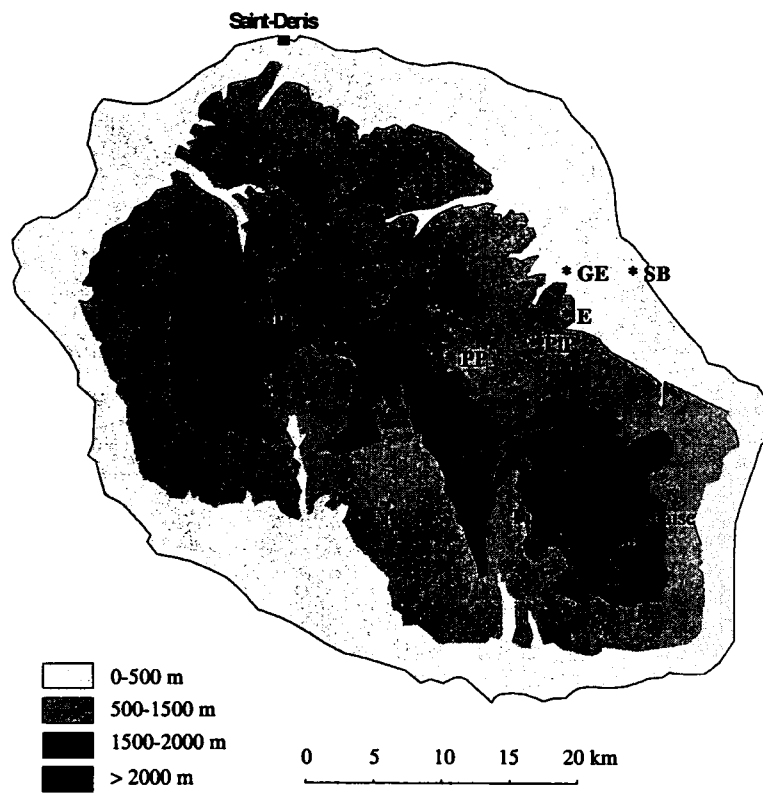


Figure III-1.1. Study sites along an altitudinal gradient on the east coast of Réunion: SB–Saint-Benoît, GE–Grand-Etang, E–Echo, PIP–Plaine des Palmistes, PP–Petite Plaine, B–Bélouve.

Altitudinal variation: biological and ecological traits

The ecological distribution and clonal origin of this species on Réunion thus constitute a useful situation in which to analyse how reproductive traits and invasiveness can vary in relation to environmental variation. Such questions are relevant to the current debate concerning traits that promote invasiveness (Kolar & Lodge, 2001a, 2001b; Sol, 2001; Gerlak, 2001; Rejmánek & Reichard, 2001), and the fact that many of these ideas (e.g. Sakai *et al.*, 2001) have not been tested quantitatively (Kolar & Lodge, 2001a).

The aim of this 2-years study is to compare the reproductive strategy of *Rubus alceifolius* on Réunion at different elevations, from the coastal vegetation to the mountain cloud forest (1700 m). The following questions are addressed:

How does flower and fruit production vary along the altitudinal gradient from sea level to 1700 m? Does the seed input to the soil follow the same pattern? Does clonal growth vary with elevation?

III-1.2. Methods

III-1.2.1. Study area and Plant distribution

Réunion (2512 km in extent) is a volcanic island located in the south-western Indian Ocean (21°06 S, 55°30 E). The island was formed by juxtaposition of two volcanic complexes: Piton de La Fournaise (2631m), one of the most active volcanoes in the world, and the extinct Piton des Neiges (3069m) (Chevalier, 1979; Bachelery, 1981). The relief determines considerably the island's climate. Moist trade-winds generate important precipitation on the east coast with a maximum of 8000 mm/year at some locations (Robert, 1986). The leeward slopes, on the west coast, receive no more than 500mm/year at sea level and in some years as little as 100-200 mm.

Intense deforestation has occurred in most parts of the coast west since human arrival on the island in the 17th century. In lowland areas of the west coast native vegetation exists. The windward coast is relatively well preserved other than at low altitude (< 500 m): it is still covered native habitats above 500 m on average (submountain rainforest, cloud forest from 500 to 1600 m on average).

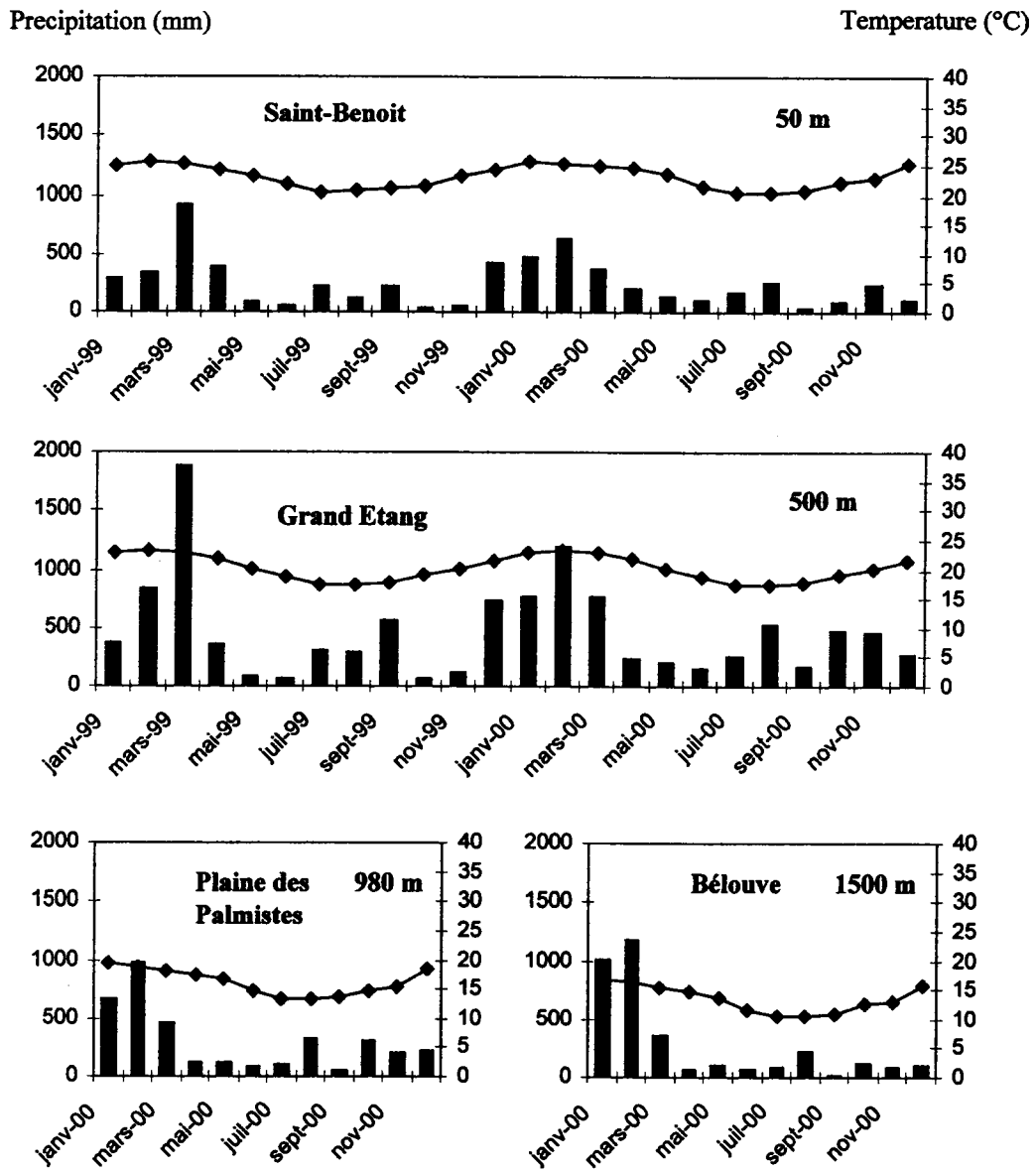


Figure III-1.2. Rain and temperature monthly variations during 1999 and 2000 years, for each site.

Altitudinal variation: biological and ecological traits

On the east coast, the most invasive alien plant species, *R. alceifolius*, frequently occurs as large monospecific stands, distributed along forest edges and road boundaries from sea level to 1700 m.

Six study sites were selected along an altitudinal transect (50 - 1600 m), following the main road going through these windward eastern slopes (Fig. III-1.1): Saint-Benoit (50m), Grand-Etang (500m), Echo (750m), Plaine des Palmistes (980m), Petite Plaine (1200m) and Belouve (1500m). Characteristics of these sites are given in Table III-1.1 and Fig. III-1.2. At each study site, we made measurements on the *Rubus* stand, in the most remote areas towards main human activities.

III-1.2.2. Flower and fruit production

In 1999 and 2000, to determine the period of maximum flowering and fruit production per meter square, we harvested and counted buds, flowers, fruits and leaves in eight randomly located quadrats, at each site. Among *Rubus* stands, quadrat sampling was done with a wood frame (0.320 m²*0.4 m of depth) and was conducted three times (every 21 days) during the flowering season. In the following analyses of sites, we only took into account data collected at the date of maximum fruit production. Data in tables and figures are formulated as densities, i.e. number of units / m². The reproductive vs. vegetative effort was expressed as F/L (number of buds + flowers + fruits) / number of leaves; DM F/L : dry weight of reproductive parts / dry weight of leaves. Biomass measurements were done only in 2000 and were obtained by drying samples at 50° C for 72 hours and weighting to 10⁻³ g.

We knew, from a previous study of the morphological architecture of *R. alceifolius* (Baret, 1999), to determine precisely where flowering axes develop on *Rubus* stems. Before the flowering period, a minimum of 14 potentially flowering axes were randomly chosen and labelled at each site from January to March 2000 (Table III-1.1). Buds, flowers and fruits of tagged inflorescences were counted every 15 days. The reproductive effort of each axis in one season was evaluated by calculating the total number of buds, flowers and fruits produced. In order to estimate fruit set, we used the following ratios: total number of fruits / total number of buds and total number of fruits / total number of flowers.

Altitudinal variation: biological and ecological traits

Table III-1.1. Characteristics of the sites studied: altitude (Alt), mean annual temperature (Tp), total annual precipitation (P), number of axes studied (Na), number of quadrats sampled (Nq), number of soil samples collected (Ns). ¹ (6): 6 samples collected outside *Rubus* stands at 4 meters from the boundary

Code	Site	Alt (m)	Tp (°C)		P (mm)		Na	Nq		Ns
			1999	2000	1999	2000		1999	2000	
SB	Saint-Benoit	50	23.0	23.1	3144	2834	20	8	8	8
GE	Grand-Etang	500	20.4	20.4	5672	5522	26	8	8	8 (6) ¹
E	Echo	750	-	-	-	-	14	8	8	8 (6) ¹
PIP	Plaine des Palmistes	980		16.2	-	3626	14		8	8
PP	Petite Plaine	1200		-	-	-	14		8	8
B	Bélouve	1500		13.5	-	3402	14		0	8

Table III-1.2. Duration (from December 1999 to November 2000) of the flowering period in the sites where *R. alceifolius* fructify. -: flower buds, +: flowers, O: fruits. ¹ For the site E, flowers were seen from the beginning of May, and fruits from the end of May.

Site	1999	2000											
		D	J	F	M	A	M	J	Jt	A	S	O	N
SB (50m)	-	-	-	-	-	-							
		+	+	+	+	+							
GE (550m)			o	o	o	o	o						
			-	-	-	-	-						
E (750m)				+	+	+	+						
						o ¹	o	o					
PIP (980m)					-	-	-	-	-				
							+	+	+				
								o					

Altitudinal variation: biological and ecological traits

The average number of seeds per fruit was estimated for 12 randomly chosen fruits at each site.

III-1.2.3. Seed bank

In order to assess the potential seed bank at each site, eight random soil samples (10*10 cm * 3 cm of depth) were collected below a dense stand of *Rubus* before the fruiting period in February 2000. Soil samples were mixed with a dispersant (Tween 80), passed through a sieve system with three superimposed sieves of 2, 1 and 0.5 mm, the contents were dried with a hairdryer before seeds were counted. At Grand Etang and Echo, six samples were collected outside of *Rubus* stands at 4 meters from the boundary.

III-1.2.4. Growth vegetative rate

Measures of growth rate of terrestrial layering were carried out at the Grand-Etang and Petite Plaine sites. Length of growth axe were measured each month, growth rates were measured from mars to July 2000.

III-1.2.5. Statistical analyses

Data were analysed using the Statistix 7 analytical software (1998). For each variable, normality was tested using the Shapiro-Wilk Normality Test. This test examines whether a variable conforms to a normal distribution, a rankit plot of the variable is produced, and an approximate Wilk-Shapiro normality statistic, the Shapiro-Francia statistic, is calculated. The results indicated non-normality for some of the data. The logarithmic and square root transformations of this data indicated equally non-normality for some of the data, therefore comparisons between the different sites or years were carried out with a Rank Sum Test, a non-parametric procedure that tests for difference in the central values of two independent samples. This test can be performed with either of two statistics: the Mann-Whitney *U* statistic or the Wilcoxon rank sum statistic. Both of these statistics are mathematically equivalent and always lead to identical results.

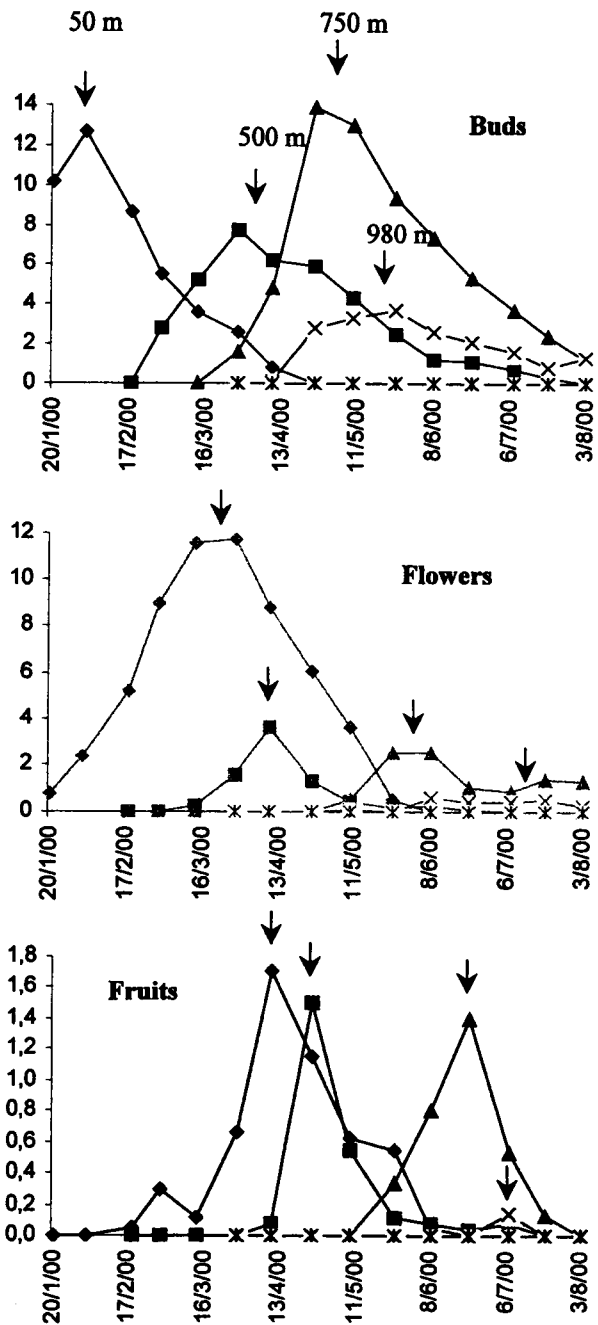


Figure III-1.3. Reproductive phenology of *R. alceifolius* at Saint-Benoit (50m, ◆), Grand Etang (550m, ■), Echo (750m, ▲), Plaine des Palmistes (980m, x) and Petite Plaine (1200m, *). Buds, flowers, fruits are represented during the 2000 flowering season by mean values for axes.

III-1.3. Results

III-1.3.1. Flowering phenology

For the studied transect, the flowering and fruiting period of *R. alceifolius* began later and its duration decreased with increasing altitude (Table III-1.2). It varied from 7 months (December to June) at Saint-Benoit (50m) to 5 months (April to August) at Plaine des Palmistes (980m). Peaks of bud, flower and fruit production also shifted showed significant variation in relation to altitude (Fig. III-1.3). The period of bud formation has the same length in all the sites but the periods of flower (5 months against 3 months) and fruit (5 months against 1 month) production were greatly reduced with increasing altitude. Table III-1.2 also shows that it took one month to go from the bud stage to the flower stage at low elevations and two months at high elevations. Ripe fruits produced roughly one month after flower production at all sites.

III-1.3.2. Flowering and fruiting intensity

Bud, flower and fruit production per flowering axis decreased with increasing altitude (Fig. III-1.3, Table III-1.3). The numbers of buds for Saint-Benoit, Grand-Etang and Echo were not significantly different (Table III-1.3), this group of sites produced significantly more buds than the group including the three sites from Plaine des Palmistes, Petite Plaine and Belouve. For flower production, the test distinguished 3 groups: Saint Benoit, Grand Etang - Echo and Plaine des Palmistes - Petite Plaine - Belouve. For fruit data, the test showed a transition between the Echo and Plaine des Palmistes.

III-1.3.3. Fruit set and number of seeds per fruit (Table III-1.3)

Fruit set, calculated by observations of the flowering axis and quantified as the ratios of fruits/buds or fruits/flowers, was not significantly different between sites, except for the Plaine des Palmistes site, which had significantly lower fruit set than other sites.

Altitudinal variation: biological and ecological traits

Table III-1.3. Buds, flowers, fruits and fruit-set per axis during the flowering period of 2000 (means \pm standard errors). Seeds per fruits were counted on 12 fruits per site.

Sites	SB (50m)	GE (500m)	E (750m)	PIP (980m)	PP (1200m)	B (1500m)
Buds	22.50 \pm 1.74 ^a	18.31 \pm 1.40 ^a	19.50 \pm 2.73 ^a	5.36 \pm 1.63 ^b	0.00 ^b	0.00 ^b
Flowers	17.65 \pm 1.52 ^a	6.85 \pm 1.25 ^b	6.07 \pm 1.69 ^b	1.43 \pm 0.50 ^c	0.00 ^c	0.00 ^c
Fruits	2.35 \pm 0.45 ^a	1.73 \pm 0.56 ^a	2.29 \pm 1.03 ^{a,b}	0.14 \pm 0.14 ^b	0.00 ^b	0.00 ^b
Fruits/buds	0.10 \pm 0.02 ^a	0.10 \pm 0.03 ^{a,b}	0.08 \pm 0.03 ^{a,b}	0.04 \pm 0.04 ^b		
Fruits/flowers	0.14 \pm 0.02 ^a	0.20 \pm 0.05 ^a	0.17 \pm 0.07 ^a	0.05 \pm 0.05 ^b		
Seeds/fruits	37.50 \pm 4.64 ^a	34.00 \pm 4.12 ^a	26.8 \pm 3.48 ^a	14.3 \pm 2.68 ^b		

Within each variable, a change in the letters means that values are significantly different at the 5% level according to a Mann-Whitney test.

Table III-1.4. Means (\pm standard error) of different biological variables. Numbers of fruits, leaves and seeds in the soil (seed bank) are given per square meter. F/L designates the flowering component (sum of buds, flowers and fruits) divided by the number of leaves and DM F/L designates the same ratio for dry mass of the same components. Growth rate of terrestrial layering in 2000 (¹: from February to July).

		SB (50m)	GE (500m)	E (750m)	PIP (980m)	PP (1200m)	B (1500m)
Fruits	1999	32.03 \pm 12.69 ^a	15.63 \pm 7.11 ^a	10.16 \pm 5.56 ^a	/	/	/
	2000	80.47 \pm 12.81 ^b	16.02 \pm 10.90 ^a	7.42 \pm 1.86 ^a	8.59 \pm 3.11 ^a	0.00 ^c	/
Leaves	1999	237.0 \pm 12.02 ^a	253.7 \pm 21.88 ^a	229.5 \pm 31.87 ^a	/	/	/
	2000	238.3 \pm 9.11 ^a	255.5 \pm 24.02 ^a	238.3 \pm 16.84 ^a	256.6 \pm 16.53 ^a	258.2 \pm 11.42 ^a	/
F/L	1999	0.767 \pm 0.12 ^a	0.804 \pm 0.14 ^a	0.582 \pm 0.13 ^a	/	/	/
	2000	2.087 \pm 0.25 ^b	1.528 \pm 0.2 ^b	0.854 \pm 0.13 ^a	0.547 \pm 0.11 ^a	0.00 ^c	/
DM F/L	2000	0.28 \pm 0.03 ^a	0.24 \pm 0.06 ^a	0.08 \pm 0.01 ^b	0.05 \pm 0.01 ^b	0.00 ^c	/
Seed bank	2000	4138 \pm 923 ^a	1813 \pm 767 ^{a,b}	1500 \pm 905 ^b	713 \pm 309 ^b	0 ^c	0 ^c
Growth rate	2000 ¹	/	118.89 \pm 17.94 ^a	/	/	146.50 \pm 20.04 ^a	

Within each variable, a change in the letters means that values are significantly different between sites or years at the 5% level according to a Mann-Whitney test.

Altitudinal variation: biological and ecological traits

The percentage of buds producing fruits may be limited by high precipitation, since we observed many rotting buds and withered flowers just after important rain events. Generally, fruits formed at higher altitudes produce fewer seeds than fruit formed at lower elevation (< 750m). Between Echo (750 m) and Plaine des Palmistes (980m) the number of seeds per fruits was reduced by about half (respectively, 26.8 and 14.3).

III-1.3.4. Flowering and leaves at peak fruit production

Figures III-1.4 A and III-1.B show that the number of fruits and the number of flowering-fruiting parts / number of leaves decreased considerably with increased altitude in the 1999 and 2000 fruiting season (Table III-1.4). Differences in fruit production among sites were not significant in 1999, whereas in 2000, the mean total number of fruits per unit of area was significantly higher at Saint Benoit (50 m) than in the others sites (> 500 m). Again, differences in F/L were not significant in 1999. In 2000, however the sites Saint Benoit and Grand Etang had higher values than Echo and Plaine des Palmistes, which in turn had higher values than Petite Plaine. The same pattern was observed for DM F/L. Comparison between years showed a higher fruit production at Saint Benoit site in 2000 compared to 1999. A higher F/L ratio was observed for Saint Benoit and Grand Etang sites in 2000. Leaf density did not differ among sites.

III-1.3.5. Seed-bank

At Grand Etang and Echo, 6 samples collected outside *Rubus* stands at 4 meters from the boundary, contained few (in 2 samples) or no seeds ($50 \pm 34,16$ seeds / m²). Soil samples taken beneath the thickets showed that the mean values of numbers of seeds per unit of surface decreased dramatically with increasing altitude (4138 seeds/m² at 50m, 1813 at 500 m and 0 at 1200 m) (Fig. III-1.4C, Table III-1.4). No seeds could be found at high altitudes, only one broken seed was found at the 2 highest elevation sites (Petite Plaine and Belouve).

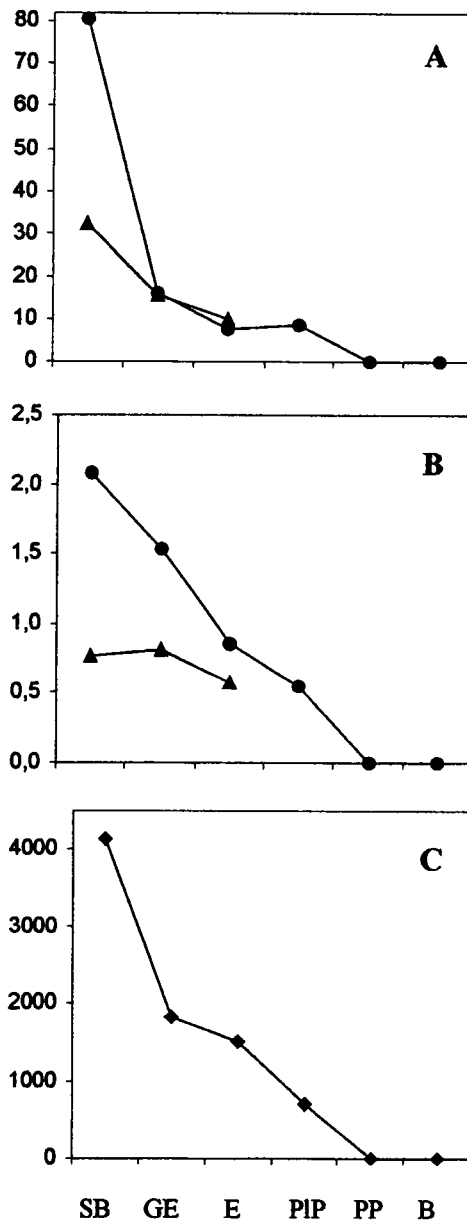


Figure III-1.4. Mean values (\pm S.E.) of fruits (A, ●: 2000; ▲: 2001), flowering component (F=buds+flowers+fruits)/leaves for both years (B, ●: 2000; ▲: 2001) and seed banks (C, ◆: 2001) for each site along the altitudinal gradient.

III-1.3.6. Growth rate

Growth rate of terrestrial layering increased significantly with increasing elevation (Table III-1.4).

III-1.4. Discussion

III-1.4.1. Reproductive success

An important result of this study is that the reproductive success of *R. alceifolius* showed a significant decrease with increasing elevation such that sexual reproduction occurs above 1100 m. Mean fruit production per fruiting axis and number of seeds per fruit also declined significantly with increasing elevation. Moreover, this 2-year study (1999 and 2000) confirmed that the number of fruits produced per leaf unit area was also elevation dependent.

Irrespective of the elevation, very few flower buds reached the fruiting stage (<10%). Seeds produced every fruiting season accumulated in the soil and a substantial seed bank was observed in lowland soils (4138 seeds/m² at 50 m ASL). Like the flowering parameters, the seed bank decreased with elevation and was zero above 1200 m ASL). Concerning vegetative organs, the number of leaves per unit area in *R. alceifolius* stands remained constant over the elevation gradient (229-259 leaves/m²). During this fruiting period in lowland areas, terrestrial layering growth (reflecting the spatial dynamics of *Rubus* patches) was greater at high elevations (1200 m) than at lower sites (500 m). Part of the energy normally allocated for sexual reproduction in lowland areas thus may be shunted into vegetative propagation in upland sites.

The extent of reproductive success is generally dependent on the activity of pollinators and predators, resource availability and prevailing environmental conditions (Lloyd, 1980; Stephenson, 1981). In the light of recent results showing that apomixis occurs in *R. alceifolius* on Réunion (Amsellem, 2001), the activity of pollinators is unlikely to be a factor determining reproductive success of this species in the study area. In addition, predators or pathogens have been observed to affect sexual reproduction on this species in Réunion (Le Bourgeois, 2001). Studies of the growth and development of *R. alceifolius* (Baret, 1999; Baret *et al.*, 2003) revealed high vegetative growth in *R.*

Altitudinal variation: biological and ecological traits

alceifolius plants, in a range of different sites and soils. On Réunion, climatic conditions vary markedly with elevation. Temperature is a major factor that varies with elevation and controls the reproductive success of *R. alceifolius*. In our study, although all populations were located in open environments, light availability could also influence flowering patterns. Mountain forests are often in permanent cloud cover (cloud forests). Clouds have a greater impact at higher elevations and could thus be responsible for elevation-dependent luminosity variations. In addition, Baret (1999) observed that for plants growing under shade in native forests that only branches with flowers positioned above the dominant tree layer produce flowers. Phelouzat (1982) also claimed that luminosity is the limiting factor of *R. fruticosus* flower production. Rainfall is so frequent on the windward coast that this does not seem to be a limiting factor: flower and fruit abortion were however observed under heavy rainfall conditions in 1999 (Maurice and Strasberg, 1999). Photoperiodism could have an influence on fruit production but it was only responsible for minor variations in our study area.

Climatic data are available for a Sumatran region from which *R. alceifolius* originates and the growth of populations in that region is currently being monitored (Desmier de Chenon, pers. com.). These Sumatran stands are located at 369 m ASL (Marihat, 02°55', 99°05'), with a mean annual rainfall of 3032 mm and temperature of 24.6°C (mean for a 12-year period, 1990-2001). The most similar conditions that we studied on Réunion were at the lowland sites.

III-1.4.2. Importance of plasticity for colonization of heterogeneous habitats

R. alceifolius traits measured in the different habitats probably result from interactions between a single genotype and environmental factors. Several recent studies have shown that all *R. alceifolius* populations on Réunion are derived from a single clone which chiefly propagates by apomixis (Amsellem, 2001, 2002). This single genotype appears capable of adapting to habitats over a striking elevation range (0-1700 m). Our field data confirm hypotheses put forward by various authors that phenotypic plasticity enables invasive plants to colonize a broad range of habitats and to out-compete with native species that do not benefit from this feature (Baker, 1965, 1974; Gray, 1986).

One important strategy of *R. alceifolius* is to build up abundant reserves of seeds in lowland soils, which are often carried by runoff, thus markedly boosting the plant's colonization potential. This factor—combined with the fact that *Rubus* seeds are estimated to remain viable for about 10 years (Marks, 1983)—seems to be crucial for the propagation of this species within native ecosystems. At a reduced spatial scale, this invasion mechanism could therefore explain the prevalence of *R. alceifolius* in disturbed areas (gaps, boundaries, landslides, etc.).

According to Thébaud (1989), the proportion of seeds disseminated over long distances by birds is very low when compared with seed reserves that build up in the soil. However, on Réunion, fruit-eating birds may often carry seeds long distances, thus enabling *R. alceifolius* to colonize remote sites throughout the island at elevations above 1100 m (Thébaud, 1989). Only three native passerines (*Hypsipetes borbonicus*, *Zosterops borbonicus*, *Zosterops olivaceus*) with generalist diets may sometimes feed on fleshy fruits but we lack quantitative data concerning the interaction between frugivorous and spatial distribution of alien plants (Diamond and Cheeke, 1987, Strasberg, 1994). The introduced red-whiskered bulbul, *Pycnonotus jocosus* has recently become invasive on Réunion. During 9 weeks of observations (when there is *Rubus* fruits production) in Mare Longue, this species is the most abundant with 22 individuals recorded together one time and each individual ingests 2 fruits on average by axes visited (Thébaud, 1989). Another author precise that this invasive bird could also have a role in relatively long-distance dispersal of *R. alceifolius* seeds but generally in perturbed or opened habitats or also along gullies (Mandon-Dalger, 2002).

Altitudinal variation: biological and ecological traits

Once *R. alceifolius* seeds are established in new habitats, they germinate, gradually develop and colonize the habitat by vegetative propagation, i.e. terrestrial layering and sprouting (Baret, 1999; Baret *et al.*, 2003). The results of the present study indicate that this weed species still has not yet come close to fulfilling its colonization potential, considering the small area that it currently inhabits.

III-1.4.3. Control prospects

Conventional weed control strategies are not applicable on an island-wide scale to eradicate *R. alceifolius* because of the enormous area and broad range of habitats already colonized by this species. The development of a biological *Rubus* management program is currently being studied to deal with the serious spread of this invasive plant (Le Bourgeois, 1998, 2001). Our study shows that the invasive strategy varies according to the environment that it is being colonized (seed reserves in the soil vs. vegetative growth). It is unlikely that a pathogen or pest will soon be found that could reduce seed reserves in the soil while hampering growth of the weed. Moreover, any control agent that is discovered will have to be able to survive and reproduce in ecologically varying habitats. In contrast, mechanical and chemical methods have been found to be efficient for controlling this weed on small surface areas.

In habitats higher than 1100 m ASL, the seed colonization dynamics of *R. alceifolius* are now chiefly hindered by the temperature factor. It is unknown how this situation will evolve in response to changing global climatic patterns in oceanic islands and how they influence the climate on Réunion. An increase in temperature could allow *R. alceifolius* to colonize habitats at higher elevations (see Simberloff, 2000 for an example in United States forests).

Abstract

Rubus alceifolius Poiret (Rosaceae) was introduced to Réunion (Mascarene archipelago, Southeastern Indian Ocean) in about 1850 and is now highly invasive. Whereas this bramble is sparse in its native range centred in southeastern Asia and Malaysia, on Réunion it has invaded a wide variety of habitats from sea level to 1700 m. The remarkable success of this invasive species in Réunion, where it is suspected to be monoclinal, is due in great part to phenotypic plasticity. In the *Rubus alceifolius* stands studied in Réunion, bud, flower, fruit and seed production, the duration of the flowering period and the importance of the seed bank were found to negatively correlated with elevation. At a lowland site, fruit production in mature stands averaged between 30 and 80 fruits/m² during 1999 and 2000. No fruit set occurred above 1100 m. This fruit production pattern was similar over two years. Although the number of leaves per unit area is similar along the whole gradient studied, fruit set in lowland areas may be compensated for by a vegetative growth rate (terrestrial layering) upland sites. Variation in fruit and seed production appears to be correlated with temperature and probably luminosity. Fruit dissemination by birds was probably limited, but sufficient to initiate new populations at high elevations. Once established, *R. alceifolius* colonises new habitats by vegetative multiplication.

Key words. Biological invasion, Mascarene archipelago, Reunion Island, *Rubus alceifolius* Poiret, Rosaceae, fertility, seed bank, altitude.

III-2. Altitudinal variation of flowering Patterns of the Invasive Bramble (*Rubus alceifolius* Poiret, Rosaceae) in Réunion Island: an Architectural and Morphometric Analysis.

Baret S, Nicolini E, LeBourgeois T. Soumis b. *Canadian Journal of Botany*.

III-2.1. Introduction

It is widely known that invasive plant species are able to bear many fruits over a long period (e.g. Rejmánek & Reichard, 2001). This feature typifies the population dynamics of *Rubus alceifolius* (Baret *et al.*, submitted a), an invasive species that represents a very serious threat to natural ecosystems in Réunion (MacDonald, 1991). In studying this bush-liana species (Baret *et al.*, 2003) in Réunion, Baret *et al.* (submitted a) documented high flower bud, flower, fruit and seed production in lowland areas, with a steady decline over a rising elevation gradient, to reach zero production at 1200 m ASL and higher.

Although the loss of this fruiting potential does not seem to limit the spread of *Rubus alceifolius* in the highlands, it is still an essential trait of this species in Réunion, thus warranting investigations designed to gain further insight into the development of this organism.

How can this plant's lack of sex expression in highland habitats be explained? Plants must fulfill a range of different conditions to be able to achieve full sex expression. Hormonal factors could also be involved in flower emission processes, as indicated by Chouard (1949), who considered that this factor only functions if the plant has reached an advanced development stage (flowering maturity) at which it can form the first flowers (Barthélémy 1988). Moreover, mature individuals sometimes do not flower as a result of trophic competition between growth and flowering (Couranjou, 1982). Environmental factors can also hamper flowering or influence the length of a plant's juvenile phase (Doorenbos, 1955; Zimmerman, 1972; Barthélémy, 1988). It is more likely, however, that these factors will delay—rather than completely inhibit—flowering in plants that have already acquired an ability to flower (Zimmerman, 1972; Maresquelle, 1976).

Organisms therefore must achieve structural maturity during their growth cycle. Architectural analysis of plants (Hallé & Oldeman, 1970; Hallé *et al.*, 1978; Edelin, 1977, 1984; Barthélémy, 1988; Barthélémy *et al.*, 1989, 1991, 1997) can highlight the different stages of development from germination until the organism first achieves sex expression (Wareing, 1959, 1971; Brink, 1962; Hackett, 1985). Describing a plant's sequence of development on the basis of various morphological descriptors (internode length, diameter, pith diameter, plant shape) could reveal the basic morphological gradients and the critical structural differentiation threshold that it must surpass to achieve sex expression (Wareing, 1959, 1961; Hackett, 1985). This latter threshold reflects a minimal morphological structure and structural maturity level ("ripeness to flower", Klebs, 1918) required for sex expression, which could be defined according to specific morphological or anatomical traits (Lauri & Térouanne, 1991; Lauri *et al.*, 1996; Nicolini & Chanson, 1999; Lauri & Kelner, 2001). The inability to reach this structural maturity threshold is a common explanation for a growing plant's lack of sex expression (Doorenbos, 1955; Zimmerman, 1972; Barthélémy, 1988), without considering any potential trophic causes, e.g. in mature plants that alternate sex expression and fruit production (e.g. Couranjou, 1982).

The lack of sex expression in *Rubus alceifolius* could be due to the fact that plants are unable to develop beyond the juvenile phase and surpass the structural maturity threshold under highland environmental conditions. In other words, do representatives of this species have the potential to reach maturity in highland environments? If so, their lack of sex expression might not be related to structural factors.

To gain a better overall understanding of this flowering expression, we focused on documenting the growth and developmental stages of this plant at various elevations using architectural, morphological and morphometrical analyses, while addressing the following questions: (a) Can structural maturity be defined for *Rubus alceifolius* in lowland areas? (b) Do individuals reach the structural maturity threshold in highland areas? Do plants have a structural maturity potential at high elevations?

III-2.2. Materials and Methods

III-2.2.1. Study site

The study was carried out in Réunion, a volcanic island in the Indian Ocean (21°06' S, 55°32' E). Measurements were collected at two sites (source Météo France, 1969-2001):

- Grand Etang, located in the eastern lowland region, at 500 m ASL, where the mean annual rainfall is high (6307 mm.y⁻¹) and the mean annual temperature is 20.4°C.
- Bélouve, located in the eastern highland region at 1500 m ASL. Precipitation is also abundant (3346 mm.y⁻¹) and the mean annual temperature is 13.6°C.

III-2.2.2. Biological material

Rubus alceifolius thrives in wet habitats. It proliferates on the eastern and southeastern coasts, which have the heaviest rainfall, from sea level up to 1700 m ASL, while it is only found at 500 m ASL and above in gullies along the western coast. After germination, *R. alceifolius* develops by generating increasingly vigorous sprouts. When the plant reaches maturity, the main axes can reach the forest canopy (Baret *et al.*, 2003) and grow secondary ramifications (Fig. III-2.1).

Two types of lateral axes were investigated in the present study (Fig. III-2.1):

- Axes located at the base of the self-supporting negative geotropism part (self-supporting part 1) with vegetative potential (Baret, 1999). This is termed basitonic ramification.
- Axes located in the arching part (transition part 2), with flowering potential in lowland areas. This is termed mesotonic ramification.

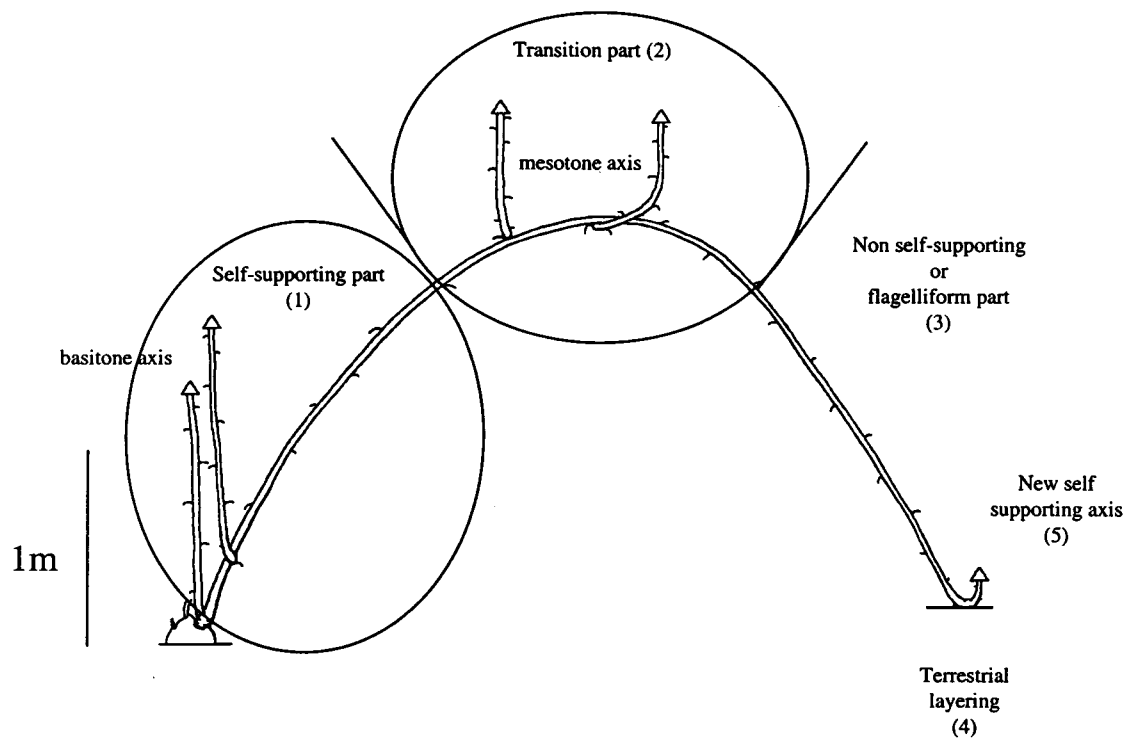


Figure III-2.1. A typical developmental sequence in *Rubus alceifolius*. Different parts (1, 2, 3, 4, 5) are specified and mesotones and basitones axis are reported.

Altitudinal variation: an architectural and morphometric analysis

The aim of this study was to document significant differences between mesotonic and basitonic axes in lowland habitats (flowering possible) and highland habitats (flowering not possible). The experiments thus focused on describing these two types of axis in *R. alceifolius* plants growing at lowland (Grand Etang, 500 m, 21°05' S, 55°39' E) and highland (Bélouve, 1500 m, 21°03' S, 55°33' E) sites. Fifteen axes were described for each type and site (total of 60 axes).

III-2.2.3. Observation methods and parameters studied

Description of stem components

On each of the axes, we counted the total number of nodes and measured internode lengths from the base to the tip. Internode length is a good marker of growth rate and internal rhythm of plants (Pieters, 1983, 1985; Lauri, 1988; Nicolini, 1998). The diameter of the axis at each internode level was measured. The internode diameter measurement takes into account the primary (pith) and secondary structures (surrounding tissues), especially for older individuals. To assess the intrinsic potential of the primary developing meristem on the basis of the structure of its products (leaves, stems), it is essential to be able to determine the share of primary stem tissues that result from its functioning. Although we analyzed each individual's structure at a macroscopic level, *a posteriori*, we decided to retain only the primary structure part, i.e. the pith and tissue do not change during stem aging and help to understand the functioning of primary meristems (Troll and Rauh, 1950; Kaplan, 2001). The pith of *Rubus alceifolius* stems was clearly visible, so it was possible to measure the pith diameter with a small ruler, by the naked eye or under a dissecting microscope. Based on this measurement, taken in the middle of each internode, combined with its length measurement, we deduced the pith volume from the formula $\frac{\pi d^2 l}{4}$ (where d is pith diameter and l is internode length) at each internode.

Leaf description

After numbering and dehydrating leaves located at each node of the axis, we measured their area with an image analysis software program (CorelDRAW 9) and their weight. Leaf thickness was also measured with a caliper (0.01 cm accuracy). These measured

parameters enabled us to deduct each leaf unit volume (leaf area x thickness) and specific leaf weight ($\text{g}\cdot\text{mm}^{-2}$). The length of the midrib (RL1) and of a secondary rib (RL2) were also measured. A RL2/RL1 ratio was established with these measurements. This ratio accounts for the shape of *Rubus alceifolius* leaves and their developmental patterns.

Variations in measured pith and leaf volumes along an axis are presented for five characteristic individuals of each type of axis (Fig. III-2.2). Variations in these two parameters for other axes studied of the same type resembling one of the five axes presented in Figure III-2.2. For the statistical analysis, each axis was then divided into three parts, i.e. the basal, median and distal parts of the axis. Three internodes located in the middle of each of these parts were taken into consideration in the tests. We were thus able to separately analyze different areas on each type of axis (45 internodes for each of the 12 internodes on each of the 12 parts studied) using the Kruskal-Wallis test, and a non-parametric one-way ANOVA (Statistix 7).

III-2.3. Results

III-2.3.1. Development of metameric structures

Development of the metameric caulinary component

For all axes described, the length of successive internodes along an axis increased significantly from the base to the tip of the axis (Table III-2.1). For basitonic axes, this length remained constant in the first two parts (1 and 2), and then decreased in the distal part of the axis (part 3). However, in mesotonic axes, internode length gradually decreased along the main axis. Internodes on basitonic axes were often significantly longer than those measured on mesotonic axes. No significant differences were noted between the same types of axes recorded at different elevations.

Pith diameters at successive internodes along the main axis showed the same patterns as the internode length patterns (Table III-2.1). Differences were, however, noted between mesotonic and basitonic axes, i.e. pith diameters were greater in the latter.

Altitudinal variation: an architectural and morphometric analysis

Table III-2.1. Mean-values (\pm standard error) for internodes length, pith diameters, leaf thickness, specific leaf weight, the secondary rib length/midrib length ratios (RL2/RL1), leaf volume, pith volume and the leaf volume/pith volume ratio of 3 metamers localized within different axis type (mesotone and bastione axis localized on low and high lands) and part: basal (part 1), median (part 2) and terminal (part 3).

	AXES MESOTONES									AXES BASITONES									K-W One-way AOV
	Grand Etang (500m)			Bélouve (1500m)			Grand Etang (500m)			Bélouve (1500m)			F-values						
	Part 1	Part 2	Part 3	Part 1	Part 2	Part 3	Part 1	Part 2	Part 3	Part 1	Part 2	Part 3	Part 1	Part 2	Part 3				
Internode length (mm)	137.6 ± 6.229 c,d,e	127.4 ± 5.270 b,c,d	97.2 ± 5.143 a,b	121.6 ± 6.033 b,c	109.67 ± 6.281 a,b,c	87.4 ± 4.695 a	172.5 ± 7.370 e,f	181.04 ± 6.246 f	136.31 ± 5.725 c,d,e	161.16 ± 8.018 d,e,f	163.1 ± 6.022 d,e,f	114.4 ± 3.728 a,b,c	26.57 ***						
Pith diameter (mm)	6.00 ± 0.19 c,d,e	5.31 ± 0.19 a,b,c,d	3.95 ± 0.22 a	5.13 ± 0.18 a,b,c	4.69 ± 0.22 a,b	4.01 ± 0.27 a,b	7.15 ± 0.10 f	7.12 ± 0.15 f	6.17 ± 0.21 c,d,e,f	6.67 ± 0.26 e,f	6.68 ± 0.26 d,e,f	5.51 ± 0.30 b,c,d,e	27.92 ***						
Leaf thickness (mm)	0.261 ± 0.006 c,d,e	0.285 ± 0.004 b,c,d	0.290 ± 0.007 b,c,d	0.306 ± 0.007 a,b,c	0.325 ± 0.006 a,b	0.435 ± 0.020 a	0.201 ± 0.007 g	0.213 ± 0.005 g	0.246 ± 0.009 e,f,g	0.194 ± 0.008 g	0.219 ± 0.006 f,g	0.270 ± 0.012 d,e,f	59.69 ***						
Specific leaf weight (g.mm⁻²)	1.130 ± 0.041 d,e,f	1.343 ± 0.042 b,c,d	1.395 ± 0.047 b,c	1.561 ± 0.061 a,b	1.760 ± 0.090 a,b	2.116 ± 0.149 a	0.841 ± 0.034 g	0.950 ± 0.030 f,g	1.189 ± 0.046 c,d,e	1.016 ± 0.032 e,f,g	1.179 ± 0.027 c,d,e	1.544 ± 0.039 a,b	47.84 ***						
Rib ratio (RL2/RL1)	0.653 ± 0.023 a	0.591 ± 0.007 a,b,c	0.568 ± 0.016 c	0.627 ± 0.010 a	0.591 ± 0.008 a,b,c	0.564 ± 0.007 b,c	0.620 ± 0.011 a	0.619 ± 0.012 a	0.596 ± 0.009 a,b,c	0.618 ± 0.014 a,b	0.591 ± 0.009 a,b,c	0.600 ± 0.007 a,b,c	6.75 ***						
Pith volume (mm³)	4376.9 ± 374.1 c,d	3262.5 ± 330.8 b,c	1611.5 ± 251.7 a,b	2802.4 ± 303.3 a,b,c	2463.7 ± 349.4 a,b	1618.7 ± 277.4 a	7034.4 ± 351.2 c	7496.8 ± 427.2 e	4731.5 ± 430.0 c,d	6625.0 ± 668.3 d,e	6497.5 ± 696.1 d,e	3417.9 ± 510.2 a,b,c	32.16 ***						
Leaf volume (mm³)	3103.7 ± 223.3 b,c,d	5327.7 ± 285.4 e	3750.4 ± 273.1 c,d	3222.2 ± 161.5 c,d	3750.1 ± 145.1 d,e	2492.9 ± 205.3 a,b,c	1771.9 ± 229.9 a,b	3808.8 ± 242.5 d,e	3504.7 ± 254.3 c,d	1481.0 ± 197.1 a	3544.1 ± 225.1 c,d	2662.9 ± 162.06 a,b,c	20.06 ***						
Leaf volume/ pith volume	0.956 ± 0.103 e,f,g	2.290 ± 0.211 a,b,c	4.522 ± 0.555 a	1.664 ± 0.161 b,c,d	3.170 ± 0.484 a,b,c	3.240 ± 0.361 a,b	0.268 ± 0.038 c	0.624 ± 0.054 g,c	1.104 ± 0.117 e,f,g	0.373 ± 0.106 e	0.703 ± 0.046 f,g	1.258 ± 0.115 d,e,f	68.93 ***						

Kruskal-Wallis One-way Nonparametric Analyse Of Variance. a, b, c... results of homogeneous groups (P<0.05). ***: P<0.001, indicate if they are correlation between the different part of axes. When the letter changes between means and different parameters observed, the corresponding distribution is significantly different at the 95% threshold.

Altitudinal variation: an architectural and morphometric analysis

Development of the metameric foliar component.

Leaf shape. The ratio of the secondary leaf rib length (LN2) to the main leaf rib length (LN1) significantly decreased along mesotonic axes (Table III-2.1), but was relatively uniform along basitonic axes. No significant between-elevation differences were recorded.

Leaf thickness increased along the different axes, and leaves were significantly thicker on mesotonic axes than along basitonic axes (Table III-2.1). This difference was more striking with respect to mesotonic axes of plants growing in the highland habitat (Bélouve), which had significantly thicker leaves on the distal part of the axis as compared to leaves on other axes.

Specific leaf weight increased slightly along the different types of axis (Table III-2.1). When equivalent parts of an axis were assessed, this parameter was higher for mesotonic axes than for basitonic axes and significantly lower at the base of mesotonic axes than at the base of basitonic axes (parts 1 and 2). The surface mass of leaves on mesotonic axes in highland plants clearly differed from that of leaves on other axes and was significantly higher near the base of all other axis types.

III-2.3.2. Comparative development of metameric caulinary and leaf unit volumes

Changes in the metameric structure can also be considered through a comparison of patterns of different volume components. As shown in Table III-2.1, pith volumes were significantly higher on basitonic axes ($> 6400 \text{ mm}^3$, parts 1 and 2) than on mesotonic axes ($< 4400 \text{ mm}^3$, parts 1 and 2). The leaf unit volume/pith volume ratio increased along the different axes (Table III-2.1). Pith volume was higher than leaf unit volume on the basal part (part 1) of the different axes. This trend was less marked on mesotonic axes (ratio >0.9) than on basitonic axes (ratio <0.4).

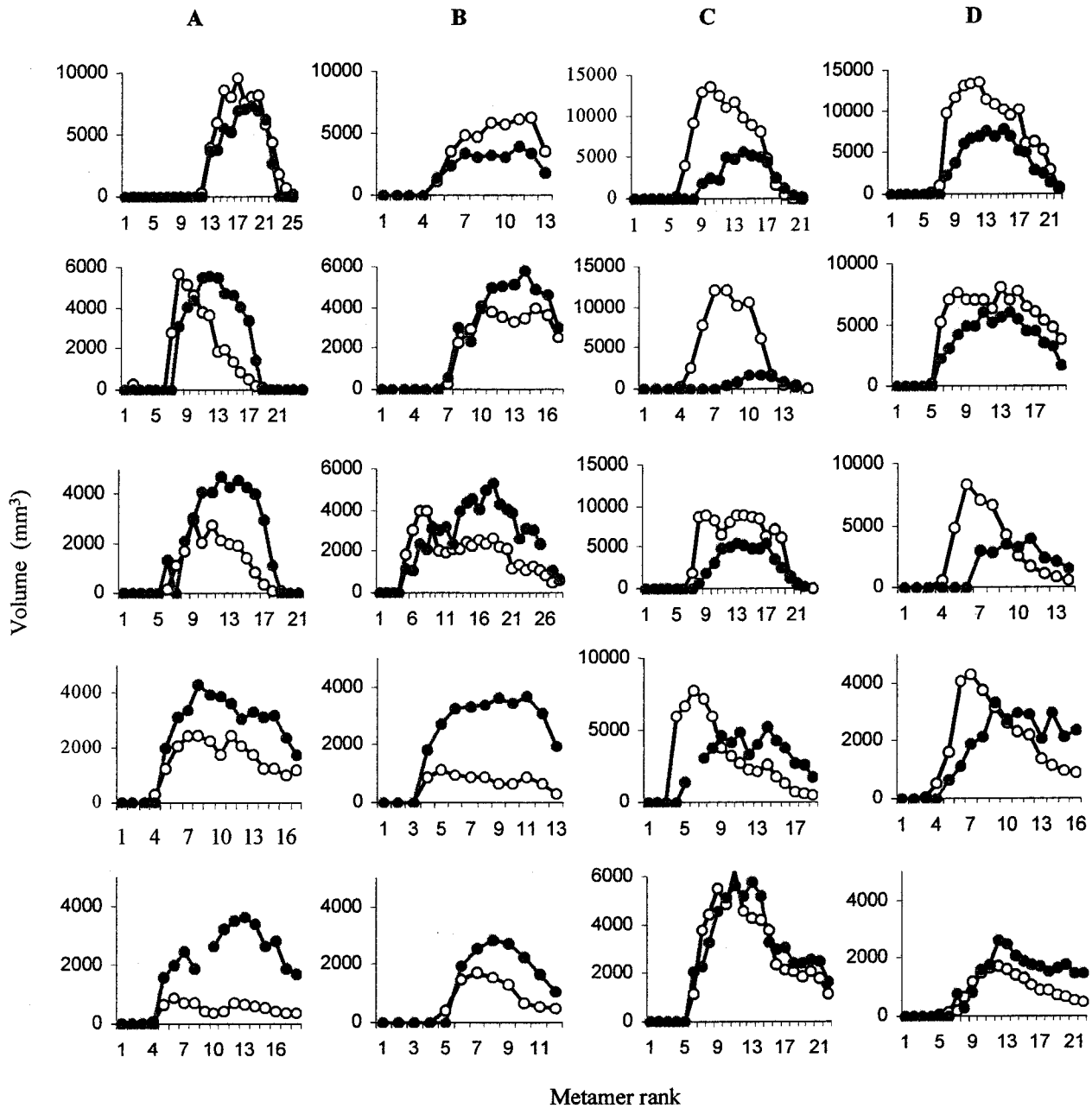


Figure III-2.2. Pith volume and leaf volume variation patterns for successive metamers forming different type axes. Variations occurred from the base towards the tip axis. Each column presents a type of axes observed: mesotone axes on lowland (A), mesotone axes on highland (B), basitone axes on lowland (C), basitone axes on highland (D). black line and white circle: pith volume variations, grey line and dark circle: variations in leaf volume.

Altitudinal variation: an architectural and morphometric analysis

The leaf unit volume/pith volume ratio then gradually reversed along the respective axes in the median part (part 2) and top part (part 3) of basitonic and mesotonic axes. Leaf unit volume was greater than pith volume (ratio >1), especially on mesotonic axes (ratio >3 , part 3) as compared to basitonic axes (ratio <1.5 , part 3). This leaf unit volume dominance was even more spectacular on the distal part (part 3) of mesotonic axes in lowland habitats (ratio 4.52), as compared to the highlands (ratio 3.24). Leaf unit volume was still higher on the intermediate parts (part 2) of all axes (Table III-2.1).

Significantly different leaf unit volume/pith volume ratios were obtained for the last two parts (parts 2 and 3) of mesotonic and basitonic axes. However, no significant differences were noted between mesotonic and basitonic axes when compared according to elevation.

Figure III-2.3 shows that internode pith volumes were very low and leaf unit volumes higher on distal parts (part 3) of mesotonic axes. Note also that the leaf and pith volumes were relatively close and balanced when basal parts of mesotonic axes (part 1) and distal parts (part 3) of basitonic axes were compared.

The median parts (part 2) were formed by metamers with pith and leaf unit volumes midway between those recorded for the basal (part 1) and distal (part 3) parts of a given type of axis.

Figure III-2.2 shows pith and leaf unit volume patterns along five representative mesotonic and basitonic axes of plants growing in lowland and highland areas. We assessed these volumes for each successive metamer along the different axes and found that they had different development patterns on different types of axis. During mesotonic axis development, leaf volume was generally higher than pith volume from the base, and this pattern increased markedly along the axis. The opposite trend was noted on basitonic axes, but in a few exceptional cases the pith volume was close to the leaf volume. Leaf volume was sometimes greater than pith volume on distal parts of basitonic axes.

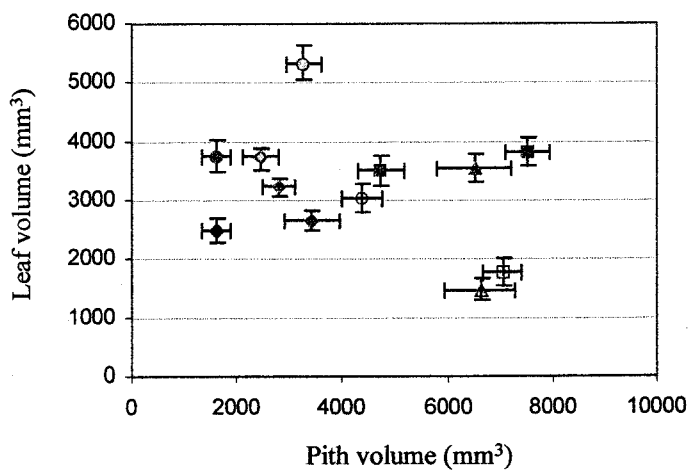


Figure III-2.3. Relationship between mean pith volume and mean leaf volume for metamers forming the different type axes at different zone observed. A 95% confidence interval is associated with each mean. The different axes are distinguished to them base (**empty figures**, localised on the left), them centre (**shade figures**, localised in the middle), and them tip axis (**black figures**, localised on the right). **Circle** represents mesotone axes on lowland, **lozenge**, mesotone axes on highland, **square**, basitone axes on lowland and **triangle**, basitone axes on highland.

III-2.4. Discussion

Plants go through a series of developmental phases from germination to the reproductive stage. Of all changes that occur at each of these phases, the transition from a vegetative juvenile stage when the plant cannot flower to a flower-bearing adult stage has been the main focal point of published discussions (Wareing, 1959, 1971; Hackett, 1985). However, many other traits also change during plant development. Architectural analysis investigations have shown that different parts of a plant take shape in a precise ordered manner during ontogenesis (Hallé & Oldeman, 1970; Hallé *et al.*, 1978; Edelin, 1977, 1984; Barthélémy, 1988; Barthélémy *et al.*, 1989, 1991, 1997). This latter analytical approach involves drawing up a detailed description of the structure of different individual plants to determine successive architectural development stages that occur over the lifespan of a plant organism—from germination until the plant's first sex expression. This latter feature is only possible when the plant has developed a minimal essential morphological structure, i.e. structural maturity ("ripeness to flower", Klebs, 1918). We will tap the information collected in this study to characterize the minimal morphological structure in *Rubus alceifolius* according to different mature plant structures.

III-2.4.1. Development of *Rubus alceifolius* to structural maturity in lowland areas

*Overview of *Rubus alceifolius* development*

Rubus alceifolius development can be summarized as follows (Baret *et al.*, 2003). After seed germination under an opening in the forest canopy, the plant forms a small vertical leafy axis with reduced development. The development of this first axis is followed shortly after by the formation of a new vertical axis from a lateral meristem located at the basal part of the axis (basitonic branching). This new axis has larger dimensions than the preceding previous axis, and so on. While the older shoots dry out, new self-supporting shoots with a vertical part and a more or less oblique part are formed from an increasingly larger stock. From a certain developmental stage, characterized by a relatively large stock with a well developed root system, a new shoot is formed by the plant and, after a self-supporting phase, reaches the top of the canopy. From there, its

growth direction changes, switching gradually from vertical to horizontal, representing an arched production part, with edification of flowering twigs (mesotonic branching). When the shoot reaches the mature stage, it expresses a new whole-organism potential, represented by a positive geotropism growth phase during which the apical meristem produces a supple axis which reaches the ground, forms roots and constitutes a new vertical axis. Following these different stages, Baret *et al.* (2003) indicated that *R. alceifolius* has a heteroblastic developmental pattern, midway between a bush and a liana.

Moreover, the results showed that this species taps the resources of the environment at the beginning of its development, i.e. high foliarization (the foliar component overrides the caulinary component) and an autotrophic stage is rapidly reached, whilst it 'explores' the environment at the adult stage, i.e. substantial axialization (the caulinary component overrides the foliar component) and autotrophy at a later stage.

Morphological markers of structural maturity

Structural maturity—examined according to the structure of a basitonic axis in a plant that has just reached maturity—is characterized by:

- Internodes that are relatively long in the basal and median parts (> 170 mm), and shorter in the distal part (> 135 mm);
- A high internodal pith diameter (> 6.1 mm) developing along the axis according to the same pattern noted for internode length;
- An internodal pith volume 1.5-fold lower in the basal part ($\approx 7034 \text{ mm}^3$) than in the distal part ($\approx 4732 \text{ mm}^3$);
- A relatively stable leaf shape (LN2/LN1 ratio ranging from 0.596 to 6.20) along the axis, with the leaves slightly more elongated in the terminal part of the axis;
- A relatively constant leaf thickness along the axis ($0.204 < 0.213 < 0.246 \text{ mm}$);
- A significantly higher specific leaf weight in the distal part than in the basal part ($1.19 \text{ g}\cdot\text{mm}^{-2}$ and $0.84 \text{ g}\cdot\text{mm}^{-2}$, respectively);
- A significantly lower leaf unit volume in the basal part as compared to the median and distal parts (1772 mm^3 , 3809 mm^3 and 3505 mm^3 , respectively);

Altitudinal variation: an architectural and morphometric analysis

- A low leaf unit volume/internodal pith volume, indicating a high degree of axialization (0.27 in the basal part of the axis; 0.62 in the median part and 1.10 in the distal part) (Table III-2.1).

The basitonic axes described in this study are repeat complexes with the same morphological and architectural development patterns as those described by Baret *et al.* (2003) for mature axes derived from sprouts. However, these basitonic axes are slightly less vigorous (in terms of internode length and pith diameter) than axes derived directly to sprout.

Our description of secondary ramification in *Rubus alceifolius* under lowland conditions provided supplementary data on the different basic morphological gradients *via* which the minimal morphological structure (which enables sex expression in *R. alceifolius*) develops. Structural maturity—studied on the basis of the structure of a mesotonic axis in a plant that has just reached maturity—is characterized by:

- A significantly shorter internodal length (138 mm in the basal parts, 97 mm in the distal parts) than noted on basitonic axes;
- An internodal pith diameter that steadily narrows from the base to the tip of an axis (6.0 mm, 5.31 mm and 3.95 mm for basal, median and distal parts, respectively);
- A 2.5-fold lower internodal pith volume in the basal part ($\approx 4377 \text{ mm}^3$) than in the distal part ($\approx 1612 \text{ mm}^3$);
- A significantly more elongated leaf shape along the axis (RL2/RL1 ranging from 0.653 to 0.568);
- An increasing leaf thickness along the axis ($0.262 < 0.285 < 0.290 \text{ mm}$);
- An increasing specific leaf weight along the axis ($1.13 < 1.34 < 1.40 \text{ g.mm}^{-2}$);
- A significantly higher leaf unit volume in the median part of the axis (5328 mm^3) as compared to the basal (3104 mm^3) and distal (3750 mm^3) parts;
- An increasing leaf unit volume/internodal pith volume ratio along the axis (0.96 in the basal part, 2.29 in the median part, and 4.52 in the distal part). Mesotonic axes were generally more foliarized than basitonic axes.

Altitudinal variation: an architectural and morphometric analysis

Figure III-2.3 shows variations in leaf and pith volumes, indicating that basitonic and mesotonic axes were not in the same structural state. Mesotonic axes with flower-bearing potential were generally more foliarized (mean leaf unit volume/pith volume ratio of 4.52 in the distal part of the axes) than basitonic axes (mean ratio 1.10), which are sterile but bear mesotonic axes. This difference was also observed with respect to the different parts of the axes (Table III-2.1). The chief function of mesotonic axes was to colonize the habitat. Changes in leaf and pith volumes along both of these types of axis (Fig. III-2.2 A and C) confirm these observations. Along mesotonic axes, leaf unit volumes were greater than pith volumes, and this trend was obvious quite close to the base of the axis. Conversely, pith volumes were much higher or very close to leaf unit volumes on basitonic axes. These same patterns were noted along main axes derived from sprouts, and axes bearing mesotonic ramifications were more foliarized than other areas on the same axis (ratio = 3.49, Baret *et al.*, 2003).

Through this initial analysis, we came up with an accurate definition of structural maturity in *Rubus alceifolius* on the basis of many traits analyzed in lowland habitats. Plants growing above 1100 m elevation are able to develop to structural maturity, but his elevation is too high for sex expression in these plants.

III-2.4.2. Structure of *Rubus alceifolius* in highland areas

No significant differences were detected when basitonic axes on plants growing in lowland and highland areas were compared, with respect to all studied morphological traits (Table III-2.1 and Figs. III-2.2 and III-2.3). However, differences were documented in a comparison of mesotonic axes formed at lowland and highland sites. Concerning leaves, their thickness and specific weight were much higher on highland mesotonic axes and significantly larger on the distal part of these axes (thickness: 0.435 mm versus 0.290 mm, surface mass: 2.12 g.mm⁻² versus 1.40 g.mm⁻²). Internode length and internodal pith diameter were slightly lower on mesotonic axes of highland plants. In contrast, the internodal pith volumes recorded in the basal part of lowland mesotonic axes were much higher than those noted in the basal part of highland mesotonic axes (4377 mm³ versus 2802 mm³). The leaf unit volumes documented in the basal part of mesotonic axes were similar at all sites (3104 mm³ versus 3222 mm³), whereas those of median

Altitudinal variation: an architectural and morphometric analysis

(5328 mm³) and distal (3750 mm³) parts of lowland mesotonic axes with flowering potential were much higher than those of highland mesotonic axes. Hence, the leaf unit volume/pith volume ratios noted in the basal and median parts of lowland mesotonic axes were higher than in those of highland plants. This trend was reversed in distal parts of these axes (4.52 at 500 m ASL; 3.24 at 1500 m ASL). Could these morphological differences account for the lack of flowering in the highlands?

A minimal structure is required to enable the development of sex expression, as demonstrated in many plants. In *Fagus sylvatica* L. (Fagaceae), the first flowering is associated with the formation of short growth units that include 11 cataphylls and 5 assimilating leaves (7 cataphylls and 3 assimilating leaves at the onset of the vegetative phase, Nicolini and Chanson, 1999). Similarly, in rye plants, flower initiation cannot take place before the plant has produced at least seven leaves (Purvis, 1934), regardless of the environmental conditions. In apple trees, Raimbault (1984) found that the appearance of the first flowers seemed to be linked with the tree's development of a number of nodes between the hypocotyl and a flower bud located on the main axis or on a lateral branch. Doorenbos (1955) pointed out that rhododendrons must grow to a minimal size before they are able to flower. Klebs (1918) discusses structural maturity ('ripeness to flower'), while Wareing (1959) mentions the 'size factor'. Sex is only expressed when a certain size has been reached (Lauri & Térouanne 1991, 1995), which can also be linked with a hypothetical balance established between the caulinary and leaf parts (Lauri, 1988, 1991). Lauri & Térouanne (1991, 1995) consider that the foliar component overrides the caulinary component (= foliarization), whereas when developing towards a more axialized metamer the caulinary component overrides the foliar component (= axialization). An association between flowering and foliarized structures is also described by Lauri (1991) in *Alstonia vieillardii* (Apocynaceae), who associates flower propensity with the foliarized metamer stage. In this species, flowering onset occurs when the formed axes revert to an original foliarized stage. This reversion cannot solely justify the expression of sexuality as young axes are well foliarized but sterile. Sexuality starts only when a certain dimensional level is exceeded (Lauri & Térouanne, 1991; 1995).

This trend also applies to *R. alceifolius* (Baret *et al.*, 2003), since the propensity to flower does not affect the axialized part (self-supporting part of a basitonic axe) at the

Altitudinal variation: an architectural and morphometric analysis

adult stage or the foliarized part formed at a young stage. To flower, meristems have to form metamers with a degree of foliarization close to the limit between the foliarized state and the axialized state (transition part of a basitonic axis), and with sufficient dimensions to induce flowering and ensure fruit development, as we noted in lowland areas.

For *R. alceifolius*, flower-bearing axes likely can only develop when the leaf unit volume/pith volume is above 0.9 at the base of mesotonic axes and above 4 in the distal part. These conditions were not completely fulfilled for highland mesotonic axes. There were minor significant variations between lowland and highland mesotonic axes. However, as the range of these variations was quite narrow, they were probably not directly responsible for the absence of flowering in highland plants. The present results indicated that the morphological structure of highland mesotonic axes was relatively close to that of the same axes in lowland plants, since the morphological markers did not reveal any marked differences between axes (basitonic or mesotonic) according to the elevation of the sites where the plants were growing. The lack of flowering in highland plants therefore could not have been due to an inability to develop a sufficient structure to enable sex expression, i.e. the highland plants monitored seemed to be potentially mature. Environmental conditions—assessed over an elevation gradient—undoubtedly had an impact on the reproductive success of *Rubus alceifolius*. Although exogeneous factors did not seem to have a limiting effect on certain functional phases that determine the architectural development pattern in *Rubus alceifolius*, they clearly reached later development stages, e.g. *Rubus alceifolius* developed normally in highland areas, and environmental impact on functioning mechanisms directly affected flower induction. Kozlowsky (1971) and Kramer & Kozlowsky (1979) considered that environmental factors could control the initiation of floral primordia after the plant has reached the maximum size required for flowering. The presence or absence of some exogeneous factors therefore must have an impact at high elevation and hamper flowering in plants even though they are potentially mature.

Certain conditions (structural maturity, sufficient nutrient reserves, exogeneous stimuli associated with vernalization, degree-days, photoperiodism, etc.) are required for full sex expression (from flower induction to the development of ripe fruit and seeds). All of these conditions are necessary, but each condition separately is not sufficient to ensure a plant's

Altitudinal variation: an architectural and morphometric analysis

reproductive success. Indeed, all of these conditions must be met during plant development and the absence of one element could result in complete or partial reproductive failure. Flowering could still occur despite the fact that some of these essential conditions have not been fulfilled, as demonstrated by Chouard (1950, 1962), who conducted experiments that led to incomplete flower formation after various stimuli were applied to juvenile and mature plants. Another example concerns the neotenic flowering phenomenon, i.e. when flowering occurs at the germination stage, a phenomenon that is related to previous links between the seed and the mature organism that produced it, as observed in *Phyllanthus amarus*, but also in some young mammals with early expression of secondary sexual traits (Bancilhon, 1969). These individuals cannot, however, bear fruit or seeds. This could be explained by the fact that a plant at the germination stage is not structurally equipped to maintain a reproductive organ—the complete reproductive cycle can only succeed later, once the plant has developed a suitable structure. In *Rubus alceifolius* plants growing in highland areas, the opposite situation seems to prevail, i.e. the plants are potentially mature, but certain stimuli are not arrived.

In conclusion, certain specific conditions must be met to enable *Rubus* plants to complete their reproductive cycle to the flowering phase. The plant organism has to benefit from development dynamics that will ensure the formation of a structure with specific size and organization features that will in turn be capable of forming a flower-bearing axis. Once this level is reached, flowering will only occur if all other conditions have been fulfilled, and this is likely related to the trophic state of the plant as it grows in an environment generating certain stimuli. This latter aspect requires further investigation to determine the reasons behind the lack of flowering in highland areas.

III-2.4.3. Environmental parameters that could hinder *R. alceifolius* flowering in the highlands. (Météo France rainfall and temperature data)

Climatic conditions change rapidly with elevation in Réunion because of the mountainous landscape on this island. Temperature is probably the main factor that varies with elevation and controls the reproductive success of *R. alceifolius*. Baret *et al.* (submitted) showed that flower, fruit and seed production are negatively correlated over

an increasing elevation gradient. Variations in the degree-days parameter could explain the non-fruiting of *Rubus* according to elevation. The cumulation of temperatures (degree-days) during the growth and fruiting seasons is known to have an impact on the phenological development of many plants (e.g. Mall *et al.*, 2000). Luminosity also certainly plays a role in *R. alceifolius* fruit production since in native forests Baret (1999) observed that only fruiting branches of *R. alceifolius* extend above the dominant tree layer when the plant is growing in the shade. Phelouzat & Levacher (1981) and Phelouzat (1982) also considered that luminosity is the main factor limiting *R. fruticosus* fruit production. Moreover, it is often cloudy over mountain forests ('cloud forests'). Clouds could therefore be responsible for luminosity variations in highland areas. Ashby (1948), Ashby & Wangerman (1950), and Njoku (1956, 1957, 1958) considered that temperature and mineral nutrition affect leaf development but do not have a major impact on luminosity. Since both of our study sites were relatively close, photoperiodism is likely not a limiting factor of fruiting in *Rubus alceifolius* plants in Réunion. The eastern coastal region receives heavy rainfall (annual mean > 3300 mm), so water stress could not be a factor that would keep plants growing above 1100 m elevation from fruiting.

These different environmental parameters could have an impact when axes with flower-bearing potential are first forming. Hudson (1959), Williams (1959, 1960) showed that cool temperatures combined with short daylength promotes the formation of flowering axes in *Rubus idaeus* by breaking the dormancy of initial buds. Barnola (1970) confirmed these results and distinguished them from those obtained in a study on *Rubus fruticosus* (Barnola, 1971), where flowering axis development was found to be promoted by the onset of high temperatures. Wareing (1959) also considered that daylength and temperature are important factors with respect to the transition from a vegetative to a flowering stage.

Brulfert (1965) suggested that plants will develop structures midway between vegetative and flowering if there is an insufficient induction stimulus (length of exposure to ecological factors, leaves of different ages, etc.). For some authors (Lee & Richards, 1991), heteroblastic development is considered to be under the intrinsic control of the plant, while environmental factors can only affect differentiation progress, but do not alter the plant's natural tendencies. Some extent of differentiation is always

required for initial flower formation (Barthélémy 1988). This was confirmed by the results of the present study, which showed that the types of structures developed are the same at low and high elevations, whereas their expression (especially flowering) does not occur in highland environments. External factors can affect the rate of expression of morphogenetic movement, while also affecting the magnitude of this expression by allowing (or not) total expression of the plant's morphogenetic potential (Barthélémy 1988). In *Rubus alceifolius*, environmental factors could therefore be responsible for its inability to flower and fruit in areas over 1100 m ASL by keeping mesotonic axes from reaching structural maturity.

III-2.5. Conclusion and Prospects

Morphological factors noted in *R. alceifolius* enabled us to define the minimal structure required for sex expression in lowland areas. Mesotonic axes seem to achieve structural maturity in the highlands but sex expression does not occur. Hence, it would be necessary to investigate non-structural factors in order to gain insight into the species' inability to fruit in the highlands. Climate factors, especially variations in temperature and degree-days, could have a relatively important role with respect to flower inhibition in habitats above 1100 m elevation. Since fruiting is negatively correlated with increasing elevation in this species (Baret *et al.*, submitted a), climatic variations should be monitored at different elevations relative to fruiting and flowering rates at different sites.

Abstract

The inability of fruiting above 1100 m a.s.l. is an important characteristic of *Rubus alceifolius* Poiret, an invasive bramble. A previous study has shown that this species goes through five developmental stage from the germination to the development of an adult shoot capable of fruiting. Main morphological gradients and the structural differentiation threshold that a plant must exceed to achieve sex expression can be revealed by describing a plant's sequence of development on the basis of various morphological descriptors. This threshold reflects a minimal morphological structure and structural maturity level required for sex expression, which could be defined according to morphological or anatomical traits. The inability to reach this structural maturity threshold is a common explanation for the lack of sex expression. In this study, we explored this threshold by describing axes at two different altitude (500 vs. 1500 m) following two different axe types (mesotonic and basitonic). Mesotonic axes can fruit on lowland, other axes are only vegetative. The morphological factors noted in *R. alceifolius* enabled us to define the minimum structure required for sex expression in lowland areas. Mesotonic axes seem to achieve structural maturity in the highlands but sex expression does not occur. Although, few variation were observed between similar axes at two elevation sites, we suggest to investigate others factors than structure to gain insight into this species inability to fruit in the highlands. Climatic variations which could be play a role in this inability are also discussed.

Key words. *Rubus alceifolius* Poiret, Rosaceae, invasive bramble, architecture, morphometric markers, metamer and primary structure approach, minimum structure, sex expression, altitude variation, Réunion island

Chapitre IV

Rôle des perturbations naturelles

IV-1. Impact du couvert forestier sur la distribution d'espèces exotiques envahissantes et effet de la taille de chablis forestiers sur la propagation de *Rubus alceifolius* Poiret, au niveau de la réserve naturelle de Mare Longue

IV-1.1. Introduction

De nombreux auteurs ont montré que le succès d'une invasion est un processus qui résulte de l'interaction entre les traits d'histoire de vie et les conditions du milieu (Crawley, 1987; Noble, 1989; D'Antonio, 1993; Hobbs & Humphries, 1995). Les perturbations qui peuvent détruire les communautés animales et végétales en place et modifier sévèrement les conditions d'un habitat, sont reconnues aujourd'hui comme un processus clef dans la dynamique des invasions biologiques (Vitousek *et al.*, 1996; Horvitz *et al.*, 1998; Levine, 2000). Les chutes d'arbres au sein d'une forêt constituent le principal mode de perturbation endogène qui permet le maintien de la diversité (Blondel, 1969). Ainsi, les forêts matures, en apparence à l'équilibre, sont en fait constituées d'une mosaïque de massifs qui traduisent les épisodes des perturbations passées (Denslow, 1987; Withmore, 1989). Un système forestier peut-être divisé en 2 zones distinctes: celle constituée de chablis (ou trouée forestière) et celle n'en possédant pas (Lieberman *et al.*, 1989). Des comparaisons entre ces 2 types de zones montrent que les paramètres de l'environnement physique (la lumière, par exemple) diffèrent fortement entre milieu ouvert (chablis) et sous-bois forestier (Lieberman *et al.*, 1989). Trois phases principales (ouverture, reconstruction et fermeture de la canopée) ont été reconnues dans le cycle de régénération des forêts (Watt, 1947).

Un tel régime de perturbation endogène dans les îles tropicales océaniques est exacerbé par l'impact de perturbations exogènes comme les cyclones (Strasberg, 1995; Vitousek, 1996).

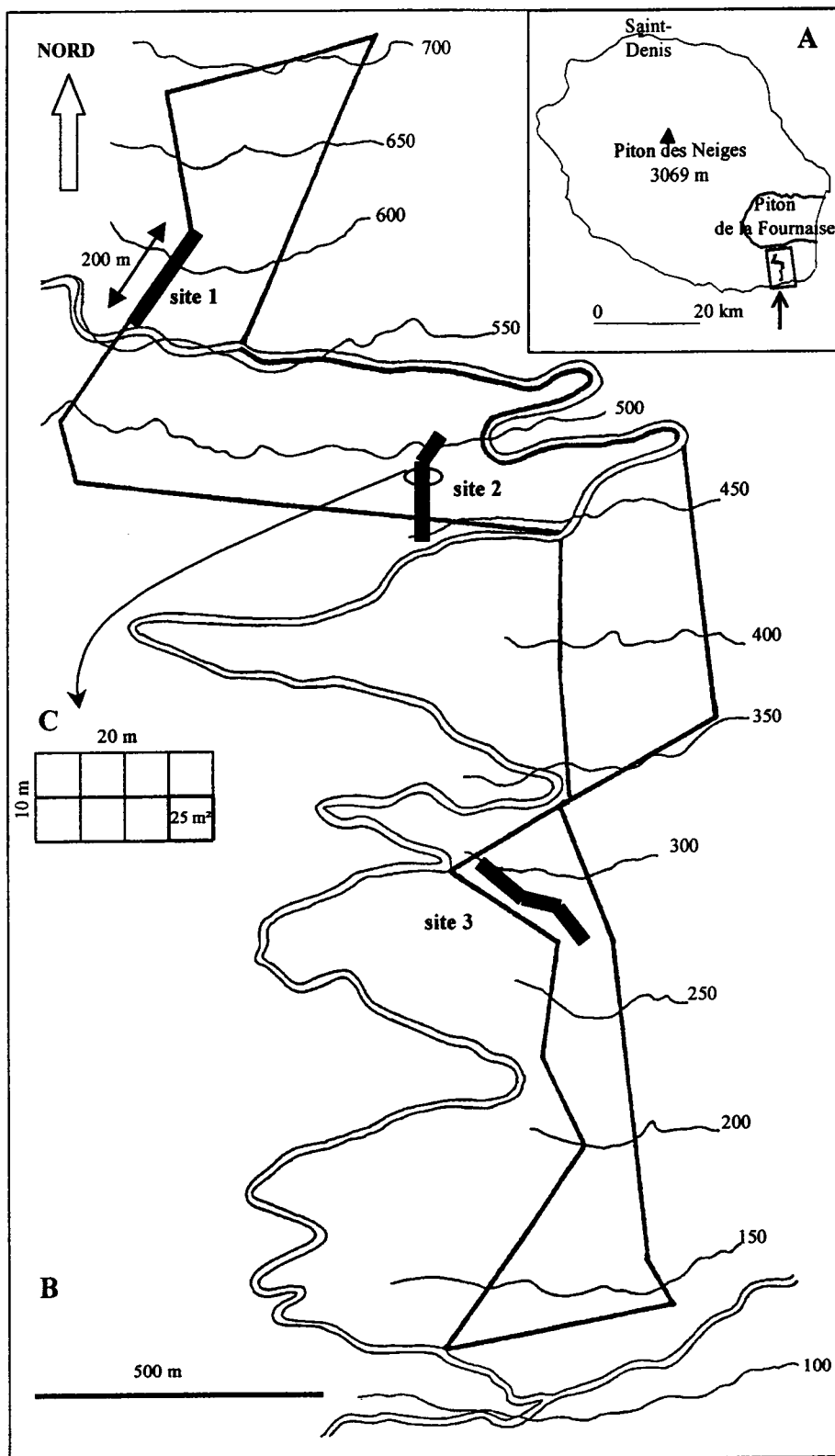


Figure IV-1.1. Localisation du lieu d'étude (A) et des différents sites étudiés au niveau de la réserve de Mare Longue (B). Trois transects, chacun de 200 m de long, ont été effectués à différents niveaux de la réserve. Le long de chaque transect, tous les 10 m et sur une parcelle de 200 m² que nous avons divisé en 8 quadrats de 25 m² (C, soit un total de 4000 m² par site et de 12 000 m² sur l'ensemble de la réserve), nous avons inventorié les espèces exotiques en fonction du degré d'ouverture du milieu, la présence et l'abondance des espèces exotiques ont été décrits par unité de surface de 25 m² (C).

Néanmoins, peu d'études se sont intéressées à l'interaction entre le régime des perturbations et la dynamique d'invasion d'espèces introduites, au sein de ces écosystèmes. Il est généralement admis par de nombreux auteurs que les espèces exotiques sont capables d'envahir des écosystèmes insulaires sans perturbation (Fosberg, 1983; Vitousek, 1988; Mueller-Dombois & Loope, 1990; Kell, 1997; Fritts & Rodda, 1998). Nous nous proposons d'examiner plus en détail cette hypothèse, au niveau d'une forêt tropicale humide des Mascareignes, en tentant de répondre à la question suivante: la dynamique d'invasion est-elle dépendante des événements de perturbations?

Pour y répondre, nous avons, (1) mesuré la fréquence et l'étendue des ouvertures créées lors de chablis au niveau de 3 sites d'une forêt tropicale humide, (2) établi une mesure précise de la biomasse de la canopée (LAI) et des différentes variables décrivant le degré d'ouverture du milieu, (3) testé la relation entre ouverture de la canopée, abondance des plantes introduites et taux de germination de *Rubus alceifolius*, plante très envahissante au sein de cet habitat.

IV-1.2. Matériel et Méthodes

IV-1.2.1. Site d'étude

L'étude a été réalisée à la Réunion, île d'origine volcanique située dans le sud-ouest de l'Océan Indien (21°06' S, 55°32' E). D'une superficie de 2512 km², cette île est formée par la juxtaposition de 2 complexes volcaniques: le Piton de La Fournaise (2631m), l'un des volcans les plus actifs au monde, et le Piton des Neiges (3069m), un ancien volcan, éteint depuis 10 000 ans (Chevalier, 1979; Bachelery, 1981). Le relief détermine considérablement le climat de l'île. Ainsi, durant l'hiver (Mai-Octobre), les alizées (vents traversant l'Océan Indien), arrivent au niveau du front montagneux de la Réunion chargés d'humidité, générant des précipitations importantes sur la côte est et sud-est de l'île pouvant atteindre jusqu'à 8000 mm/an, au niveau de quelques sites (Robert, 1986). C'est dans cette zone de l'île, plus exactement dans la réserve naturelle de Mare Longue que l'étude s'est déroulée (Fig. IV-1.1A). Cette réserve est constituée de 68 ha de forêt humide de basse altitude localisée sur les pentes sud du massif du Piton de la Fournaise.

La station météorologique de Saint-Philippe placée à 2 km de la réserve, enregistre 3855 mm de précipitations moyennes régulièrement réparties avec un minimum de 150-200 mm pendant les mois les plus secs (août-septembre). La température moyenne annuelle est comprise entre 19 et 20°C (Cadet & Figier, 1985). Le substrat de la réserve est constitué principalement par une coulée basaltique âgée d'environ 3 siècles (d'après Bory de St-Vincent, 1804). Le relief est constitué de pentes pouvant atteindre 50%. Le sol sur la coulée est limité à des poches de terre humifère dans les dépressions, fentes et anfractuosités.

IV-1.2.2. Matériel biologique

Rubus alceifolius Poiret (Rosaceae), ronce originaire du sud-est asiatique, est reconnue comme l'une des espèces les plus menaçantes pour les écosystèmes naturels réunionnais (MacDonald *et al.*, 1991). Introduite dans les îles Mascareignes aux alentours de 1850 (Jacob de Cordemoy, 1895; Cadet, 1977), cette espèce prolifère sur la côte est et sud-est, depuis le bord de la mer jusqu'à 1700 m d'altitude. Introduite et devenue une mauvaise herbe menaçante au Queensland (Australie) et dans d'autres îles de l'Océan Indien (Maurice, Mayotte, Madagascar), cette plante a fait l'objet d'une étude génétique récente qui laisse supposer qu'elle est présente à la réunion sous la forme d'un simple clone particulièrement bien adapté aux conditions des habitats colonisés (Amsellem *et al.*, 2000).

IV-1.2.3. Les transects effectués

Trois sites à différentes altitudes de la réserve ont été retenus (280 m, 475 m et 575 m; Fig. IV-1.1B). Chacun de ces sites a été parcouru le long d'un transect de 200 m de long. Le long de chaque transect, tous les 10 m et sur une parcelle de 200 m² que nous avons divisé en 8 quadrats de 25 m² (Fig. IV-1.1 C; soit un total de 4000m² par site et de 12 000 m² sur l'ensemble de la réserve), nous avons inventorié les espèces exotiques en fonction du couvert végétale: chablis ou sous bois forestier.

IV-1.2.4. Les dimensions du chablis

La longueur de l'axe le plus long et la largeur la plus grande ont été mesurées entre 2 et 5 m du niveau du sol. Cette technique, nous a permis d'évaluer, à travers le calcul de la surface d'une ellipse, celle du chablis (Runkle, 1982). Cette surface, donnée par la formule suivante: $\pi \cdot (\text{longueur} / 2) \cdot (\text{largeur} / 2)$ a été récemment utilisée par Ott & Juday (2002). Chacun des chablis observé sera décrit plus précisément: longueur, largeur, surface, orientation, pente et hauteur de la végétation avoisinante seront indiqués.

IV-1.2.5. Les mesures d'indice foliaire (LAI) au sein des chablis

Afin d'établir la relation entre LAI et structure du chablis, nous avons sélectionné 6 trouées de dimensions différentes, 1 site en sous-bois forestier et 1 autre en milieu ouvert (le tout au voisinage du site 2 de la réserve). Chaque chablis a été caractérisé par des mesures de LAI (Leaf Area Index). Les données ont été récoltées à l'aide d'un instrument portable, récemment mis au point par Cournac *et al.* (2002). Particulièrement adapté en milieu tropical, cet appareil permet, grâce à une photorésistance et un 'fish-eyes' optique, de mesurer la lumière transmise au-dessous de la canopée. Ces auteurs montrent que des variations de la lumière incidente (liées aux conditions du temps ou à la présence de nuage) peuvent être corrigées par une seconde mesure prise simultanément au niveau de chacun des sites étudiés. Ainsi, avec une formule empirique, cette technique de mesures de LAI donne des valeurs approximativement identiques à celles obtenues avec un LAI2000 (appareil généralement utilisé, plus lourd et difficile à manipuler sur le terrain). Bien que ces mesures de LAI correspondent à des mesures de biomasses, elles donnent une idée du degré de luminosité qui est dépendant du volume foliaire situé au-dessus.

Dans chaque chablis, des mesures de LAI ont été effectuées du centre vers l'extérieur, le long de 8 rayons espacés de 45°, soit 17 mesures pour chacun des chablis (1 mesure au centre du chablis et 2 par rayon, en bordure du chablis et 5 m à l'intérieur). Ces mesures ont été réalisées à différentes dates au cours du temps, en juillet 2000, juillet 2001, en janvier 2002 (une semaine après le passage du cyclone Dina) et en mars (1 mois et demi après).

Tableau IV.1.1. Proportions des chablis et de la forêt au niveau des différents sites.

sites	Nombre de chablis	Surface des chablis (m ²)	Surface de la forêt (m ²)	Total (m ²)	%
1	8	124.1	3875.9	4000	3.10
2	14	356.8	3643.2	4000	8.92
3	10	193.7	3806.3	4000	4.84

Le cyclone tropical intense 'Dina' est passé sur l'île de la Réunion les 23 et 24 janvier 2002. Il a généré des vents ayant atteint les 277 km/heure dans les hauts de l'île (Maïdo). Malheureusement, pour des problèmes techniques, la station météorologique située dans la région de Mare Longue n'a pu fournir les données.

Des cartes de LAI ont alors été construites pour les 6 chablis et 2 témoins (milieu ouvert et sous-bois), à chacune de ces dates. Une extrapolation des mesures de LAI a été effectuée à l'aide du logiciel Sigmaplot 4.0 (SPSS, Inc). Un graphique 3D a alors été réalisé en utilisant un arc-en-ciel de couleurs en relation avec les valeurs obtenues positionnées dans l'espace (rouge pour les valeurs les plus faibles, violet pour les valeurs les plus fortes). Les cartes ont été construites par visualisation des couleurs 3D prises au zénith.

IV-1.2.6. Le cas de *Rubus alceifolius*

Pour estimer le potentiel envahissant de *Rubus alceifolius* Poiret, nous avons évalué (1) sa présence en fonction de son stade de développement, à l'intérieur de chacun des chablis observés, (2) son taux de germination en fonction de la taille des chablis (localisés au niveau du site 2).

- (1) Pour tester, l'impact des différents stades de développement de *R. alceifolius* en fonction du degré d'ouverture du milieu et des sites, nous avons effectué un test du Chi-carré entre 3 variables: site (3 sites localisés à différentes altitudes), ouverture du milieu (canopée ouverte ou fermée) et stades de développement (stades plantule, intermédiaire et adulte fructifère).
- (2) Pour mesurer le taux de germination (expérimentation en juillet 2001), nous avons calculé la proportion de graines de *R. alceifolius* capable de germer en fonction du degré d'ouverture du milieu. Six chablis de différentes tailles, 1 site en sous-bois forestier et 1 autre en milieu ouvert ont été choisis (ces différents sites correspondent à ceux caractérisés par des mesures d'indices foliaires). Nous avons ensuite placé 100 graines au milieu de chacun des sites. Les graines sont réparties par groupe de 25 dans 4 bacs différents. Elles proviennent de fruits récoltés en mars-avril 2001, au niveau de 2 peuplements de *R. alceifolius* présents à proximité qui seront décrits dans le chapitre suivant.

Mare Longue: impact du couvert forestier

Tableau IV-1.2. Caractéristiques des différents chablis observés au niveau des 3 sites d'études localisés dans la réserve naturelle de Mare Longue: surface, orientation, pente, hauteur de la canopée avoisinante et causes du chablis (arbres déracinés, décimés, coupés ou branches tombées au sol).

Site	Surface	Orientation	Pente	Hauteur	Nombre d'arbres déracinés	Nombre d'arbres décimés ou coupés	Nombre de branches
1	43	NWW	5	20	2	3	
1	25		0	22	2	2	1
1	25	SW	20	15	2		
1	8	SSW	20	15		1	1
1	5	SSE	10	12		1	
1	4	SSE	5	12		1	
1	4	SSW	20	22		1	2
1	2	SSE	5	12		1	
2	471	SSW	15	20	5	5	
2	471	SSE	10	25	4	4	
2	236	S	10	20	3	2	
2	79	SSE	5	20	4	3	3
2	67	SWW	0	22		2	1
2	38	SW	15	20	1	2	
2	24	S	10	20		2	
2	22	SSE	15	25		2	
2	20	SE	35	22	1	3	
2	16	SSE	15	20	3	1	
2	14	SE	5	20			3
2	8	SSE	15	30		2	1
2	5	EES	30	15		2	
2	4	SSW	10	20	1	1	
3	79	SW	20	25	1	2	
3	39	SSW	20	25	3		1
3	22	SSW	10	20		2	
3	19	SW	10	22		1	
3	16	SSW	10	22	1		
3	12	SSW	5	25	1	1	
3	12	SSW	15	20	1	2	1
3	12	SW	5	25		2	
3	8	SW	10	20		1	1
3	5	SSW	30	20		1	

Du fait de la forte dormance tégumentaire présente chez les espèces appartenant au genre *Rubus* (Marks, 1983), les graines ont été préalablement scarifiées (20 graines non scarifiées ont également été placées et ont servi de témoins) suivant le protocole employé par Amsellem (2000). Ce protocole consiste à faire tremper les graines dans de l'acide sulfurique à 95% pendant 45 minutes.

Tous les 2 jours et pendant une période de 3 mois, le nombre de germinations est compté au niveau de chacun des sites.

IV-1.3. Résultats

Au niveau des 3 sites d'études, les surfaces occupées par la forêt et les chablis sont précisées dans le tableau IV-1.1. Trente deux chablis ont été repérés sur les 12000 m² décrits, ce qui correspond à une moyenne de 26.7 chablis/ha. La surface occupée par ces chablis varie entre 3.10 % (pour 8 chablis) au niveau du site 1, 8.92 % (pour 14 chablis) au niveau du site 2 et 4.84 % (pour 10 chablis) sur le site 3.

IV-1.3.1. Caractéristiques des Chablis

La surface moyenne occupée par les chablis au sein des 12000 m² prospectés est de 674.6 m², ce qui correspond à 5.62% de la surface de la forêt.

Les chablis sont tous orientés vers le sud avec des variations entre le sud-est et le sud-ouest (Tableau IV-1.2). La pente varie entre 0 et 35 % en fonction des différents chablis prospectés (moyenne de $12.8 \pm 1,5$ %). La hauteur de la végétation autour des chablis varie entre les sites: 16.25 m (± 4.43) pour le site le plus haut, 22.44 m (± 4.38) au niveau du site intermédiaire et 22.40 m (± 2.37) pour le site localisé à la plus basse altitude.

Les causes de la création des chablis sont indiquées dans le tableau IV-1.2. Ces ouvertures du milieu sont donc formées généralement soit par des troncs d'arbres décimés ou coupés (53 individus, dont au moins 1 est observé dans 87.5 % des chablis) soit par des arbres déracinés (35 individus, dont au moins 1 est observé dans 50 % des chablis). Le nombre de branches (15) doit certainement être sous évalué du fait de leur dégradation plus rapide par les microorganismes.

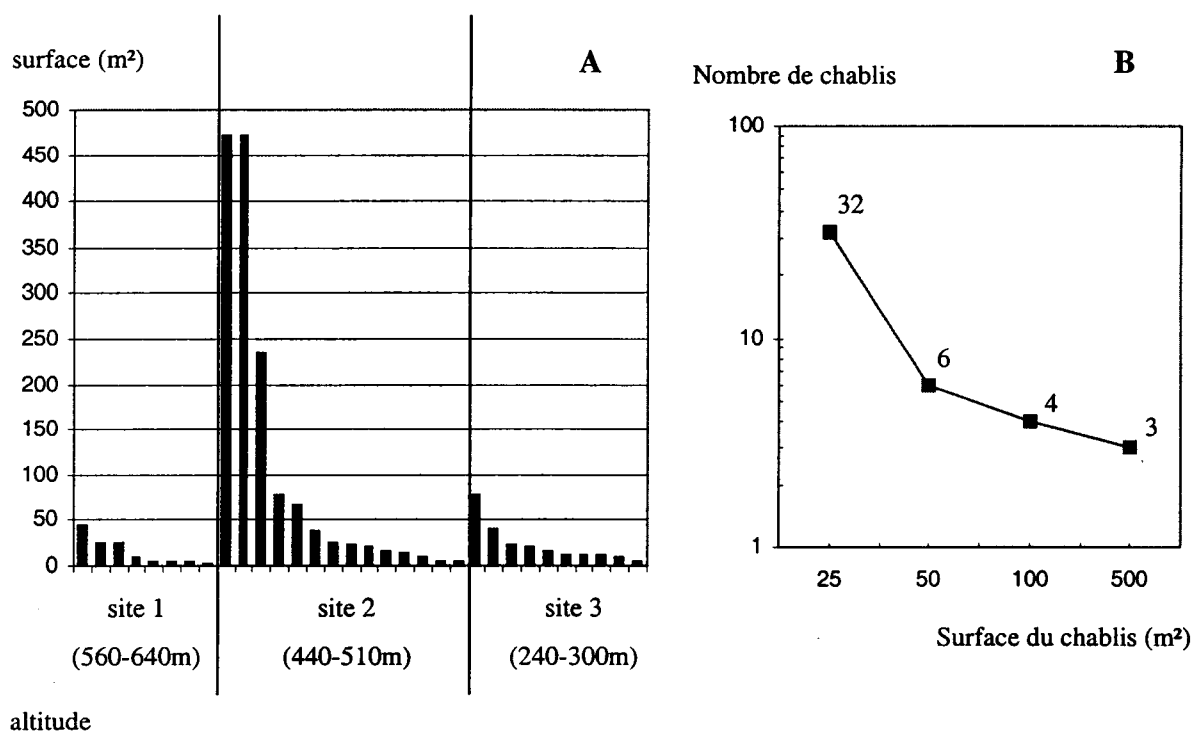


Figure IV-1.2. A. Répartition et surfaces occupées par les différents chablis (trouées forestières) au niveau des différents sites de la réserve. B. Nombre de chablis observés par tranche de surface sur l'ensemble de la réserve suivant une échelle logarithmique. 32 ont une superficie supérieures à 25 m², 6 > à 50 m², 4 > à 100 m² et 3 > 500 m².

Les grands chablis sont moins fréquents que les petits. Seulement 3 chablis de surface supérieure à 100 m² ont été observés et ne sont présents qu'au niveau du site 2 (Fig. IV-1.2A et IV-1.2B).

IV-1.3.2. Variation des chablis et impact du cyclone

La Figure IV-1.3 montre les variations de luminosité au niveau des 6 chablis de différentes tailles, du site ouvert et de celui localisé en sous-bois. Ces mesures n'ont pas dévoilé de différences importantes entre les 2 années (juillet 2000 et juillet 2001), excepté au niveau du milieu ouvert où une fougère arborescente s'est développée entre les 2 années. Contrairement à ces premières observations (LAI moyen en sous-bois de 4.77 ± 0.12 , n=28), les données de LAI obtenues après le passage du cyclone Dina sont différentes. En effet, les mesures de LAI sont plus faibles juste après le passage du cyclone (LAI moyen en sous-bois de 3.03 ± 0.11 , n=28). Par contre, les valeurs de LAI prises 1 mois et demi après (LAI de 4.51 ± 0.08 , n=28) redeviennent très proches de celles observées en juillet.

IV-1.3.3. Répartition des plantes exotiques

11 espèces exotiques ont été observées dans la zone prospectée. Parmi celles ci, *Rubus alceifolius* apparaît comme la plus abondante. Cette espèce occupe préférentiellement les chablis (Fig. IV-1.4A). Avec 330 m² de surface, *R. alceifolius* occupe 2.75% de la forêt (/12 000m² étudiés). 68.1 % de la surface occupée par cette espèce se trouve au niveau du site 1 (entre 560 et 640m, Fig. IV-1.1), 31.9% au niveau de la zone 2 (440-510m). Elle n'est pas présente dans la partie basse (270-300m). Une répartition plus détaillée des autres espèces exotiques est présentée en Fig. IV-1.4B. Dans un ordre d'abondance décroissant ces espèces exotiques sont: *Psidium cattleianum* (0.21%), *Diospyros digina* (0.20%), *Rubus rosifolius* (0.11%), *Litsea glutinosa* (0.03%), *Boehmeria macrophylla* (0.02%), *Clidemia hirta* (0.01%), *Ardisia crenata*, *Artocarpus heterophyllus*, *Begonia cucullata*, *Citrus aurantium* (les 4 dernières espèces occupent moins de 0.01% de la surface des sites prospectés).

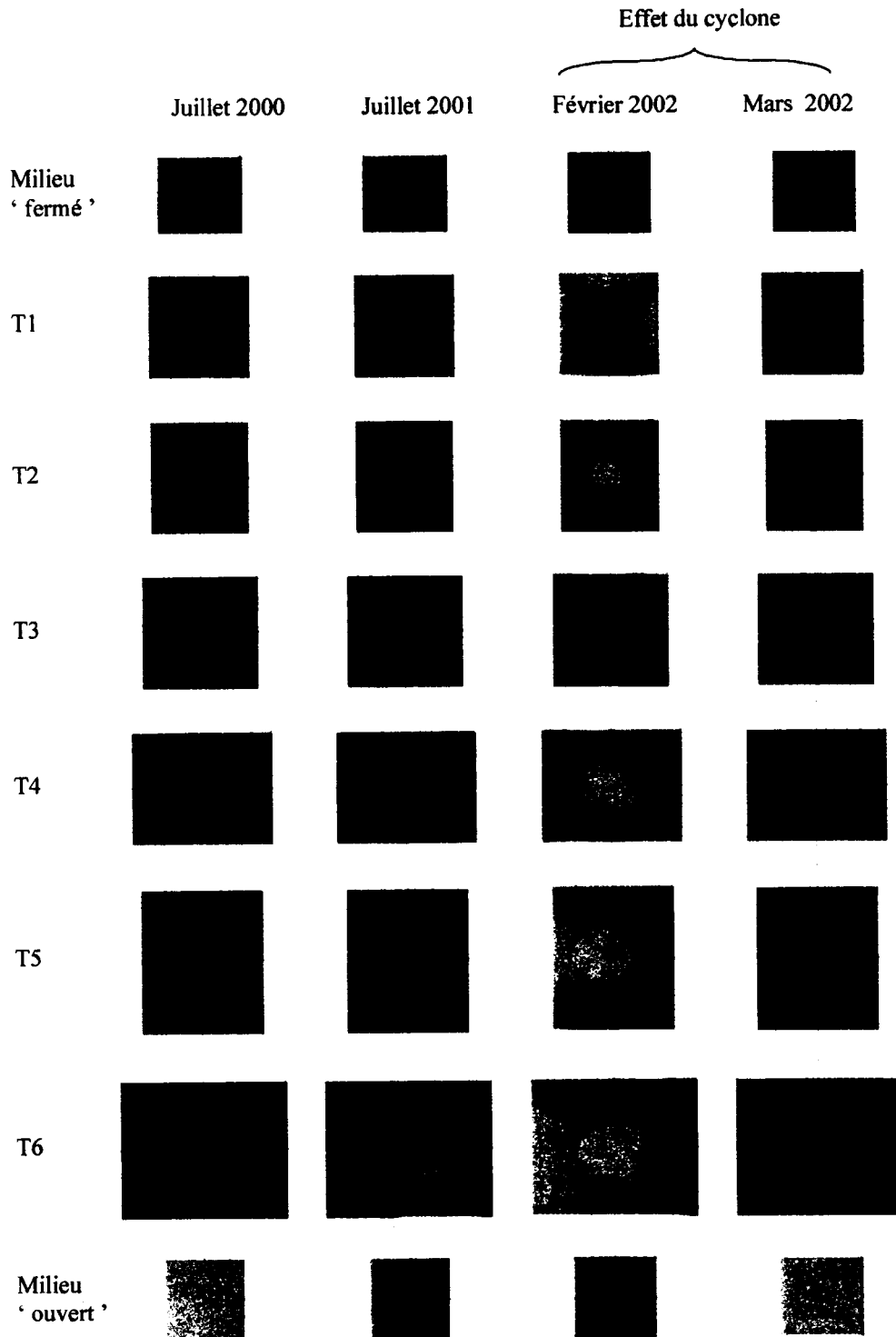


Figure IV-1.3. Variation du couvert forestier au cours du temps pour les différents chablis et site observé (milieu ouvert et sous-bois forestier). Une extrapolation de la mesure des LAI a été effectuée à l'aide du logiciel Sigmaplot 4.0 et a permis de créer des cartes de couleurs corrélées aux valeurs de LAI (rouge pour les valeurs faibles et violet pour les valeurs plus élevées). Ces cartes donnent une idée du couvert végétal au niveau de chacun des sites observés.

Parmi ces espèces, certaines sont présentes en plus grande majorité au niveau du sous-bois forestier (*Psidium cattleianum*: 0.21% de la surface totale prospectée et *Litsea glutinosa*: 0.03%) ou exclusivement en sous-bois (*Diospyros digina*: 0.20% des 12000 m² étudiés mais uniquement dans la partie basse, site 3, sous la forme d'une tache monospécifique) (Fig. IV-1.4B). *Rubus rosifolius* recouvre 0.11% des 12000 m². Cette dernière espèce est localisée uniquement au niveau du site 2 (440-510m) et en grande majorité au niveau de chablis forestiers.

IV-1.3.4. Le cas de *Rubus alceifolius* Poiret

Nos résultats, analysés par un test de Chi-carré (Tableau IV-1.3) montrent que la présence de *R. alceifolius* est significativement plus importante en milieu ouvert (chablis) qu'en sous-bois forestier (Fig. IV-1.4A; $P < 0,0001$, $\chi^2 = 30,31$). Cette espèce est également significativement plus abondante au niveau des sites 1 et 2 puisqu'elle est absente du site 3. Les stades de développement de *R. alceifolius* diffèrent significativement avec le milieu. Très peu de plantules sont observées ou uniquement en sous-bois forestier, à proximité de chablis.

Rubus alceifolius était présente dans les plus grands chablis recouvrant généralement la totalité ou une part importante de ceux-ci (Fig. IV-1.5). Un test de Pearson indique une corrélation positive entre la surface des chablis et l'abondance de *R. alceifolius* ($F = 0.9820$; $P < 0.0001$).

Pour les graines de *R. alceifolius* placées dans des chablis de différentes tailles, un site de sous-bois et un autre de milieu ouvert, les germinations ont été suivies de juillet à septembre 2001. Les premières ont été observées 14 jours après mise en place des bacs contenant les graines au niveau du milieu ouvert et 33 jours après au niveau des chablis les plus grands. Les données montrent une corrélation de Pearson négative entre la taille des chablis et le taux de germination ($F = -0.9443$; $P < 0.001$; Fig. IV-1.6).

Surface occupée (m²)

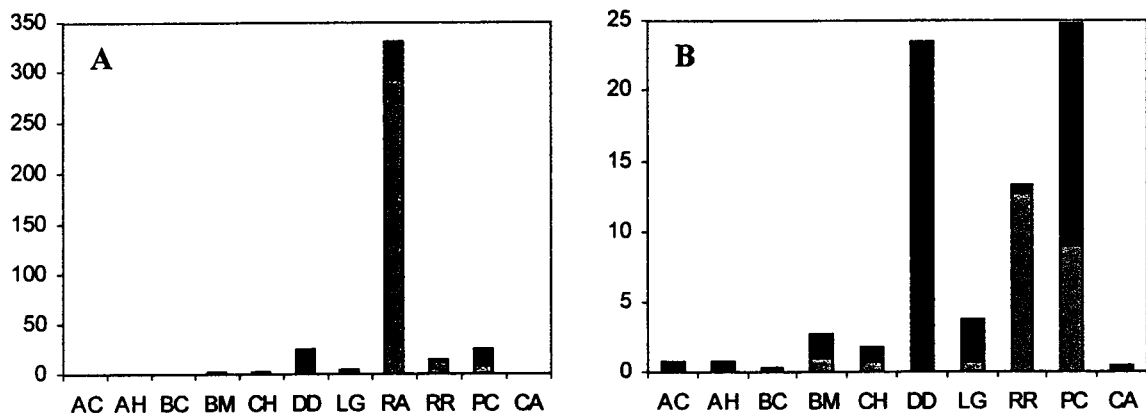


Figure IV-1.4. Surface occupée (à 2 échelles différentes) par les différentes espèces exotiques sur l'ensemble de la zone d'étude. Les surfaces occupées par l'espèce au niveau des chablis (en clair) et du sous bois (en foncé) sont distinguées. En A toutes les espèces sont représentées, en B toutes les espèces exceptée *Rubus alceifolius* (RA). Les différentes espèces observées sont: AC: *Ardisia crenata*, AH: *Artocarpus heterophyllus*; BC: *Begonia cucullata*; BM: *Boehmeria macrophylla*; CH: *Clidemia hirta*; DD: *Diospyros digina*; LG: *Listea glutinosa*; RR: *Rubus rosifolius*; PC: *Psidium cattleianum*; CA: *Citrus aurantium*.

IV-1.4. Discussion

Pour des conditions homogènes de sol et de climat, l'hétérogénéité spatio-temporelle au sein des écosystèmes est créée par les perturbations. Une perturbation est un événement localisé et imprévisible qui endommage, déplace ou tue un ou plusieurs individus ou communautés, créant une occasion de colonisation pour de nouveaux organismes (Blondel, 1969). Cet auteur précise que les chablis sont les perturbations les plus régulières et les plus prévisibles parce qu'elles dépendent en grande partie de la démographie des arbres. Les arbres les plus grands deviennent vulnérables car ils offrent de la prise au vent et parce que l'âge entraîne un affaiblissement de leur enracinement (Touzet, 1983).

IV-1.4.1. Les chablis dans la forêt tropicale humide de basse altitude de Mare Longue

Le nombre moyen de chablis observé au sein de la forêt tropicale humide de basse altitude à la Réunion est de 26.7 chablis/ha. Cette fréquence est nettement plus élevée que celle de la forêt tropicale des îles du Barro Colorado (Panama). En effet, considérant toutes ouvertures de la canopée, Hubbell & Foster (1986) ont comptabilisé en moyenne 12 chablis/ha (sur les 50 ha prospectés). Les pentes plus importantes à la Réunion (entre 0 et 35% versus 10-20% pour les pentes les plus abruptes dans la forêt du Barro Colorado) associées à des précipitations abondantes pourraient, par des glissements de terrain, favoriser la création de ces chablis ou encore leur maintien dans le temps. Au sein de la réserve de Mare Longue, les petits chablis sont plus fréquents que les grands (Fig. IV-1.2). Ces distinctions sont courantes et relativement homogènes dans les autres forêts (Hubbell & Foster, 1986; Ott & Juday, 2002). La surface totale occupée par les chablis est de 5.62 % au niveau de la zone étudiée de la réserve naturelle de Mare Longue. Ces variations diffèrent de celles faites par Hubbell & Foster (1986) qui trouvent, dans les forêts du Barro Colorado, une surface occupée par les chablis de 2.99 % (au niveau de la strate 2-5 m).

Surface du chablis et
de *R. alceifolius* (m²)

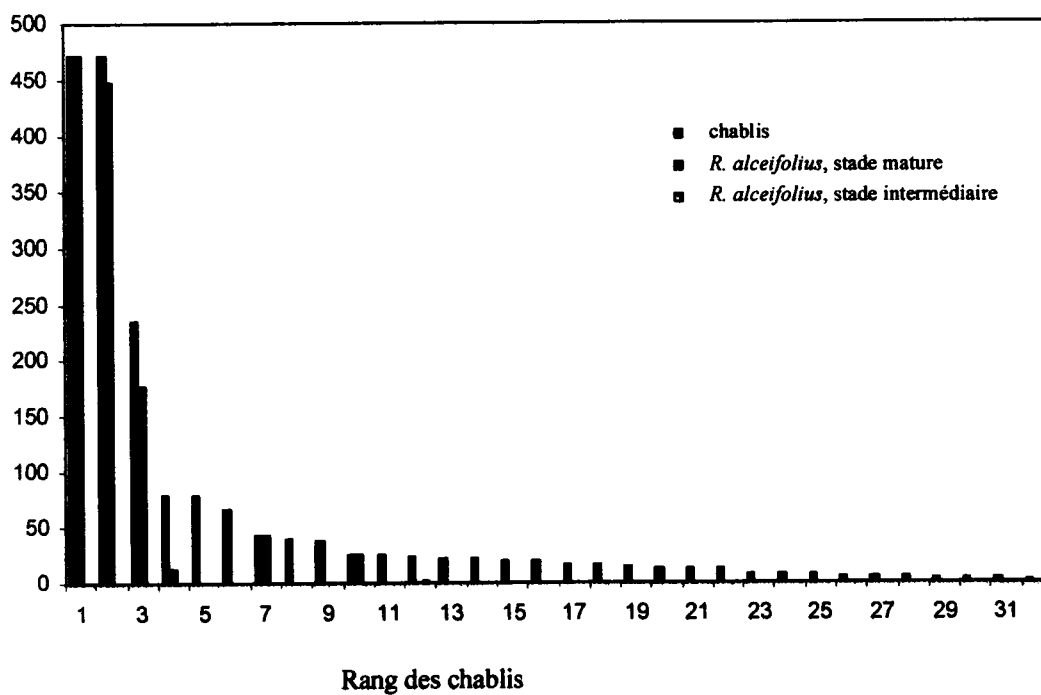


Figure IV-1.5. Surface occupée par les chablis et *Rubus alceifolius* Poiret au niveau de la réserve de Mare Longue (surface observée de 12000 m²). Le stade mature fructifère et le stade intermédiaire ont été distingués pour ce dernier.

Néanmoins, on peut remarquer que le rapport entre le nombre de chablis et la surface occupée par ces derniers est relativement proche entre les forêts de Mare Longue (rapport = 4.9) et celles du Barro Colorado (4.0). Nous avons pu noter que la majorité des chablis était liée à de nombreux arbres mourant par rupture du tronc (observation au niveau de 87.5 % des chablis) certainement au cours de violents orages plutôt que par déracinement (observé dans 1 chablis sur 2, Tableau IV-1.2). Hubbell & Foster (1986) montrent également que de nombreux arbres meurent sur pied et restent verticaux, perdant progressivement leurs branches au cours du temps. La création de chablis est saisonnière dans de nombreuses forêts tropicales, avec une fréquence plus importante durant les mois pluvieux (Brokaw, 1982): les arbres mouillés sont plus lourds et moins aérodynamiques, le sol détrempé facilite leur déracinement. La saisonnalité dans la chute des troncs peut influencer un établissement avec succès de nouveaux arbres, qui va dépendre des capacités de dispersion et de germination des différentes plantes amenées à coloniser les chablis (Brokaw, 1982; Garwood, 1983).

Du fait des causes et circonstances variées intervenant dans la création des chablis, leur structure en sera d'autant plus diversifiée. En effet, la taille du chablis, sa forme, son orientation, la hauteur de la végétation alentour, et la végétation liée au débris des arbres et présente au niveau des chablis, vont être influencées par la lumière, la température, l'humidité et le régime des vents présents au niveau de chaque chablis (Denslow, 1980; Brokaw, 1985). La luminosité au niveau des chablis est plus forte en intensité, dure plus longtemps au cours d'une journée et est de qualité spectrale différente comparée à celle du sous-bois forestier. Les températures, au niveau du sol et de la couche d'air juste au-dessus, sont souvent plus élevées au niveau des chablis au cours de la journée et plus basses la nuit. L'humidité est souvent plus faible dans le chablis que dans la forêt alentour. Par contre, le contenu en eau du sol peut y être plus important du fait du nombre de racines plus faible et des pertes par évapotranspiration moins grandes (Lee, 1978). Les nutriments présents dans le sol au niveau des chablis sont enrichis dans certaines zones, du fait entre autre du pourrissement des arbres tombés (Hubbell & Foster, 1986). Ces nouvelles conditions du milieu peuvent-elles favoriser la dynamique d'invasion des espèces exotiques?

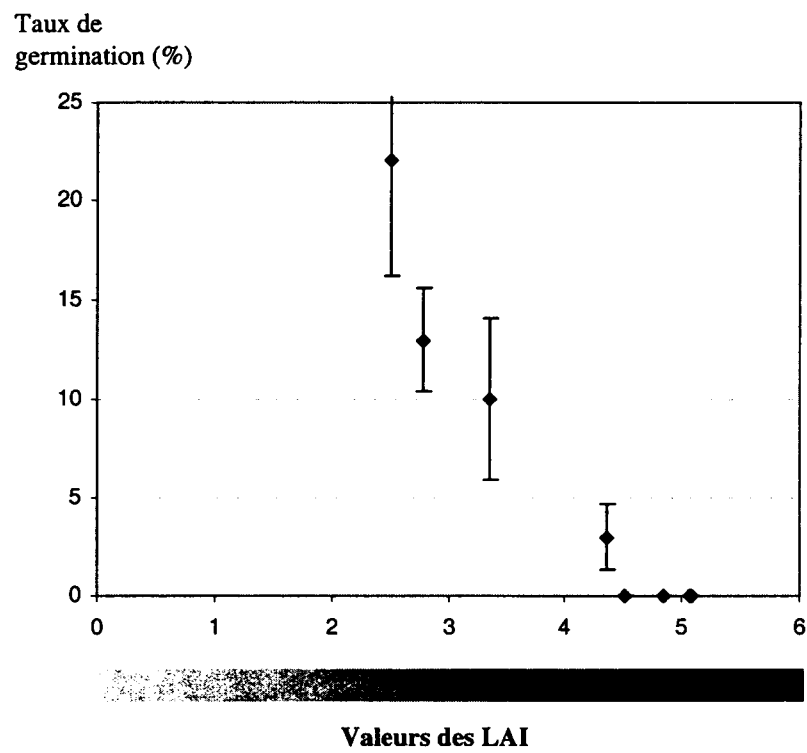


Figure IV-1.6. Variation de la germination de *Rubus alceifolius* au niveau de trouées forestières de différentes tailles, de la plus grande (LAI = 2,79) à la plus petite (LAI=5,07), en sous-bois forestier (LAI=5,08) et en milieu ouvert (LAI=2,50).

IV-1.4.2. Les espèces exotiques observées

De manière générale, après une forte perturbation, les propagules de quelques espèces pionnières arrivent dans les espaces ouverts. Si des perturbations se répètent fréquemment, la recolonisation des chablis ne dépasse pas le stade pionnier. La diversité de la communauté sera plus faible dans sa totalité. Si l'intervalle de temps entre les perturbations augmente, la diversité augmentera, mais dépendra de la disponibilité des niches colonisées par de nombreuses espèces envahissantes (Begon *et al.*, 1996).

Parmi les espèces exotiques présentes dans la réserve, beaucoup sont reconnues comme très envahissantes à la Réunion (voir MacDonald *et al.*, 1991). Ces plantes peuvent coloniser les chablis (c'est le cas des 2 *Rubus* présents dans la réserve), le sous-bois forestier (comme *Diospyros digina*) ou encore ces 2 milieux (c'est le cas du goyavier: *Psidium cattleianum*).

La plus abondante des espèces exotiques est *Rubus alceifolius*, elle recouvre 2.75% de la superficie de la forêt étudiée. Cette espèce est essentiellement localisée dans la partie haute de la réserve (site 1) où la hauteur de la végétation alentour est la moins élevée (16,25 m versus 22.4 m pour les 2 autres sites). Cette plante, formant des massifs monospécifiques, peut recouvrir la totalité des chablis supérieurs à 25 m². Des individus de stades intermédiaires (entre le stade plantule et le stade adulte fructifère) ont également été observés au niveau de chablis compris entre 15 et 25 m². Cette plante observée essentiellement au niveau d'ouverture de la canopée, a germé uniquement quand la luminosité était suffisante, en milieu ouvert ou uniquement au niveau des chablis les plus grands. Bien que jamais observé en milieu naturel, ce type de résultats avait déjà été noté sur d'autres *Rubus* pour lesquels la germination était dépendante d'un degré de luminosité suffisant (Scott & Draper, 1967; Amor, 1974). Une fois installée, *R. alceifolius*, espèce mi-buisson mi-liane (Baret *et al.*, 2003) va pouvoir passer au-dessus de la canopée (Baret, 1999) et par marcottages successifs coloniser les niches vacantes, empêchant la végétation indigène de se développer correctement. C'est le cas dans d'autres forêts tropicales humides où les grands chablis sont envahis par des ligneux grimpants qui stoppent le cycle de croissance naturel des espèces (Withmore, 1989).

Tableau IV-1.3. Valeurs de Chi-squared et probabilités associées entre 4 variables catégoriques: milieu (chablis ou sous-bois forestier), site (1, 2 ou 3: voir Fig. IV-1.1), présence (ou absence de *R. alceifolius*), stade (stades de développement, 1: germination, 2: stade intermédiaire, 3: stade adulte capable de fructifier).

	site	stade	présence
milieu	2.11 0.3476	10.51 0.0052	33.41 0.0000
stade	0.84 0.6556	X	X
présence	41.04 0.0000	X	X

La formation des chablis est un phénomène naturel. L'introduction de nombreuses espèces exotiques sur l'île et leur naturalisation, dans notre cas, au sein de la réserve naturelle de Mare Longue, sont inquiétantes. Des actions contre les espèces envahissantes devront être engagées rapidement, pour éviter que ces rares vestiges de forêt tropicale humide de basse altitude soit à jamais dévastés.

IV-1.4.3. Les chablis: variation au cours du temps et impact du cyclone

La variation d'indice foliaire au niveau des chablis change peu au cours de 2 années de suivis. Les observations de terrain laissent toutefois penser que les chablis situés dans des zones extrêmement pentues sont plus vulnérables à l'action de la pluie et du vent qui facilite le déracinement de nouveaux arbres. Nous avons également montré dans cette étude, que le passage du cyclone se traduit par une diminution des valeurs de LAI (ou une augmentation de la luminosité) en sous-bois comme au niveau des chablis (LAI de 3.03 en sous-bois). Cependant, ces mesures d'indices foliaires (LAI) montrent qu'un mois et demi après le passage du cyclone, c'est-à-dire à la mi-mars (LAI = 4.51), les mesures de LAI se rapprochent de celles obtenues en juillet (saison qui n'est pas affectée par des cyclones: LAI = 5.08). Les cyclones impliquent en effet des défoliations importantes des arbres, déplacent les plantes grimpantes et épiphytes, entraînant la rupture de la couronne de la forêt et des arbres associés qui sont tombés au sol (Lugo *et al.*, 1983; Brokaw & Walker, 1991; Tanner *et al.*, 1991; Boose *et al.*, 1994; Bellingham *et al.*, 1995; Everham & Brokaw, 1996). Ces catastrophes naturelles se traduisent par des changements significatifs des microclimats de la forêt (Fernandez & Fetcher, 1991; Turton, 1992; Bellingham *et al.*, 1996), et des complexes de végétation, impliquant de fortes variations de lumière, de température et d'humidité (Bellingham *et al.*, 1994; Vandermeer *et al.*, 1995; Harrington *et al.*, 1997). Nous montrons ici, que ces changements dans les microclimats de la forêt sont de courte durée. Cette période est-elle courte du fait de l'adaptation des espèces indigènes, capables de mettre en place de nouvelles feuilles et branches de manière extrêmement rapide, suite au passage de cyclone? (voir aussi les travaux de Kirman, 2003). Cette courte période durant laquelle les espèces peuvent bénéficier, au niveau du sous-bois forestier, d'un apport lumineux plus intense qu'à l'accoutumée, n'a-t-il pas été plus profitable aux espèces exotiques?

Ne favorise t-elle pas leur colonisation? Nous avons testé cette hypothèse, à travers une étude plus précise des processus de colonisation de *Rubus alceifolius*, l'espèce la plus abondante et menaçante observée sur notre zone d'étude.

IV-1.4.4. Hypothèses de colonisation de *R. alceifolius* au sein d'une forêt intacte

Les résultats obtenus montrent que les graines de *R. alceifolius* présentes dans le sol en relativement grande quantité (voir chapitre suivant) germent lorsque l'ouverture du milieu est suffisante, en particulier au niveau de chablis de grande taille. Une fois installée, *R. alceifolius* va se développer petit à petit par la formation de rejets de plus en plus vigoureux (Baret *et al.*, 2003) et former des massifs monospécifiques au niveau des grands chablis (> à 25 m²). Notons toutefois que des souches montrant des signes de régression ont été observées (Baret & Nicolini, données non publiées). Les axes mis en place par ces souches étaient de plus en plus courts, avec des diamètres de plus en plus petits. Ces observations montrent la difficulté chez cette espèce à coloniser une forêt naturelle intacte. Cadet & Figier (1985) pensent cependant que *R. alceifolius* pourrait rester plusieurs années sous forme de plantules, dans l'attente de nouvelles ouvertures de la canopée. Cette plante ne germe pas lorsque les valeurs de LAI sont inférieures à 4.35 (LAI = 5.08 en sous-bois) et ne semble pas pouvoir se développer efficacement au niveau de chablis de surface inférieure à 15 m². Néanmoins, le passage répété de cyclones pourrait permettre le développement de *Rubus alceifolius* par vagues successives de croissance au niveau d'ouvertures du milieu plus réduites (valeur de LAI de 3.03 dans le sous-bois de la forêt après le passage du cyclone).

IV-2. Dans quelle mesure, les peuplements de *Rubus alceifolius* présents au niveau de chablis forestier peuvent-ils favoriser la propagation de cette espèce envahissante au sein d'une forêt tropicale humide de basse altitude?

IV-2.1. Introduction

Les forêts tropicales renferment des communautés végétales parmi les plus diversifiées sur terre (Gentry, 1988). Les forêts tropicales et subtropicales des îles des Mascareignes et Seychelles (incluant la Réunion, Maurice, Rodrigues, Seychelles et Comores) sont considérées comme le 19^{ème} royaume biogéographique sur 200 retenus à l'échelle mondiale (Olson & Dinerstein, 1998). Ces royaumes ont été classés en fonction de la diversité et de la spécificité des communautés végétales et animales qu'ils renferment. Malheureusement, ces communautés sont fragiles et la majorité des écosystèmes originaux des Mascareignes ont disparu (Tirvengadam, 1983; Strahm, 1983, 1989; Dullo, 1996). C'est à la Réunion, du fait de ses montagnes extrêmement pentues, que les plus grandes étendues de végétation originelle persistent (Strasberg, 1995). Malgré cela, de nombreux habitats sont menacés à court terme de disparition à basse altitude où l'homme a colonisé et modifié une grande partie du milieu. Ainsi, les forêts tropicales humides de basse altitude n'existent plus que sous forme de quelques lambeaux de végétation (Cadet, 1977). C'est le cas de la réserve de Mare Longue, localisée dans le sud-est de l'île. Malgré sa richesse floristique (Strasberg, 1994), nous avons vu dans le chapitre précédent (Chap. IV-1) que plusieurs espèces exotiques y figurent. Parmi celles-ci, *Rubus alceifolius* est la plus abondante. Il a été reconnu que de fortes perturbations à l'intérieur des communautés peuvent favoriser leur envahissement (Hovitz *et al.*, 1998) et détruire l'équilibre naturel. *Rubus alceifolius* occupe déjà 2.75% de la surface de la réserve naturelle. Des travaux précédents ont montré que cette espèce est le plus souvent absente du sous-bois intact mais régulièrement présente au niveau des chablis (Chap. IV-1). C'est au niveau de ces derniers que la germination des graines est possible et positivement corrélée à une surface croissante des chablis.

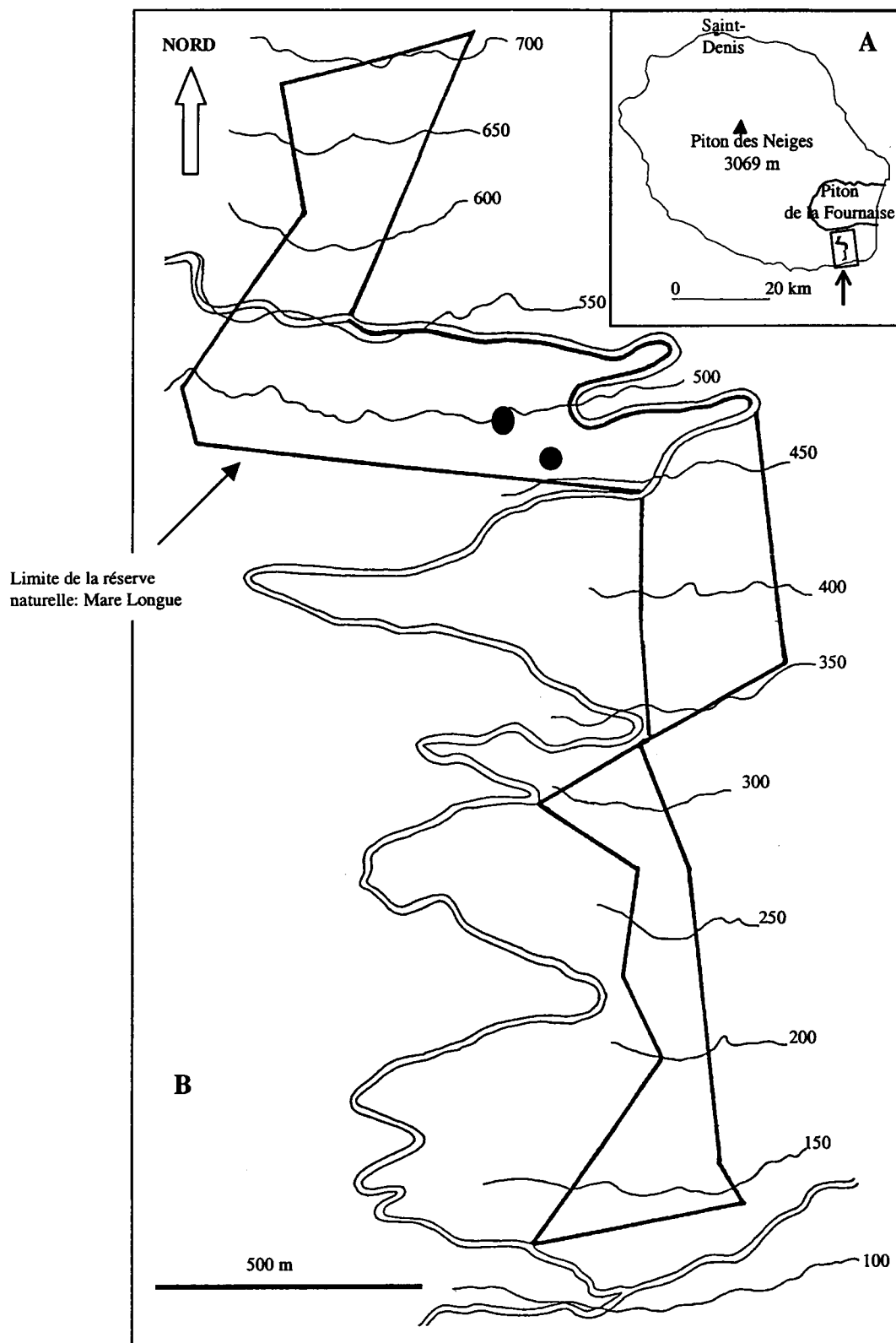


Figure IV-2.1. Localisation de la réserve de Mare Longue, située dans le sud-est de la Réunion (A). Les peuplements de *Rubus alceifolius* étudiés sont indiqués par des taches grises (B).

La présence de nombreux massifs monospécifiques de cette espèce au sein de la forêt de Mare Longue (Cadet & Figier, 1985; Castagné, 2002; Chap. IV-1) pourrait être à l'origine de la colonisation de nouveaux espaces, à travers une fructification et la formation d'une banque de graines importante à ces altitudes (Baret *et al.*, soumis a). Pour tester cette hypothèse et mieux comprendre la colonisation de nouvelles niches par *Rubus alceifolius* au sein de cette forêt tropicale humide de basse altitude unique au monde, nous avons (1) estimé la production de fruits et de graines au niveau de 2 massifs monospécifiques de *R. alceifolius*, (2) décrit la stratégie de propagation par graines de cette espèce et dénombré la banque de graines au niveau des peuplements du roncier et dans le sous-bois de la réserve.

IV-2.2. Matériel et méthodes

IV-2.2.1. Site d'étude

L'étude a été réalisée à La Réunion, île volcanique de l'Océan Indien, au niveau de la réserve naturelle de Mare Longue (21°20' S, 55°15' E). Cette réserve est constituée de 68 ha de forêt humide de basse altitude localisée sur les pentes du massif du Piton de la Fournaise (Fig. IV-2.1A).

La station météorologique de Saint-Philippe située à 2 km de la réserve, enregistre 3855 mm de précipitations annuelles moyennes régulièrement réparties sur l'année avec un minimum de 150-200 mm mensuel au cours des mois les plus secs (août-septembre). La température moyenne annuelle est comprise entre 19 et 20°C (Cadet & Figier, 1985).

Le substrat de la réserve est constitué principalement par une coulée basaltique agée d'environ 3 siècles (d'après Bory de St-Vincent, 1804). Le relief est constitué de pentes pouvant atteindre 50%. Le sol sur la coulée est limité à des poches de terre humifère dans les dépressions, fentes et anfractuosités.

La forêt de Mare Longue constitue l'un des derniers vestiges de la forêt de basse altitude de l'île. Elle est formée de nombreux arbustes et arbres de 5 à 20 m de hauteur, parsemée de quelques arbres émergents pouvant atteindre 25-30 m de hauteur.

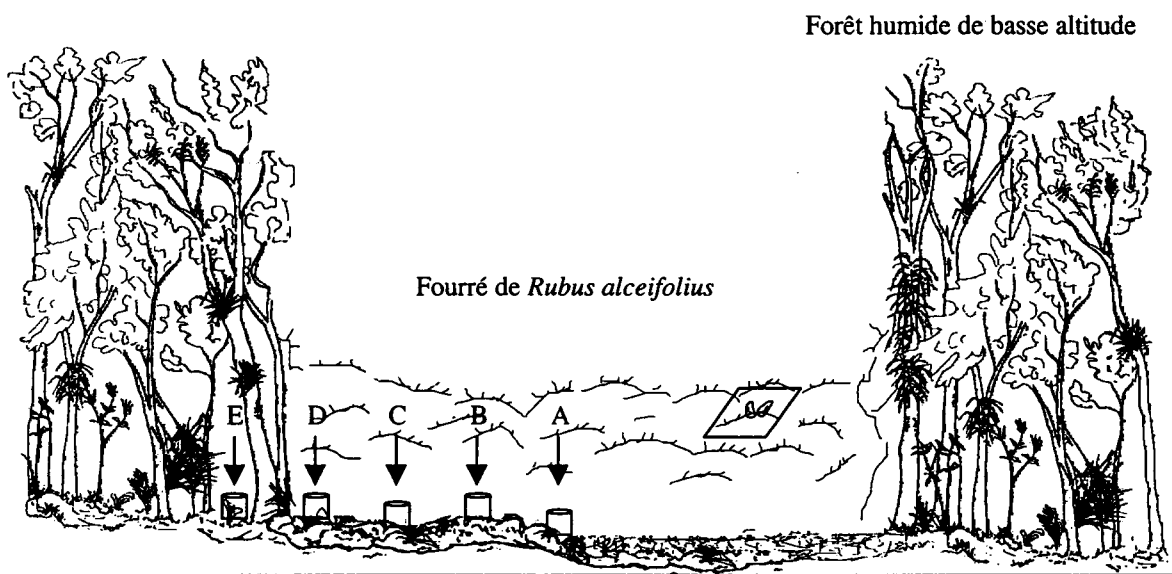


Figure IV-2.2. Représentation schématique de peuplement monospécifique de *R. alceifolius* au sein de la réserve. Représentation du transect réalisé et des zones repérées tous les 2 m du centre vers l'extérieur du massif. Un seul pot sur 4 est représenté au niveau de chacune des zones. Deux branches fructifères par quadrat de 1 m² (8 quadrats par massif) sont suivies au cours de la période de fructification.

Cadet & Figier (1985), Strasberg (1994), puis plus récemment Castagné (2002) et Baret (Chap. IV-1) fournissent des descriptions plus ou moins détaillées de la végétation et émettent des hypothèses sur les causes possibles de la structure de cette forêt.

Rubus alceifolius domine le long des lignes de délimitation de la réserve, au contact des zones déboisées pour l'aménagement forestier, en bordure de la route forestière et aussi au niveau de chablis naturellement formés au sein de la réserve. Les données ont été collectées au niveau de la partie centrale de la réserve entre 450 et 500 m d'altitude. Des massifs monospécifiques de *R. alceifolius* sont fréquents au niveau de certains de ces chablis (Chap. IV-1). Deux peuplements monospécifiques ont été étudiés au cours de la saison de floraison et fructification 2001 (Fig. IV-2.1B). Le premier, placé sur un sol horizontal est d'une superficie de 226.8 m². Le second, dans une pente de 35%, mesure 384.8 m². Les surfaces de ces 2 massifs monospécifiques ont été calculées selon la formule d'une ellipse: $\pi \times (\text{Longueur}/2) \times (\text{largeur}/2)$, (Runkle 1982) récemment utilisé par Ott & Juday (2002).

IV-2.2.2. La production de fruits

Le nombre de fruits produits au cours de la période de fructification a été comptabilisé sur plusieurs axes. Pour cela, 8 quadrats de 1 m², choisis au hasard au niveau de chacun des 2 massifs de *Rubus alceifolius* ont été identifiés. Le nombre d'axes florifères présents par quadrat a été compté. Sur 2 axes florifères choisis au hasard au sein de ces quadrats, le nombre de fruits formés et le nombre de graines par fruit ont été comptabilisés au cours de la saison de fructification (avril-juin 2001). Ces axes ont été repérés au début de la période de fructification.

Les résultats obtenus permettent d'estimer la pluie de graines fournie (par unité de surface) pour l'ensemble des 2 massifs. Pour mesurer l'impact d'animaux frugivores (mammifères) à Mare Longue, des fruits (40 répartis sur 4 sites différents) ont été placés sur une bâche noire au niveau du sol.



Planche. IV-2.1. L'étude d'une banque de graines est possible par des prélèvements de sol. Les échantillons de sol sont ensuite tamisés à l'aide de tamis superposés (A), puis séchés. Les graines de *R. alceifolius* (C) peuvent alors être facilement repérées (B).

IV-2.2.3. Les transects effectués

Pour déterminer si la quantité de fruits et de graines produite varie au sein de la zone envahie, nous avons réalisé un transect, du centre vers la bordure des 2 massifs monospécifiques de *R. alceifolius*. Des placettes ont été localisées tous les 2 m le long de ces transects, du centre (A) puis tous les 2 m (B, C, D) en se dirigeant vers le sous bois (E) de la forêt (Fig. IV-2.2).

- Au cours de la première expérience, nous avons prélevé 8 carottes de sol au niveau de chacune des placettes (A, B, C, D et E) à l'aide de cylindres de 6 cm de diamètre et 5 cm de profondeur. De manière générale, les travaux sur la banque de graines montrent en effet que la majorité des graines se situe dans les 5 premiers centimètres (Leck, Parker & Simpson, 1989). Pour vérifier ces données, 5 carottes de 10 cm chacune ont été effectuées sous massifs de *R. alceifolius*, dans les rares zones où la profondeur du sol était suffisante. La profondeur du sol étant faible au niveau de la réserve, la totalité des autres carottes a été prélevée, avant et après la saison de fructification (mars à juillet), sur une profondeur de 5 cm.
- Une seconde expérience a consisté à placer 4 pots de 15 cm de diamètre au niveau de chacune des zones A, B, C, D et E au-dessous des massifs de *R. alceifolius*. De façon à ne pas interagir avec la première expérience, les pots ont été placés sur un transect parallèle au précédent.

IV-2.2.4. Banque de graines dans le sol

Les différents échantillons de sol ont été lavés et tamisés à l'aide de 3 tamis superposés (Planche IV-2.1A) et disposés dans l'ordre décroissant de tailles des mailles (2 mm, 1 mm et 0.5 mm). Les éléments restants dans les 2 derniers tamis (1 et 0.5 mm) ont été séchés à l'aide d'un sèche-cheveux. Les graines ont alors été triées (Planche IV-2.1B), comptées et classées en 3 catégories : "graines entières" (Planche IV-2.1C), "graines trouées" (un seul petit trou est visible) et "graines cassées" (l'ensemble des morceaux de graines restant).

Tableau IV-2.1. Le nombre (N) de fruits moyen (\pm erreur standard) formés par 16 axes, choisis au hasard au niveau de chacun des massifs monospécifiques de *R. alceifolius*, a été comptabilisé au cours de la période de fructification. Le nombre de graines moyen (\pm erreur standard) par fruit est comptabilisé. Les nombres moyen d'axes, de fruits et de graines (\pm erreur standard) ont pu être calculés par unité de surface (mètre carré).

	Massif 1	Massif 2
N fruits/axe	1.44 \pm 0.52	2.13 \pm 0.67
N graines/fruit	23.84 \pm 1.42	23.45 \pm 6.61
N axe/m ²	5.75 \pm 0.40	5.50 \pm 0.44
N fruits/m ²	8.75 \pm 2.16	9.23 \pm 2.56
N graines/m ²	207.88 \pm 59.03	294.88 \pm 120.90

Des carottes de sol ont également été prélevées aléatoirement dans le sous bois de la réserve, au niveau de cette même zone entre 450 et 500 m d'altitude. Six carottes ont été prélevées au niveau de 8 sites choisis aléatoirement.

IV-2.2.5. Taux de germination et viabilité des graines

Après comptage direct des graines prélevées dans le sol sous les massifs de *R. alceifolius*, les graines entières ont été réparties dans des bacs. Ces bacs ont été placés en milieu ouvert à 350 m d'altitude (juillet 2001) où les graines ont été régulièrement arrosées. Leur germination a été observée pendant 2 mois et demi. Cette méthode fournit une estimation de la population totale de graines viables disponible dans la couche superficielle du sol. Elle ne donne cependant pas une mesure de la proportion de la banque de graines qui germerait *in situ* à la suite d'une rupture de couvert par chablis ou défrichage (Lawton & Putz, 1988).

Des graines, extraites de fruits de *R. alceifolius* récoltés en mars 2001 au niveau des massifs étudiés, ont également été placées dans le sol au niveau du sous bois de la réserve de Mare Longue. 640 graines placées dans 8 sachets troués ont ensuite été déterrées après 2, 6, 9 et 13 mois. 20 graines par sachet (soit 160 graines au total) ont alors été placées dans des bacs à germination à chacune des dates. La levée des graines a été comptabilisée.

Des graines récoltées à différentes dates (1984, 1999, 2001) ont également fait l'objet de suivis de germination.

IV-2.3. Résultats

IV-2.3.1. La Production de fruits

Le nombre d'axes mis en place par la plante est resté constant pour chacun des 2 massifs. Il est légèrement plus important au niveau du premier massif (5.75 axes/m²) que du second (5.50 axes/m², Tableau IV-2.1). Le nombre de fruits formés par chacun

Mare Longue: stratégie de colonisation de Rubus alceifolius

Tableau IV-2.2. Moyennes (\pm erreur standard) des banques de graines dans le sol avant et après fructification et pluie de graines le long d'un transect partant du centre de 2 massifs (M1 et M2) de *R. alceifolius* vers leur bordure. Chaque site se situe l'un de l'autre d'une distance de 2 m.

		F-values					
		K-W					
		One Way AOV					
		Sites					
		A	B	C	D	E	
Banque de graines avant fructification (m ²)	M1	16696 \pm 4004 a	17889 \pm 3610 a	9452 \pm 2101 a, b	4726 \pm 1119 b, c	1104 \pm 343 d	14.90 ***
	M2	5919 \pm 1446 b, c	4108 \pm 359 b, c	3269 \pm 405 c	2915 \pm 806 c, d	1325 \pm 410 d	4.69 **
Banque de graines après fructification (m ²)	M1	19258 \pm 3875 a	18419 \pm 3580 a	12456 \pm 1761 a	4638 \pm 869 b, d	2739 \pm 895 b, d	19.31 ***
	M2	14664 \pm 2400 a	4947 \pm 815 b	2606 \pm 687 b, c	1943 \pm 551 c, d	1148 \pm 325 c, d	17.16 ***
Pluie de graines (m ²)	M1	2943 \pm 1272 a	3098 \pm 1169 a, c	226 \pm 92 b, c, f	57 \pm 33 f	170 \pm 170 a, b, c, d, e, f	6.79 ***
	M2	2462 \pm 848 a, b	538 \pm 348 a, b, d, f	170 \pm 80 c, d, f	28 \pm 16 d, e, f	0	9.56 ***

Une analyse de variance à une voie montre les différences entre les sites pour chacun des caractères observés: *** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$. Les lettres a, b, c et d résultent de groupes homogènes entre sites et caractères observés (banque de graines ou pluie de graines): test de comparaison multiple de moyennes, Mann-Withney ($p=0.05$).

des axes florifères est plus important au niveau du 2^{ème} massif de *R. alceifolius* (1.44 fruits par axe au niveau du premier massif, contre 2.13 fruits par axe au niveau du second). Quel que soit le peuplement, le nombre de graines par fruit est très proche (respectivement 23.84 graines/fruit et 23.45 graines/fruit). Les nombres de fruits et de graines déduits par unité de surface sont également voisins (8.75 fruits et 207.9 graines/m² pour le premier massif, versus 9.23 fruits et 294.9 graines/m² pour le second). Un test de Student montre que chacun des paramètres observés n'est pas significativement différent entre les 2 peuplements (valeurs obtenues pour (1) le nombre d'axes par unité de surface: $t=0.278$, $p=0.78$, $ddl=14$; (2) le nombre de fruits par axe: $t=0.782$, $p=0.45$, $ddl=30$; (3) le nombre de graines par fruits: $t=0.225$, $p=0.82$, $ddl=55$).

IV-2.3.2. Variation intra tache

Pour les 2 massifs de *R. alceifolius*, la quantité de graines entières dans le sol a diminué significativement le long du transect, du centre du massif vers son extrémité (Tableau IV-2.2). Les valeurs les plus basses sont observées au niveau du sous bois, à 2 m de la bordure des massifs (entre 1104 et 2739 graines/m²). Les valeurs les plus hautes se situent au niveau du centre du massif (entre 14664 graines et 19258 graines par m², après la période de fructification). Les valeurs obtenues par comptage des graines récoltées dans les pots au cours de la période de fructification le long du même transect diminuaient significativement du centre (entre 2462 et 2943 graines m² suivant le massif) vers la bordure des massifs (entre 0 et 170 graines/m², au niveau des sites D et E).

Quel que soit le massif de *R. alceifolius* étudié, la période d'échantillonnage (avant et après fructification) et la méthodologie employée (banque de graines dans le sol ou récolte dans des pots), la tendance observée est identique le long des transects. Cette tendance se traduit par un nombre de graines récoltées qui décroît significativement du centre vers l'extrémité des massifs de *R. alceifolius*.

Tableau IV-2.3. Nombre moyen (\pm erreur standard) de graines entières (/ m²) récoltées le long du transect (A, B, C, D et E) dans le sol avant fructification (B2G AV), après fructification (B2G AP) et au niveau des pots. La moyenne du nombre totale de graines observées au niveau de chacun des 2 massifs (M1 et M2) de *R. alceifolius* est également précisée. Le site E localisé à 2 m de la bordure de la tache et en sous bois n'est pas considéré pour le calcul de cette moyenne.

graines entières	M1			M2		
	POTS	B2G AV	B2G AP	POTS	B2G AV	B2G AP
A	2943 \pm 1272	16696 \pm 4004	19258 \pm 3875	2462 \pm 848	5919 \pm 1446	14664 \pm 2400
B	3098 \pm 1169	17889 \pm 3610	18419 \pm 3580	538 \pm 348	4108 \pm 359	4947 \pm 815
C	226 \pm 92	9452 \pm 2101	12456 \pm 1761	170 \pm 80	3269 \pm 405	2606 \pm 687
D	57 \pm 33	4726 \pm 1119	4638 \pm 869	28 \pm 16	2915 \pm 806	1943 \pm 551
E	170 \pm 170	1104 \pm 343	2739 \pm 895	0	1325 \pm 410	1148 \pm 325
Moyenne ABCD	1581 \pm 537	12191 \pm 1702	13693 \pm 1701	799 \pm 326	4053 \pm 463	6040 \pm 1116

Tableau IV-2.4. Nombre moyen (\pm erreur standard) de graines touées (/ m²) récoltées le long du transect (A, B, C, D et E) dans le sol avant fructification (B2G AV), après fructification (B2G AP) et au niveau des pots. La moyenne du nombre totale de graines observées au niveau de chacun des 2 massifs (M1 et M2) de *R. alceifolius* est également précisée. Le site E localisé à 2 m de la bordure de la tache et en sous bois n'est pas considéré pour le calcul de cette moyenne.

graines trouées	M1			M2		
	POTS	B2G AF	B2G AP	POTS	B2G AF	B2G AP
A	495 \pm 249	1634 \pm 432	4638 \pm 1136	99 \pm 42	1899 \pm 486	3180 \pm 755
B	241 \pm 78	2739 \pm 761	7332 \pm 1342	170 \pm 83	4814 \pm 1103	3445 \pm 577
C	665 \pm 446	1193 \pm 333	3975 \pm 1370	113 \pm 113	928 \pm 283	707 \pm 200
D	113 \pm 77	3224 \pm 409	3313 \pm 586	0	795 \pm 352	1148 \pm 229
E	0	1016 \pm 435	1193 \pm 383	0	707 \pm 164	795 \pm 186
Moyenne ABCD	378 \pm 129	2197 \pm 284	4814 \pm 612	95 \pm 36	2109 \pm 422	2120 \pm 321

IV-2.3.3. Variation inter tache (Tableau IV-2.3)

Le nombre de graines dans le sol est nettement plus faible au niveau du second massif (moyennes variant entre 4053 et 6040 graines entières/m² avant et après la saison de fructification) comparé au premier (moyennes variant entre 12191 et 13693 graines entières/m²). Au niveau du premier massif, ce nombre de graines dans le sol est supérieur ou très proche après la saison de fructification, quel que soit le lieu de récolte (A, B, C, D ou E). Si l'on compare site par site (A, B, C, D ou E), le nombre de graines est presque toujours supérieur au niveau du premier massif lorsque les prélèvements se sont faits après la saison fructification (excepté en D, où ce nombre est très légèrement inférieur). Au niveau du second massif, la même comparaison site par site a montré que la banque de graines dans le sol est supérieure après fructification uniquement au niveau du centre du chablis. En A par exemple, 14664 graines entières/m² sont observées après la saison de fructification contre 5919 avant. Au niveau des sites C et D, la banque de graines dans le sol a par contre nettement diminuée (1943 graines entières/m² après fructification contre 2915 avant).

Si l'on considère la totalité des récoltes faites sous massif de *R. alceifolius*, la différence du nombre de graines trouvées dans le sol avant et après fructification (différence de 1502 graines entre les 2 dates) se rapproche du nombre de graines comptabilisées sur l'ensemble des pots (1581 graines entières/m²), au niveau du premier massif de *R. alceifolius*. Au niveau du second massif, le nombre de graines récoltées dans les pots était beaucoup plus faible (799 graines entières/m²) que celui comptabilisé en faisant la différence de graines trouvées dans le sol entre les 2 dates de récoltes (1987 graines entières/m²).

Les variations observées pour les graines trouées et cassées suivent la même distribution que celle observé pour les graines entières le long des transects (Tableaux IV-2.4 et IV-2.5).

Tableau IV-2.5. Nombre moyen (\pm erreur standard) de graines cassées (/ m²) récoltées le long du transect (A, B, C, D et E) dans le sol avant fructification (B2G AV), après fructification (B2G AP) et au niveau des pots. La moyenne du nombre totale de graines observées au niveau de chacun des 2 massifs (M1 et M2) de *R. alceifolius* est également précisée. Le site E localisé à 2 m de la bordure de la tache et en sous bois n'est pas considéré pour le calcul de cette moyenne.

graines cassées	Massif 1			Massif 2		
	POTS	B2G AF	B2G AP	POTS	B2G AF	B2G AP
A	948 \pm 357	5124 \pm 940	10910 \pm 2212	354 \pm 42	5919 \pm 1441	12898 \pm 2855
B	212 \pm 141	4505 \pm 992	11175 \pm 1792	764 \pm 351	8922 \pm 573	6095 \pm 999
C	396 \pm 129	4152 \pm 426	8216 \pm 1030	156 \pm 42	2959 \pm 530	2562 \pm 471
D	42 \pm 27	2474 \pm 530	4505 \pm 2249	14 \pm 14	5565 \pm 764	3357 \pm 855
E	0	2120 \pm 868	3666 \pm 1079	0	2032 \pm 775	3578 \pm 838
Moyenne ABCD	400 \pm 126	4064 \pm 403	8701 \pm 886	322 \pm 108	5841 \pm 573	6228 \pm 1051

Tableau IV-2.6. Moyennes (\pm erreur standard) du nombre de graines, en fonction de la profondeur du sol. Les carottes de 11 cm de long ont été prélevées dans des zones de retenues de terre, sous massifs de *R. alceifolius*. Le pourcentage de graines cumulées le long de la carotte est précisé.

Profondeur (cm)	Graines entières		Graines trouées		Graines cassées	
	Moyenne (m ²)	% cumulé	Moyenne (m ²)	% cumulé	Moyenne (m ²)	% cumulé
0-1	3675 \pm 1895	8.75	1272 \pm 685	11.69	1696 \pm 683	5.39
1-2	5018 \pm 1014	20.69	1625 \pm 412	26.62	1625 \pm 364	10.56
2-3	3816 \pm 719	29.77	636 \pm 466	32.47	3675 \pm 978	22.25
3-4	4099 \pm 1034	39.53	1484 \pm 424	46.10	4523 \pm 1246	36.63
4-5	4594 \pm 1072	50.46	1272 \pm 495	57.79	4028 \pm 507	49.44
5-6	5795 \pm 2321	64.26	989 \pm 424	66.88	4594 \pm 1612	64.05
6-7	5442 \pm 1367	77.21	283 \pm 132	69.48	2968 \pm 1110	73.48
7-8	3534 \pm 1313	85.62	707 \pm 250	75.97	2615 \pm 1143	81.80
8-9	3110 \pm 996	93.02	777 \pm 324	83.12	2049 \pm 505	88.32
9-10	1696 \pm 911	97.06	1625 \pm 1081	98.05	1625 \pm 638	93.48
10-11	1237 \pm 689	100	212 \pm 212	100	2049 \pm 1195	100
Somme	42014 \pm 13330		10883 \pm 4905		31449 \pm 9980	

IV-2.3.4. Comparaison de la banque de graines dans le sol sous *R. alceifolius* et sous couvert forestier

Les moyennes de la banque de graines dans le sol des 5 carottes (prélevées sous *R. alceifolius*, au niveau de sites où le sol était suffisant) de 11 cm de profondeur, montrent (Tableau IV-2.6) que 50.46 % des graines se situent dans les 5 premiers cm. Quelques graines sont observées dans les derniers cm (1237 graines/m² entre 10 et 11 cm). Si l'on considère la totalité des graines trouvées au niveau d'une carotte de 11 cm de profondeur, on obtient une moyenne de 42 014 graines/m².

Lorsqu'on observe la banque de graines dans le sol avant et après la saison de fructification, le nombre de graines par m² a varié entre 12191 et 13693 au niveau du premier massif de *R. alceifolius* et entre 4053 et 6040 au niveau du second.

La moyenne de la banque de graines entières dans le sol du sous bois est de 1988 graines/m². Le nombre de graines varie entre 117 et 5417 graines/m² en fonction des sites de prélèvements (6 échantillons de sol prélevés au niveau de chaque site).

IV-2.3.5. Proportion des graines entières, trouées et cassées (Tableau IV-2.5)

La proportion du nombre de graines entières, trouées et cassées a peu varié en fonction de la profondeur (Tableau IV-2.7).

Lorsqu'on observe les **graines entières et trouées**, le nombre de graines entières dans le sol était supérieur en sous bois (86.1 %) à celui sous massifs de *R. alceifolius* (entre 65.8 et 74 % au niveau du premier massif et entre 74 et 84.7% au niveau du second). Le nombre de graines trouées varie entre 15.3 et 26 % au niveau du premier massif et entre 26 et 34.2 % au niveau du second. En sous bois, ce nombre est de 13.9%.

Les proportions de graines récoltées dans les pots sous *R. alceifolius*, se situaient entre 10.7 et 19.3 % de graines trouées et 80.7 et 89.3% de graines entières.

Lorsqu'on a observé l'ensemble des graines: **entières, trouées et cassées**, la proportion de graines cassées sous massif de *R. alceifolius* était comprise entre 22 et 32 % dans le sol au niveau du premier massif et entre 43.3 et 48.6 % au niveau du second. Dans les pots, 17 % des graines cassées sont récoltées au niveau du premier massif et 26.5% au niveau du second. La proportion des graines trouées est comprise entre 11.9 et 17.7 % dans le sol et entre 7.8 % et 16 % dans les pots.

Mare Longue: stratégie de colonisation de Rubus alceifolius

Tableau IV-2.7. Pourcentages des graines entières, trouées d'une part, entière, trouées et cassées d'autres part, en fonction des différentes zones et techniques d'études. Massif 1 AV : Banque de graines dans le sol au niveau du premier massif monospécifique de *R. alceifolius* avant la saison de fructification, AP: après la saison de fructification, Massif 2: au niveau du second massif de *R. alceifolius* étudié.

Graines	Entières %	Trouées %	Cassées %
Sous bois	86.1	13.9	X
Massif 1 AV	84.7	15.3	
	66.1	11.9	22.0
Massif 1 AP	74.0	26.0	
	50.3	17.7	32.0
Massif 2 AV	65.8	34.2	
	33.8	17.6	48.6
Massif 2 AP	74.0	26.0	
	42.0	14.7	43.3
Pots 1	80.7	19.3	
	67.0	16.0	17.0
Pots 2	89.3	10.7	
	65.7	7.8	26.5

Tableau IV-2.8. Pourcentage (\pm erreur standard) de germination de *R. alceifolius* de graines extraites successivement du sol de la forêt de Mare Longue 2, 6, 9 et 13 mois après les y avoir installées (le 21/05/2001).

Temps en terre	2 mois	6 mois	9 mois	13 mois
Date	21/07/2001	21/11/2001	21/02/2002	21/06/2002
Taux de germination (%)	1.25 \pm 0.87	0	0	14.38 \pm 3.14

Tableau IV-2.9. Viabilité de graines de *R. alceifolius* récoltés en 1984 (Cadet), 1999 (Strasberg & Maurice) et 2001 (Baret) au cours du temps. 200 graines pour chacune des séries ont été mises en pots le 21 février. L'expérience a été renouvelée le 21 septembre 2002.

Age des graines	1 ans	1 ans ½	3 ans	3 ans ½	18 ans	18 ans ½
Date	21/02/2002	21/09/2002	21/02/2002	21/09/2002	21/09/2002	21/09/2002
Taux de germination (%)	0	0	0	0	0	0

Mare Longue: stratégie de colonisation de Rubus alceifolius

La proportion de graines entières reste importante dans les pots (entre 65.7 et 67% des graines) comparée à celle observée sous massif de *R. alceifolius* (entre 33.8 et 42 % au niveau du premier massif et entre 50.3 % et 66.1%).

Aucun des fruits placés au niveau du sol en sous bois de la réserve n'a été mangé. Une semaine après leur installation la pulpe a pourri et les graines se sont étalées sur le sol. L'abondance des précipitations semble être à l'origine de ces dégradations rapides.

IV-2.3.6. Taux de germination et viabilité

Le nombre de graines viables présentes dans le sol varie. Il était de 21 % au niveau du premier massif de *R. alceifolius* et de 9.6 % au niveau du second (Fig. IV-2.3). Les premières germinations ont pu être observées dès le 12^{ème} jour. La moitié des plantules a émergé avant le 21^{ème} jour pour les graines provenant du sol du premier massif et avant le 25^{ème} jour pour les graines issues du sol du second. Des émergences plus ou moins espacées ont été observées jusqu'au 34^{ème} jour et jusqu'au 40^{ème} jour, successivement pour le premier et second massif.

Les proportions des graines de *R. alceifolius* ayant germé après avoir séjourné, 2, 6, 9 et 13 mois dans le sol du sous bois de la réserve de Mare Longue sont précisées dans le Tableau IV-2.8. Après deux mois de séjour dans le sol, 1.25% des graines de *R. alceifolius* placées dans de la terre en pleine luminosité, germent (juillet 2001). Aucune germination n'a ensuite été observée lorsque ces graines sont placées dans des bacs en pleine luminosité, après 6 mois (novembre 2002) et 9 mois (février 2002) d'immersion dans le sol. Par contre, 13 mois après (juin 2002) extraction du sol et mise en pot, 14.4% des graines ont germés.

Aucune des graines récoltées, 1 an (récoltées en 2001), 3 ans (récoltées en 1999) et 18 ans (récoltées en 1984) avant l'expérience, n'a germé en février et en septembre 2002 (Tableau IV-2.9).

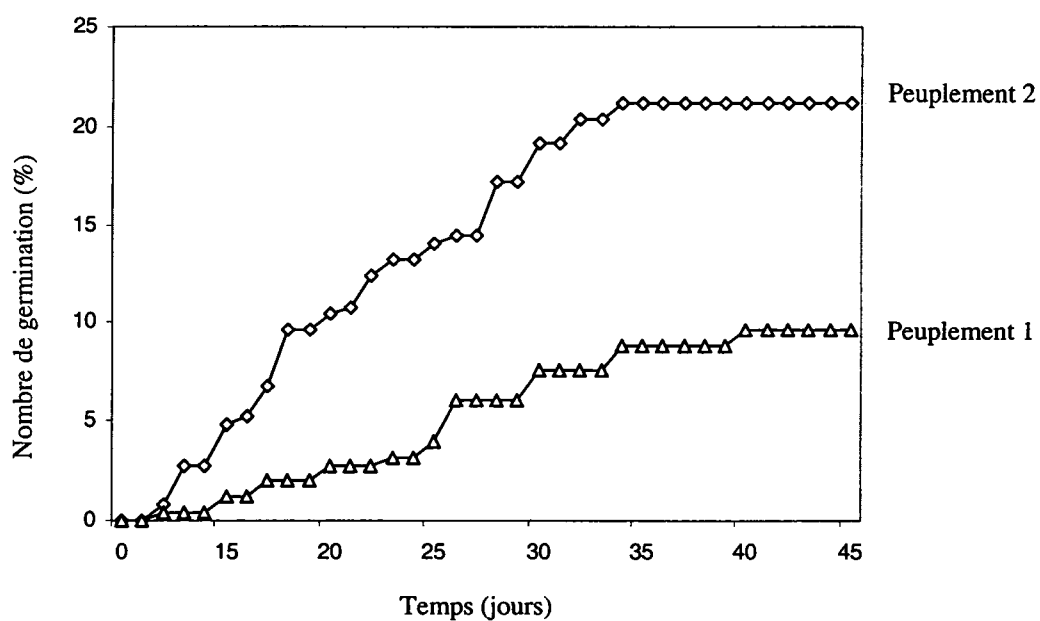


Figure IV-2.3. Pourcentage de germination des graines provenant du sol des 2 peuplements de *Rubus alceifolius* étudiés.

IV-2.4. Discussion

IV-2.4.1 Stratégie et dissémination

Les résultats montrent que les 2 peuplements de *R. alceifolius* présents au niveau de la réserve de Mare Longue ont produit un nombre de fruits et de graines considérable. La méthode de marquage de branches a permis d'estimer la production totale de graines de chacun des 2 massifs qui était de 207.9 graines/m² pour le premier et de 294.9 graines/m² pour le second. Vu le faible impact de prédation par les oiseaux frugivores (Thébaud, 1989), ces valeurs peuvent être rapprochées de la pluie de graines produite par un peuplement de *R. alceifolius* au cours d'une saison de fructification. Le faible nombre de branches, toutes marquées au début de la période florifère, semble biaiser l'abondance de la production de fruits et de graines observée. En effet, la fructification de cette espèce est asynchrone (Thébaud, 1989; Baret *et al.*, soumis a) et étalée dans le temps, avec des pics de fructification variable en fonction de l'altitude (Baret *et al.*, soumis a).

La pluie de graines révélée par la récolte de fruits, dans des pots placés sous massifs de *R. alceifolius*, peut-être estimée à une production moyenne de 1581 et 799 graines/m², respectivement pour le premier et le second massif étudié. Cette estimation semble cependant à nouveau légèrement biaisée par le faible nombre de pots mis en place. Les différences trouvées entre les graines dans le sol prélevées avant et après la saison de fructification permettent d'estimer une production de 1502 graines/m² au niveau du premier massif et de 1987 graines/m² au niveau du second.

Le nombre de graines produites au niveau de chacun des massifs diminue significativement du centre vers leur bordure. Cette même tendance a été observée au niveau de la banque de graines dans le sol prélevée avant comme après la fructification, mais aussi au niveau des graines récoltées dans les pots placés uniquement pendant la période de fructification.

Des mesures d'indice foliaire (Chap. IV-1) qui donnent des indications sur le degré d'ouverture du milieu, montrent que le centre des chablis reçoit plus de lumière que sa périphérie. Une production de fruits et de graines maximale chez *R. alceifolius* semble donc en relation avec une luminosité suffisante. Cette relation entre luminosité et mise à fleurs et à fruits a déjà été observée sur d'autres *Rubus*. Phelouzat & Levacher (1981) remarquent par exemple que *R. fruticosus* est incapable de fleurir sous couvert d'une hêtraie. Baret *et al.* (soumis a) ont déjà montré que *R. alceifolius* ne fructifie pas au-dessus de 1100 m d'altitude.

Mare Longue: stratégie de colonisation de Rubus alceifolius

Ces travaux laissent présager que la mise à fleurs et à fruits pouvaient-être sous le contrôle de la température, où encore de la luminosité qui pourrait varier sous l'effet d'un ennuagement plus fréquent à haute altitude. D'après les travaux présentés ici, on peut préciser que la luminosité a en effet un rôle important dans la mise à fruits chez cette espèce. Les descriptions de nombreux individus faites par Baret *et al.* (2003) confirment cette hypothèse puisque les branches à devenir florifères et fructifères se développent sur les parties les plus hautes de chaque individu, partie où la luminosité perçue est la plus importante.

Les graines produites sont peu ou pas disséminées (Thébaud, 1989). Elles s'accumulent sous les fourrés de *Rubus*, où elles alimentent un stock de graines impressionnant dans le sol. Des carottages de 11 cm de profondeur dans des zones de retenues du sol nous permettent d'estimer un nombre moyen de graines dans le sol à 42014/m². Heureusement ces retenues de sol sont plutôt rares au niveau de la réserve. Des moyennes de la banque de graines dans le sol sous massif de *R. alceifolius* restent toutefois extrêmement importantes, entre 12191 et 13693 graines/m² au niveau du premier massif étudié et entre 4053 et 6040 graines/m² au niveau du second (carottes de 5 cm de profondeur).

La dissémination à longue distance peut être considérée comme un phénomène marginal, dans le sens où finalement seul un très faible pourcentage des graines est disséminé à grande distance *via* les oiseaux frugivores. Même si Jordano (1982) montre que les oiseaux migrateurs sont les principaux disséminateurs chez *Rubus ulmifolius*, Cheke *et al.* (1979), Uhl & Clark (1983) soulignent la très faible proportion de graines transportées sous couvert forestier par les oiseaux disséminateurs en zones tropicales. Hoppes (1988) précise en zone tempérée une "chute" annuelle totale de 0.9 graines/m² dans une forêt de l'Illinois aux USA. Même si le transport des graines de *R. alceifolius* est possible à la Réunion (Mandon-Dalger, 2002), compte tenu des faibles densités d'oiseaux dans les forêts, l'apport de graines par ces oiseaux dans le sous bois de la réserve de Mare Longue doit être tout aussi faible que l'estimation faite par Hoppes (1988). Le sol présent dans le sous bois de la réserve contient pourtant un nombre important de graines de *R. alceifolius* (1988 graines/m²). Cette abondance pourrait s'expliquer par la présence de fortes précipitations à l'origine des eaux de ruissellement. En effet, on a pu observer une différence dans le nombre de graines observé, homogène avant et après fructification entre les différents sites (A, B, C, D et E) au niveau du premier massif placé horizontalement. Par contre au niveau du centre du second massif, le nombre de graines dans le sol passe de 5919 /m² avant la saison de fructification à 14664

après (soit 8745 graines/m² supplémentaire). Au niveau du premier massif, cette différence n'est que de 2562 graines/m². Le second massif étant situé dans une pente de 35%, on peut penser que de nombreuses graines de *R. alceifolius* vont pouvoir se propager par ruissellement. Ce phénomène pourrait expliquer également le plus faible nombre de graines de *Rubus* observés dans le sol en bordure du massif après la fructification comparée à celle observée avant. Un des sites de prélèvements de la banque de graines dans le sol, choisi aléatoirement dans le sous bois de la réserve, se situait 50 m en contre-bas de ce second massif. Le résultat de la banque de graines dans le sol obtenu au niveau de ce site est le plus important (5417 graines/m²). Les graines présentes au niveau de ce site proviennent très probablement du massif présent 50 m en amont.

IV-2.4.2. Prédation et dégradation des graines

La proportion de graines trouées et cassées donne des indications sur l'existence d'une attaque ou dégradation des graines chez cette espèce. La présence de graines trouées renseigne sur l'impact de prédateurs de graines de *R. alceifolius*. La présence de graines cassées renseigne sur la dégradation de graines préalablement intactes au cours du temps. Cette dégradation peut être liée à l'action de prédateurs (Leck *et al.*, 1989) ou à celles des eaux de ruissellement (Ridley, 1930).

La part importante (entre 17 et 26.5%) de graines cassées, observée dans les pots, placés sous massifs de *Rubus* uniquement pendant la période de fructification, permet de penser qu'un certain nombre de ces graines sont dégradées avant d'arriver au sol. Nous pouvons émettre 2 hypothèses face à ce résultat:

- Les oiseaux indigènes, qui possèdent un petit bec, picorent les fruits en n'ingérant que quelques-unes des drupéoles. Ils pourraient être à l'origine des dégâts causés sur les graines.

- Certains rongeurs comme le tangué (*Tenrec ecaudatus*), le surmulot (*Rattus norvegicus*) et le rat noir (*Rattus rattus*) présents au niveau de la réserve pourraient, en grimant sur les buissons de *Rubus*, se nourrir de ces fruits et favoriser leur dégradation. Janzen (1982), Forget (1991) montrent que ces animaux ont un rôle mineur dans la dispersion des graines et ils les considèrent surtout comme des prédateurs des fruits. En effet, même si la prédation au niveau du sol semble nulle du fait de l'importance des précipitations et du rapide pourrissement des fruits, celle ci pourrait être possible directement sur les massifs de *Rubus* où les fruits demeurent présents plusieurs jours.

Le pourcentage de graines cassées est supérieur au niveau du premier massif de *R. alceifolius* (entre 22 et 32 %), à celui observé dans les pots. Au niveau du second massif, ce pourcentage est nettement plus fort (entre 43.3 et 48.6%). Ces données appuient l'hypothèse d'une dégradation possible des graines liées aux eaux de ruissellement. Un nombre plus important de graines cassées au niveau du second massif du *Rubus* peut s'expliquer par la présence d'une forte pente qui favoriserait le transport des graines par ruissellement.

Il ne faut cependant pas négliger l'impact de petits prédateurs que l'on peut observer par l'importance de graines trouées. Ces graines déjà observables au niveau des pots permettent de penser que les prédateurs peuvent agir directement sur les branches fructifères de *R. alceifolius*. Ils pourraient être à l'origine d'une plus grande dégradation des graines au niveau du second massif (entre 26 et 34.2 % si l'on considère les graines trouées et intactes uniquement).

IV-2.4.3. Taux de germination et viabilité des graines

Le pourcentage de graines prélevées dans le sol sous massifs de *Rubus*, placées en condition lumineuse optimale et régulièrement arrosées renseigne sur le nombre de graines viables dans le sol. Ce nombre varie du simple (9.6%) au double (21%) suivant le massif étudié. La forte pente pourrait, au niveau du second massif, favoriser la détérioration des graines par lessivage. La germination de celles-ci pourrait par conséquent être inhibée. A notre connaissance, aucune expérience de ce type n'a été effectuée sur d'autres espèces de *Rubus*.

La dernière expérience qui consistait à placer des graines de *R. alceifolius* dans le sol et d'en extraire régulièrement au cours du temps pour observer leur taux de germination (conditions de luminosité optimale et régulièrement arrosées) renseigne sur (1) une germination préférentielle des graines en hiver austral et (2) une dormance tégumentaire qui peut être rapidement levée (2 mois), mais tout de même importante (1.25 % des graines ont germé). Celle-ci est toutefois moins forte 13 mois après extraction des graines du sol (14.4% des graines ont germé). L'affirmation 1 n'a pu être confirmée puisque aucunes des graines âgées de 1, 3 et 18 ans n'a germé aux mois de février et septembre 2002. L'expérience devra être renouvelée après scarification d'un certain pourcentage de graines pour confirmer ou infirmer ce résultat. Notons toutefois que les graines âgées de 18 ans ont été retrouvées dans un carton

soumis aux conditions de laboratoire. Compte tenu de leur âge et de la méthode de conservation, il était peu probable d'observer des germinations de ces graines.

Les résultats obtenus dans cette étude montrent l'importance d'une production de fruits à l'origine d'une banque de graines considérable dans le sol. On peut supposer qu'une fraction variable des graines sera libérée annuellement des contraintes mécaniques liées au tégument et pourra germer (entre 10 et 20% des graines présentes dans le sol) si les conditions deviennent favorables. Une dormance essentiellement d'ordre tégumentaire, une viabilité des graines de *Rubus* estimée à une dizaine d'année (Marks, 1983) et une abondante banque de graines dans le sol permettraient à *Rubus alceifolius* de pérenniser dans le temps son maintien et sa colonisation possible vers de nouveaux milieux. Comparativement aux espèces indigènes de forêt humide, pour lesquelles la viabilité des graines est courte (Vásquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1993), *Rubus* semble donc être largement compétitive. En effet, même si seulement 10 à 20 % des graines de *R. alceifolius* présentes dans le sol peuvent germer, le stock moyen de graines dans le sol présent dans le sous bois est tel (1988 graines/m²) que 200 à 400 graines/m² sont susceptibles de germer s'il y a une rupture du couvert suffisant (Chap. IV-1). Heureusement, la litière semble jouer un rôle efficace et inhiber la germination d'une grande majorité des graines de *R. alceifolius* (Thébaud, 1989). L'effet négatif de la litière a également été observé sur d'autres *Rubus* (Scott & Draper, 1967). Il reste toutefois déconseillé d'ouvrir le milieu naturel par la création de nouveaux chemins ou routes trop larges (Baret *et al.*, soumis c).

Amor (1974) montre également le nombre important de graines accumulés dans le sol chez une autre espèce de *Rubus* envahissante (Australie): *R. fruticosus* (14000 graines/m²). Une banque de graines abondantes pourrait donc être une des caractéristiques importantes à l'origine d'un succès invasif généralisable au genre *Rubus*. Même si Daehler (1998) précise que sur l'ensemble des plantes les plus envahissantes dans le monde 9 espèces appartiennent au genre *Rubus*, aucune n'a fait l'objet d'études approfondies sur leur banque de graines. Kjargaard (1994) montre que deux *Rubus* envahissants à Hawaii (*R. ellipticus* et *R. glaucus*) produisent énormément de fruits. Elle ne s'est cependant pas intéressée à la présence de leur stock de graines dans le sol.

Chapitre V

Rôle des perturbations anthropiques

V-1. Pour une meilleure gestion d'une espèce exotique envahissante: *Rubus alceifolius*, au sein d'une forêt réunionnaise cultivée unique au monde, la forêt de montagne à *Acacia heterophylla*, espèce endémique de la Réunion.

V-1.1. Introduction

Un important niveau de perturbations à l'intérieur d'une communauté végétale peut accroître son taux d'infestation par des plantes envahissantes (Horvitz *et al.*, 1998). Parmi ces perturbations, les forêts cultivées par l'homme en sont un bon exemple (voir Nagaike, 2002). De nombreuses études montrent l'impact des espèces envahissantes sur les espèces indigènes et la structure des communautés (Williamson, 1996; Wilcove *et al.*, 1998; Parker *et al.*, 1999; Sala *et al.*, 2000; Stein *et al.*, 2000). Afin de freiner l'impact des espèces exotiques sur les espèces indigènes, différentes méthodes de lutte sont de nos jours employées. Les plus répandues sont d'ordre mécanique, manuelle, chimique ou encore biologique. Les nombreux travaux de recherches dans ce domaine évoluent encore de nos jours. Même si la meilleure solution est de prévenir toute introduction de nouveaux organismes exotiques, l'éradication de ces espèces, une fois introduite est encore possible (Myers *et al.*, 2000). Dans ce but, une première conférence sur l'éradication des espèces envahissantes a eu lieu en Nouvelle Zélande (Auckland) du 19 au 23 février 2001. La plus grande majorité des projets d'éradication qui y ont été évoqués se situe dans les îles (Simberloff, 2001). En effet, du fait de la fragilité de leurs écosystèmes, les dégâts causés par les invasions biologiques sont réputés pour être particulièrement sérieux dans les îles (Fosberg, 1983; Vitousek, 1988; Mueller-Dombois & Loope, 1990; Kell, 1997; Fritts & Rodda, 1998). Situé dans l'océan Indien, l'archipel des Mascareignes n'échappe pas à la règle. Les îles Maurice et Rodrigues, largement dégradées de nos jours, renferment des communautés indigènes animales et végétales, menacées de disparition à court terme (Lorence & Sussman, 1986; Guého, 1988; Strahm, 1989). Du fait de son relief plus important, la Réunion possède les milieux naturels les mieux conservés de cet archipel (Strahm, 1994; Strasberg, 1994). Malgré tout, depuis l'installation de l'homme, dans la seconde moitié du 17^{ème} siècle, 2217 espèces végétales ont été introduites, 628 seraient naturalisées (Lavergne, 2000) et 62 sont envahissantes (Macdonald *et al.*, 1991). Ces espèces

Perturbations anthropiques: tamarinaie cultivée

végétales envahissantes ont alors colonisé petit à petit de nombreux habitats. Parmi ceux-ci, la tamarinaie des hauts de l'île, forêt unique au monde, formée principalement d'*Acacia heterophylla*, est devenue fortement menacée. En peuplement pur ou en mélange, le tamarin (*Acacia heterophylla*) constitue d'importantes formations ceinturant l'île entre 1400 et 1800 m d'altitude, à l'exception des zones les plus arrosées (plus de 6 m de précipitations/an). La surface de cet habitat a été estimée à environ 8000 ha avant l'arrivée de l'homme, elle n'occupe plus aujourd'hui que 5500 ha dont 1500 ha de tamarinaie cultivée (Michon, 1998). Le tamarin est exploité à la Réunion depuis 1947 (Miguet, 1957). Les pratiques anthropiques liées à la sylviculture (ouverture d'une route et de nombreux chemins forestiers) ont semble-t-il favorisé la colonisation explosive de nombreuses espèces exotiques envahissantes dans ces milieux. Les coûts liés à la lutte contre ces espèces sont devenus exorbitants. Parmi ceux-ci, les dépenses occasionnées par la lutte contre *Rubus alceifolius* sont les plus élevées. A l'échelle de l'île, les dépenses annuelles supplémentaires liées à cette espèce étaient en 1983 de 160071 € (surface d'intervention de 345 ha, ONF, 1983). Dès lors, de nombreuses études concernant une lutte chimique adaptée ont fait l'objet de nombreux rapports techniques. En 1990 par exemple, une étude estime le prix de revient de l'éradication de la vigne marronne en forêt de Bélouve à 2240 €/ha (Parret, 1990). Comment ce plateau est-il de nos jours toujours aussi abondamment envahi? Certains auteurs ont déjà montré que la majorité des espèces envahissantes prennent place préférentiellement au niveau d'habitats perturbés (Hobbs & Huenneke, 1992; D'Antonio *et al.*, 1999). Elton (1958) a émis l'hypothèse que des milieux plus diversifiés résistent mieux aux invasions. D'autres auteurs pensent encore que les espèces exotiques possèdent des traits caractéristiques qui favorisent leur pouvoir d'envahisseur (Mack, 1996; Levine & D'Antonio, 1999; Lonsdale, 1999).

Pour tester ces hypothèses, nous avons: (1) comparé la diversité floristique au cours du temps d'une tamarinaie cultivée avec celle d'une tamarinaie naturelle, (2) étudié l'impact de *Rubus alceifolius* sur *Acacia heterophylla*, (3) étudié et comparé les capacités de propagation de *R. alceifolius* avec celle de son homologue indigène, *Rubus apetalus* var. *apetalus*.

V-1.2. Matériel et méthodes

V-1.2.1. Lieu de l'étude

L'étude a été réalisée à La Réunion, île volcanique de l'Océan Indien (21°06' de latitude Sud, 55°32' de longitude Est). Les mesures ont été effectuées à Bélouve (889 ha). Cette région de haute altitude (1500 m) était à l'origine constituée d'une forêt de tamarin. Cette forêt est en fait formée d'un groupement végétal naturel dominée par une espèce d'arbres endémiques, le tamarin (*Acacia heterophylla*) auxquels sont associées plusieurs espèces d'arbustes, de fougères et d'orchidées endémiques. En 1950, la quasi-totalité de forêt de tamarin a été convertie en tamarinaie cultivée (Miguet, 1957). Dans cette région de l'île, les précipitations sont abondantes (3346 mm.an⁻¹) et la température moyenne annuelle est de 13.6°C.

V-1.2.2. Matériel étudié

Rubus alceifolius (Rosaceae). Espèce qui affectionne les milieux humides et éclairés (lisières forestières, chablis, jachères...). Elle prolifère sur les côtes est et sud-est, qui enregistrent les plus fortes précipitations, depuis le bord de la mer jusqu'à 1700m d'altitude, tandis qu'elle n'apparaît qu'à partir de 500 m d'altitude dans les ravines de la côte ouest. Espèce mi-liane mi-buisson (Baret *et al.*, 2003), cette plante produit de nombreux fruits et graines à basse altitude, mais ne se multiplie que végétativement au-dessus de 1100 m. Nous avons vu dans le chapitre II-2 que cette espèce peut se développer par rejets de souche, marcottages et bouturages. Cette ronce, d'origine asiatique, aurait été introduite aux Mascareignes vers 1840 (Jacob de Cordemoy, 1895; Cadet, 1977). Parmi les espèces envahissantes, elle est considérée comme la plus fréquente et l'une des plus menaçantes pour les écosystèmes réunionnais (Thébaud, 1989; Macdonald *et al.*, 1991). Un bel exemple d'envahissement par cette espèce est la régénération de Tamarins à Bélouve dont le couvert clairsemé laisse passer une luminosité suffisante permettant l'installation et le développement de *R. alceifolius* (Friedmann, 1997).

Perturbations anthropiques: tamarinaie cultivée

Rubus apetalus var. *apetalus* (Friedmann, 1997). Taxon indigène de la Réunion, peu commune. Elle se développe dans les clairières des forêts hygrophiles, les fourrés d'altitude, entre 1000 et 1500 m d'altitude. Cette espèce est également présente dans les montagnes à Madagascar et en Afrique orientale.

Acacia heterophylla Willd. Arbre endémique formant des peuplements naturels importants entre 1500 et 1900 m d'altitude. Cadet (1977) les considère comme résultant de l'action du feu et admet qu'ils forment un stade de transition vers une forêt hétérogène humide de montagne. Les graines ne germent pas sous couvert dense mais de nombreuses germinations sont observées après un défrichage ou un feu.

La régénération forestière consiste en une coupe de la totalité des *A. heterophylla*. La parcelle observée a été débardée en novembre 1998. Seules les fougères arborescentes (*Cyathea glauca*, endémique de la Réunion, ≈ 0.4 individus/m²) et quelques semenciers d'espèces indigènes sont préservés par les gestionnaires. Ils apparaissent uniquement en figure V-1.1 au niveau des strates > 100 cm et > 400 cm.

V-1.2.3. Relevés floristiques

Pour se rendre compte de l'impact d'une coupe sylvicole sur la recolonisation du milieu, des relevés des espèces supérieures à 5 cm de hauteur (hormis les épiphytes) présentes sur des parcelles de régénération forestière (traitées) et de forêt naturelle (témoins) ont été effectués. Les espèces présentes ont été identifiées et leur densité a été mesurée.

De manière à se rendre compte de l'efficacité de la régénération des différentes espèces après coupe sylvicole (novembre 1998), le nombre de chacune des espèces a été comptabilisé au cours du temps (mars et juin 1999, mars 2001) sur 4 parcelles de 100 m². La totalité des individus a été identifiée à travers 3 strates distinctes: 5-25 cm, 25-100 cm, et > 100 cm (comprenant donc tous les individus supérieurs à 100 cm de hauteur). Dans un but de limiter la propagation des espèces envahissantes, des traitements chimiques ont été ordonnés en avril 2001 par les gestionnaires de la forêt. En collaboration avec ces derniers, l'une des 4 parcelles de 100 m² où *Rubus alceifolius* était présente au début de l'expérience a été préservée de ces traitements. En août 2002,

de nouveaux relevés ont alors pu être effectués sur cette parcelle non traitée. A cette même date, des relevés floristiques ont été réalisés au niveau de la tamarinaie naturelle située à proximité. Quatre parcelles témoin de 100 m² ont été délimitées. La hauteur de la canopée étant supérieure à celle observée en parcelle de régénération sylvicole, une strate supplémentaire (> 4 m) a été distinguée. Au niveau de ces parcelles témoins intactes, certains arbres atteignaient 15-20 m de hauteur. Le nombre d'individus présents dans cette forêt naturelle étant plus important, 5 quadrats de 4 m² (=20 m²) choisis au hasard au sein de chacune des 4 parcelles témoins ont fait l'objet de relevés floristiques relatifs aux espèces appartenant aux strates inférieures à 1 m de hauteur. Pour comparer les résultats obtenus avec ceux acquis en parcelle de régénération, l'ensemble des données récoltées, pour les strates inférieures à 1 m, a été ramené à une surface de 400 m².

V-1.2.4. Suivis de croissance (mars à juin 1999) et mode de propagation de *Rubus*

En parcelle de régénération forestière, la totalité des individus d'*Acacia heterophylla* qui régénèrent est issue de semis (Michon, 1998). Pour *Rubus alceifolius*, capable de se propager par bouturage, marcottage, rejets de souche et germination (Baret, 1999), le mode de propagation des différents individus (n=32) choisis au hasard sur une parcelle de 100 m² a été caractérisé. Pour les individus dont l'origine était incertaine, nous les avons considéré de nature indéterminée.

Sur cette même parcelle de 100 m², des mesures de croissance (longueur des axes et diamètre basal) de *R. alceifolius* (n=32) et d'*A. heterophylla* (n=22) ont été effectuées.

Pour comparer la croissance de *R. alceifolius* (ronce exotique) et de *R. apetalus* var. *apetalus* (ronce indigène) une expérience a été mise en place sous tamarinaie cultivée (500 tiges/ha), âgée de 25 ans. 45 boutures de chacune des 2 espèces de *Rubus* ont été réparties au hasard au niveau de 3 sites distincts. Trois lots de 10 boutures (5 de chaque espèce) ont ainsi été installés au niveau de chacun de ces sites. Cette expérience a été mise en place une première fois en novembre 2000. Du fait du faible nombre de boutures s'étant développé à cette époque, l'essai a été réitéré en février 2001. Notons toutefois que le faible nombre d'individus s'étant développé en novembre 2000 semble

correspondre à la période de sécheresse et au fort taux d'ensoleillement présent au début de l'expérience.

V-1.2.5. Banque de graines de *Rubus alceifolius*

A Bélouve, sur une parcelle d'exploitation forestière, 16 échantillons de sol de 100 cm² ont été prélevés sur une profondeur de 5 cm (500 cm³): 8 sous peuplements de *R. alceifolius*, 8 autres sous tamarinaie cultivée. Bien qu'il existe des graines viables à des profondeurs plus importantes, c'est au niveau de cette zone que la majorité des graines sont concentrées (Cheke *et al.*, 1979; Leck *et al.*, 1989). Les échantillons de sol ont été analysés de la même manière que dans le chapitre IV-2.

V-1.2.6. Suivis de germination

Des suivis de germinations des 2 espèces de *Rubus* présentes sur le site, l'une indigène et l'autre exotique envahissante, ont été effectués en juillet 2001. Les graines de *Rubus apetalus* var. *apetalus* ont été récoltées à proximité du site d'étude (Bélouve) le 10/02/01. Ne fructifiant pas à haute altitude, les graines de *Rubus alceifolius* ont été récoltées le 15/03/01 au niveau du Grand-Brûlé, site de basse altitude (50 m). Des bacs à germination ont été mis en place au niveau de 3 trouées choisies au hasard dans la tamarinaie cultivée. Chaque bac (1 bac par trouée par espèce), constitué de plusieurs pots distincts (5 graines sont placées dans chaque pot), a été ensemencé par des graines de *R. alceifolius* et de *R. apetalus* var. *apetalus*. Pour chacune de ces 2 espèces, 80 graines scarifiées (16 pots distincts) et 20 autres non scarifiées (4 pots témoins) ont été placées au niveau des 3 trouées. Afin d'éviter tout échange avec le milieu extérieur, chaque pot est recouvert d'un plastique transparent troué qui permet de laisser passer l'eau sans modifier le taux de luminosité. Aucune des graines non scarifiées (témoins) n'a germé. Elles ne seront pas considérées dans les calculs des pourcentages du taux de germination.

Les graines de *Rubus* sont connues pour leur forte dormance tégumentaire, c'est pourquoi celles-ci ont été préalablement scarifiées suivant le protocole utilisé par Amsellem (2000). Il consiste à tremper les graines 45 minutes dans de l'acide sulfurique

à 95%, à les rincer avec de l'eau distillée avant de les semer. Les températures fraîches en saison hivernale (juillet-août) pourraient inhiber la germination en juillet. C'est pourquoi, la même expérience a été renouvelée en plein été (janvier 2002).

V-1.3. Résultats

V-1.3.1. Diversité floristique au niveau d'une tamarinaie naturelle (400 m², août 2002, Fig. V-1.1)

Au niveau de la strate supérieure (> 400 cm) 39 individus sont observés, dont 38 appartiennent à des espèces indigènes: *Cyatha glauca* (14 individus), *Monimia rotundifolia* (8), *Acacia heterophylla* (4), *Weinmannia tinctoria* (4), *Aphloia theiformis* (2), *Antirhea borbonica* (1), *Claoxylon glandulosum* (1), *Dombeya pilosa* (1), *Gaertnera vaginata* (1), *Hypericum lanceolatum* (1), *Nuxia verticillata* (1). Un seul est exotique: *Solanum mauritianum* (1 individu).

Parmi les individus supérieurs à 100 cm de hauteur, 181 ont été recensés: 159 indigènes et 22 exotiques. Parmi les espèces indigènes, six espèces supplémentaires sont inventoriées. Les plus représentées sont: *Chassalia gaertneroides* (45), *Antirhea borbonica* (13), *Gaertnera vaginata* (17), *Nuxia verticillata* (13). *Acacia heterophylla* (9), *Cyathe glauca* (16), *Monimia rotundifolia* (9) sont présentes en effectifs plus grands. Pour les espèces exotiques, *Rubus alceifolius* (15 individus) et *Fuchsia magellanica* (1) sont les nouvelles espèces observées. *Solanum mauritianum* est toujours présente (6).

Au niveau des strates inférieures, 391 individus mesurent moins de 100 cm de hauteur. Parmi les espèces indigènes, 9 (29 individus) sont observées au niveau de la strate 25-100 cm et 13 (347 individus) au niveau de la strate 5-25 cm. Les espèces indigènes les plus représentées sont *Astelia hemichrysa* (185 individus) et 2 fougères, *Asplenium attenuatum* (75) et *Asplenium lineatum* (45). Deux espèces exotiques sont présentes: *R. alceifolius* (5 individus au niveau de chacune des 2 strates, 5-25 cm et 25-100 cm) et *Fuchsia magellanica* (5 individus uniquement au niveau de la strate 5-25 cm).

En considérant les différentes strates sur l'ensemble de la parcelle de 400 m², 28 espèces indigènes et 3 espèces exotiques sont répertoriées.

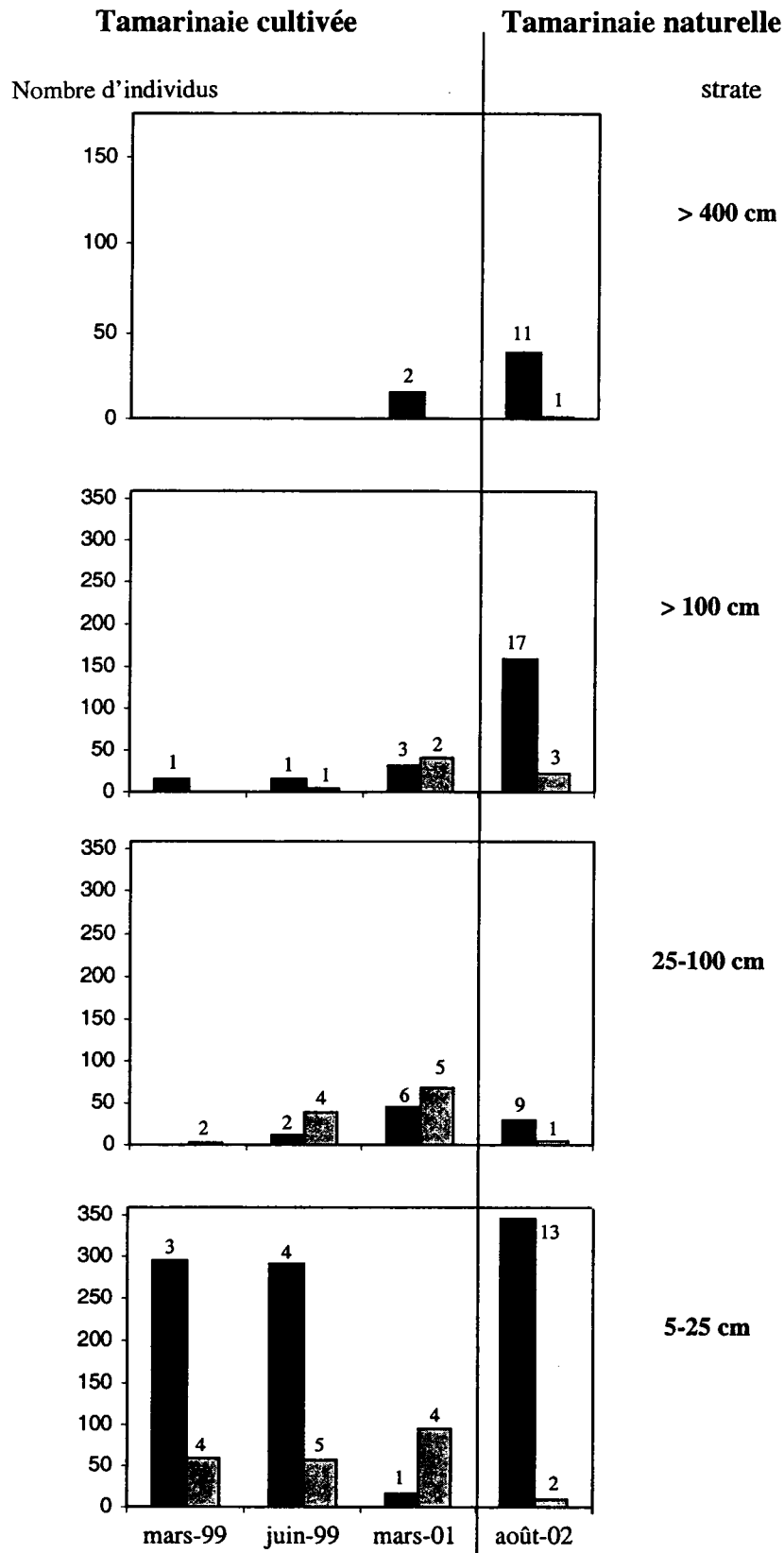


Figure V-1.1. Variation au cours du temps du nombre d'individus d'espèces exotiques (en gris clair) et indigènes (en gris foncé) au niveau de 4 parcelles (100 m² chacune) de régénération forestière (tamarinaie cultivée dont la coupe des arbres d'œuvre a été effectuée en octobre 1998) et au niveau de 4 parcelles (100 m² chacune) de tamarinaie naturelle. Les différentes strates observées sont indiquées. Le nombre d'espèces différentes est précisé au-dessus de chaque histogramme. Les fougères arborescentes (*Cyathea glauca*) préservées après la coupe sylvicole sont également présentes (14 individus) au niveau des strates >100 cm et > 400 cm.

V-1.3.2. Variation au cours du temps de la diversité floristique au niveau d'une parcelle de régénération forestière d'*Acacia heterophylla*

Variation sur une zone de 400 m² (Fig. V-1.1)

Au niveau de la strate supérieure (> 400 cm), 15 individus ont été préservés lors de la coupe (novembre 1998): 14 *Cyathea glauca* et 1 *Nuxia verticillata*. Au niveau de la strate > 100 cm, les mêmes espèces qu'au niveau de la strate > 400 cm sont observées. Elles correspondent aux individus maintenus après coupe sylvicole.

4 mois après (mars 1999) la coupe (novembre 1998), 358 individus inférieurs à 100 cm de hauteur ont été recensés. *Acacia heterophylla* domine (297 individus) au niveau de la strate herbacée (5-25). Deux autres espèces indigènes sont présentes *Blotiella pubescens* et *Nuxia verticillata* mais en petit nombre, respectivement 4 et 1 individus sur les 400 m² observés. Quatre espèces exotiques (60 individus) sont également présentes: *Rubus alceifolius* (46), *Solanum mauritianum* (6), *Juncus effusus* (6) et *Fuchsia x exoniensis* (2). Au niveau de la strate 25-100 cm, 2 espèces exotiques sont recensées: *Rubus alceifolius* (2 individus), *Solanum mauritianum* (1). Toutes strates confondues, 3 espèces indigènes et 4 exotiques sont répertoriées sur les 400 m².

8 mois après débardage des arbres de la parcelle, 291 individus appartenant à des espèces indigènes sont recensés au niveau de la strate 5-25 cm et 12 au niveau de celle comprise entre 25 et 100 cm. 4 espèces différentes cohabitent: *Acacia heterophylla* (280 individus), *Blotiella pubescens* (7), *Psiadia anchusifolia* (3) et *Hubertia ambavilla* (1). Pour les espèces exotiques 56 individus sont présents entre 5-25 cm de hauteur et 39 entre 25-100 cm. Quatre espèces différentes sont enregistrées au niveau de ces 2 strates: *Rubus alceifolius* (respectivement 34 et 27 individus), *Solanum mauritianum* (respectivement 15 et 2 individus), *Juncus effusus* et *Fuchsia x exoniensis*. Une espèce supplémentaire est recensée au niveau de la strate 5-25: *Begonia cucullata*. Pour les individus de hauteur supérieur à 100 cm, on retrouve ceux déjà présents en mars 1999 qui ont été préservés lors de la coupe sylvicole. Certains individus (4) de *Rubus alceifolius* ont fait leur apparition au niveau de cette strate. Toutes strates confondues, 5 espèces indigènes et 5 exotiques sont répertoriées sur les 400 m².

Nombre d'individus

strate

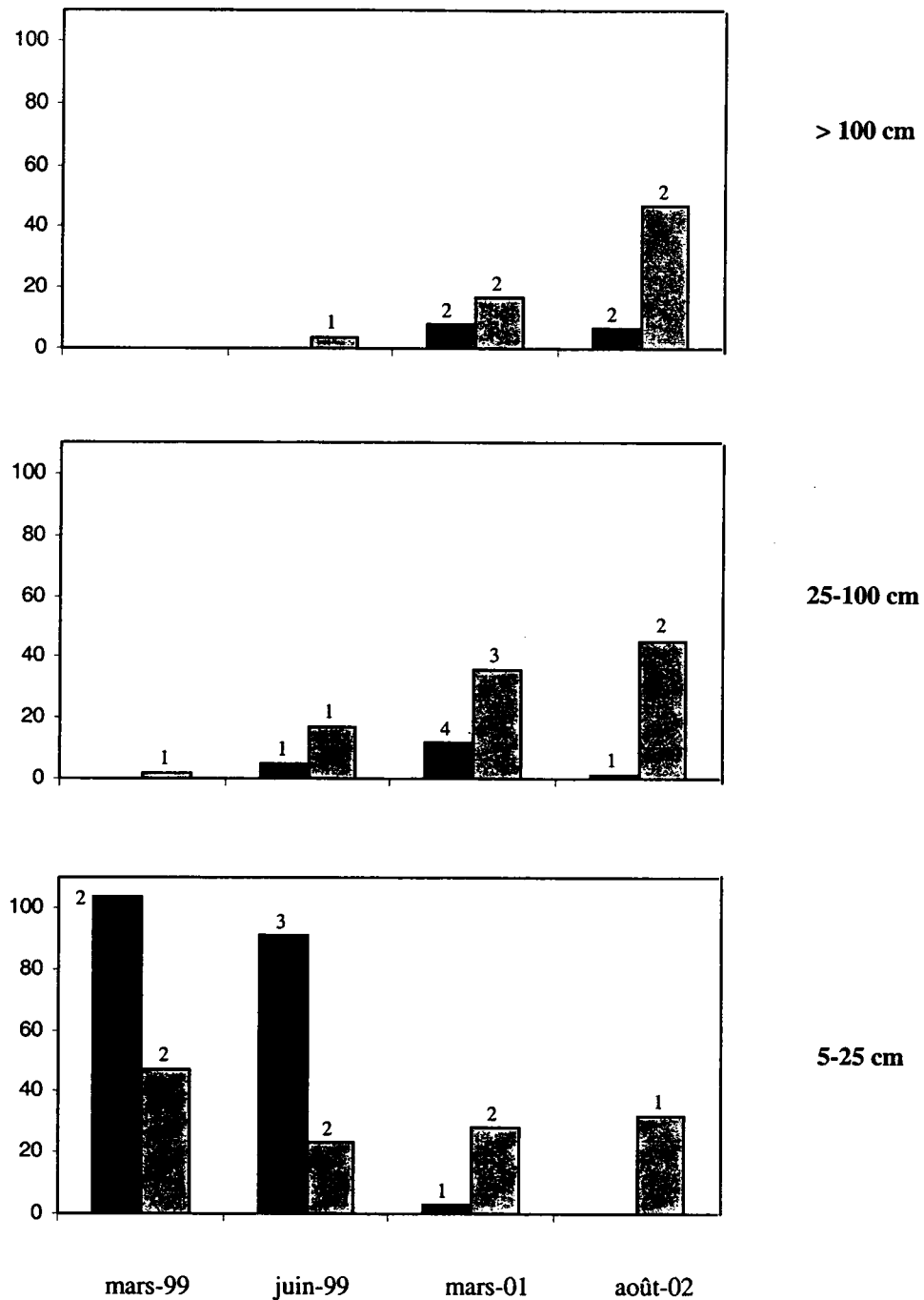


Figure V-1.2. Variation au cours du temps du nombre d'individus d'espèces exotiques (en gris clair) et indigènes (en gris foncé) au niveau d'une parcelle (100 m²) de régénération forestière (créé en octobre 1998) où *Rubus alceifolius* est présent au début de l'expérience. Les différentes strates observées sont indiquées. Le nombre d'espèces différentes est précisé au-dessus de chaque histogramme.

Perturbations anthropiques: tamarinaie cultivée

16 mois après la coupe, le nombre d'individus appartenant à des espèces exotiques est pour la première fois plus grand que celui appartenant à des espèces indigènes. Ces nombres sont, respectivement pour les strates 5-25 cm, 25-100 cm et supérieure à 100 cm, de 16, 45 et 32 (dont 15 individus > 100 cm déjà présents au début de l'expérience) pour les espèces indigènes et de 96, 69 et 42 pour les espèces exotiques. *Acacia heterophylla* (68 individus), *Psiadia anchusifolia* (4), *Dombeya ficulnea* (1), *Hubertia ambavilla* (1) et *Monimia rotundifolia* (1) représentent les espèces indigènes. Excepté pour *Acacia heterophylla* (respectivement 16, 37 et 15 individus des strates inférieures aux strates supérieures) les autres espèces indigènes mesurent toutes entre 25 et 50 cm de hauteur. Parmi les espèces exotiques, *Rubus alceifolius* (respectivement, 31, 38 et 30 individus des strates inférieures aux strates supérieures) et *Solanum mauritianum* sont observés au niveau des 3 strates (respectivement, 9, 11 et 12 individus des strates inférieures aux strates supérieures). Le jonc, *Juncus effusus* est présent entre 5 et 25 cm (55 individus) et entre 25 et 100 cm (12). *Ageratina riparia* (au niveau de la strate 5-25 cm) et *Fuschia x exoniensis* et *Begonia cucculata* (au niveau de la strate 25-100) sont également présents. Toutes strates confondues, 6 espèces indigènes et 6 exotiques sont répertoriées sur les 400 m².

Variation au niveau d'une parcelle de 100 m²: colonisation par R. alceifolius (Fig. V-1.2)

Sur une parcelle de 100 m² où *R. alceifolius* a été observée dès le début de l'expérience (mars 1999), des relevés floristiques effectués en mars 1999 (soit 4 mois après la coupe) montrent que le nombre d'individus indigènes (104 individus entre 5 et 25 cm de hauteur, aucun au-dessus) est supérieur au nombre d'individus exotiques (47 individus entre 5 et 25 cm de hauteur, 2 entre 25-100 cm). Deux espèces composent les individus de plantes indigènes: *Acacia heterophylla* (102 individus) et une fougère, *Blotiella pubescens* (2). Chez les espèces exotiques, on trouve *Rubus alceifolius* (46 individus dont 2 compris entre 25 et 100 cm de hauteur) et *Solanum mauritianum* (3 individus). Toutes strates confondues, 3 espèces indigènes (y compris *Cyathea glauca* préservée lors de la coupe sylvicole) et 2 exotiques sont répertoriées sur les 100 m².

Perturbations anthropiques: tamarinaie cultivée

En **juin 1999**, au niveau de la strate 5-25, le nombre d'individus indigènes (91) est toujours plus grand que le nombre d'individus exotiques (25). Parmi les espèces indigènes, c'est toujours *Acacia heterophylla* qui domine (88 individus). *Psiadia anchusifolia* fait son apparition (1 individu). Entre 25 et 100 cm de hauteur, 1 seule espèce exotique est observée: *R. alceifolius* (17 individus). Seuls 5 individus d'*Acacia heterophylla* représentent les espèces indigènes. Au-dessus de 100 cm de hauteur, seuls 4 individus de *R. alceifolius* ont été recensés. Toutes strates confondues, 4 espèces indigènes et 2 exotiques sont répertoriées sur les 100 m².

En **mars 2001**, le nombre d'individus des espèces indigènes (3, 12 et 8 pour les 3 strates considérées, respectivement 5-25 cm, 25-100 et > 100 cm) est inférieur à celui des espèces exotiques (28, 36 et 17 pour les mêmes strates). 4 espèces indigènes différentes sont recensées: *Acacia heterophylla* (3, 9 et 6 individus respectivement pour les mêmes strates), *Psiadia anchusifolia* (3 individus, dont 1 entre 25 et 100 cm de hauteur et les 2 autres au-dessus de 100 cm), *Dombeya ficulnea* et *Monimia rotundifolia*. Ces deux dernières espèces ne sont représentées que par 1 seul individu compris entre 25 et 100 cm de hauteur. Chez les espèces exotiques, *R. alceifolius* dominait (26, 32 et 16 individus appartenant à chacune des strates respectives de la plus basse à la plus haute). *Solanum mauritianum* et *Juncus effusus* sont présentes en plus petit nombre, respectivement, 5 (2 entre 5 et 25 cm, 2 entre 25 et 100 cm et 1 de plus de 100 cm de hauteur) et 2 individus (entre 25 et 100 cm de hauteur). Toutes strates confondues, 5 espèces indigènes et 3 exotiques sont aperçues sur la parcelle de 100 m².

En **août 2002**, soit 45 mois après débardage de la parcelle, la flore indigène n'est plus représentée que par 7 individus d'*Acacia heterophylla* (dont 6 de plus de 1 m de hauteur) et 1 seul de *Dombeya ficulnea* (supérieur à 1 m de hauteur). 124 individus appartenant à 2 espèces exotiques sont comptabilisés, *Solanum mauritianum* (3 individus, dont 2 supérieurs à 100 cm de hauteur) et *R. alceifolius* (32 individus compris entre 5 et 25 cm de haut, 44 entre 25 et 100 cm et 47 supérieurs à 1 m de hauteur). Cette dernière espèce recouvre presque la totalité de la parcelle de 100 m². Toutes strates confondues, 3 espèces indigènes (y compris *Cyathea glauca* préservée lors de la coupe sylvicole) et 2 exotiques sont répertoriées sur les 100 m².

V-1.3.3. Croissance et mode de propagation d'*Acacia heterophylla* et de *Rubus alceifolius* en parcelle de régénération forestière

Rubus alceifolius est localisé au niveau de certaines zones de la parcelle de régénération. Les observations faites sur le terrain (au niveau de la parcelle de régénération de 100 m² décrite précédemment) montrent que la majorité de ces individus (62.5 %) est issue de boutures ou de microboutures. Le mode de propagation des autres individus est resté indéterminé. Il a en effet été parfois difficile de distinguer si certains individus étaient issus d'une graine ou d'une microbouture. Cette dernière peut se dégrader au cours du temps. Les travaux de sylviculture consistant à couper en morceaux et à déraciner les souches, aucun individu issu de rejet de souche ou de marcottage n'a été observé au début de l'expérience.

La longueur moyenne des axes présents, au début de l'expérience, en mars 1999, est 1.93 fois plus importante chez les individus de *R. alceifolius* (23.4 ± 3.4 cm) que chez ceux d'*Acacia heterophylla* (12.1 ± 1.9 cm). La différence de longueur moyenne des axes chez ces 2 espèces s'accroît au cours du temps jusqu'à la date t+84 (en juin 99, 49.8 cm de longueur pour les individus de *R. alceifolius* versus 29.9 cm pour ceux d'*A. heterophylla*) (Fig. V-1.3).

On a vu d'autre part, que le nombre d'individus d'*Acacia heterophylla* est important au début de l'expérience (104 individus en mars 1999). Il diminue ensuite progressivement au cours du temps (7 individus en août 2002). Pour *Rubus alceifolius*, ce phénomène est inversé, puisqu'on observe 46 individus au début de l'expérience (mars 99) contre 121 en août 2002.

V-1.3.4. Etude comparative de croissance et de taux de germination des *Rubus* exotique et indigène au niveau d'une tamarinaie cultivée

Développement de boutures au cours du temps (Fig. V-1.4)

Trois mois après la mise en place des boutures de *R. alceifolius* (45) et de *R. apetalus* (45) au mois de novembre 2000, 1 seule bouture de *R. alceifolius* s'est développée. De nombreux bourgeons présents sur ces boutures ont semblé t-il être desséchés par le soleil.

Longueur (cm)

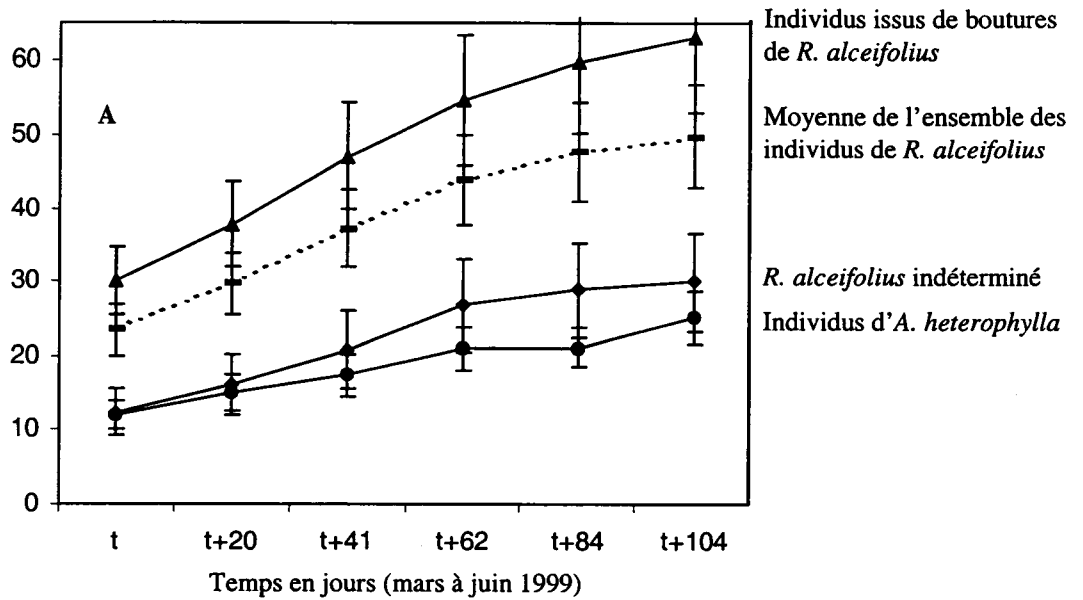


Figure V-1.3. Longueur moyenne (\pm erreur standard) des axes de *Rubus alceifolius* et d'*Acacia heterophylla* présent sur une parcelle de régénération de 100 m². Les individus de *R. alceifolius* issus de boutures et ceux dont le mode de multiplication n'a pu être déterminé sont précisés. La moyenne de la longueur totale des individus de *R. alceifolius* est indiquée.

Longueur (cm)

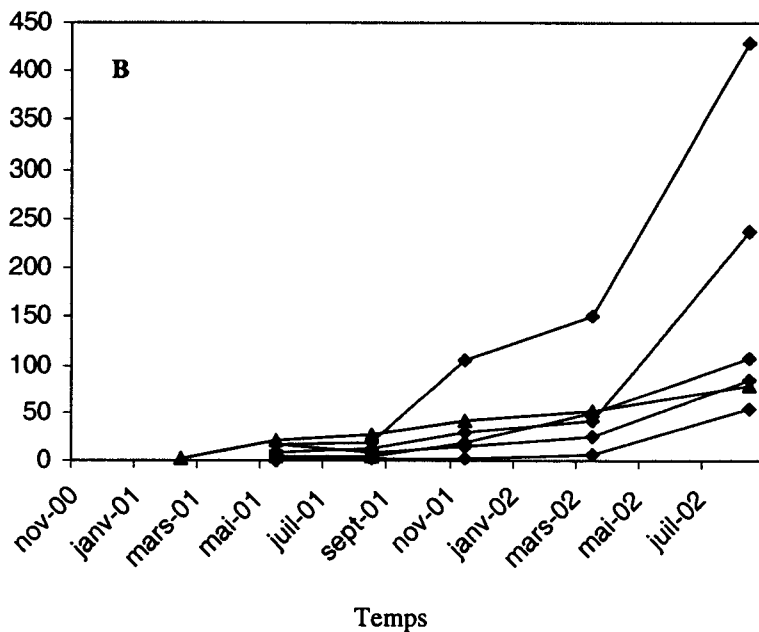


Figure V-1.4. Longueur cumulée des axes issus de boutures de *Rubus alceifolius* mis en place en sous-bois cultivé d'*Acacia heterophylla*.

Perturbations anthropiques: tamarinaie cultivée

Les boutures n'ont donc pas résisté à la période sèche qui a été tardive cette année. L'unique bouture mise en place s'est développée et la longueur cumulée des axes mis en place est de 78 cm en août 2002.

Trois mois après la mise en place de la première expérience (soit en février 2001), de nouvelles boutures sont installées. Onze (sur 45) boutures de *R. alceifolius* débutent leur croissance contre seulement 1 (sur 45) de *R. apetalus* var. *apetalus* (4 cm de hauteur). Six mois plus tard (12/08/01), en plein hiver, l'unique bouture de *R. apetalus* est retrouvée morte. Par contre, 8 boutures de *R. alceifolius* persistent (longueur cumulée des axes de 57.5 cm). Cinq d'entre elles poursuivent leur développement à la saison sèche (la longueur cumulée des 5 axes est de 169 cm le 13/11/01). Elles semblent alors suffisamment développées (longueur cumulée de 272 cm le 5/03/02) pour se maintenir au cours des conditions climatiques hivernales plus difficiles (gelée matinale). Un an et demi après leur mise en place, ces 5 boutures ont donc survécu. Elles poursuivent alors leur développement (longueur cumulée des axes de 912 cm). Des axes secondaires vigoureux se sont formés à la base des premiers axes issus des boutures. Le diamètre moyen des axes mis en place a également progressé au cours du temps (Tableau V-1.1).

Suivis de germination

Les résultats obtenus montrent que 3.75% des graines de *Rubus alceifolius* ont germé au mois de juillet 2001 (Tableau V-1.2). Une seule germination (0.83%) de *R. apetalus* var. *apetalus* sur les 240 graines mises en place, est observée en juillet. La même expérience réitérée au mois de janvier 2002 ne révèle aucune germination de graines des 2 espèces de *Rubus* étudiés.

Banque de graines de Rubus alceifolius

Aucune graine de *R. alceifolius* n'a été observée sur les 16 échantillons de sol, qu'ils soient prélevés sous peuplement de *R. alceifolius* ou sous tamarinaie.

Perturbations anthropiques: tamarinaie cultivée

Tableau V-1.1. Nombre de boutures (NB), longueur cumulée (LC) et diamètre moyen (DM) des axes issus de boutures de *Rubus alceifolius* et *Rubus apetalus* var. *apetalus* au cours du temps. 45 boutures de chacune des espèces ont été mises en place en sous-bois de tamarinaie (*Acacia heterophylla*) cultivée en novembre 2000. Peu d'individus se développèrent à cette époque. La même expérience a été renouvelée en février 2001. Les valeurs indiquées entre parenthèse correspondent aux valeurs de l'unique bouture qui s'est développée en novembre 2000.

	23/11/00	12/02/01	17/05/01	12/08/01	13/11/01	5/03/02	20/08/02
NB de <i>R. alceifolius</i>	45		1	1	1	1	1
		45	11	8	5	5	5
NB de <i>R. apetalus</i> var. <i>apetalus</i>	45						
		45	1				
LC <i>R. alceifolius</i> (cm)		0 (2)	68 (21)	57.5 (26)	169 (41)	272 (52)	912 (78)
DM <i>R. alceifolius</i> (mm)			(3.7)	3.2 (3.8)	3.76 (4.2)	4.1 (4.4)	6.7 (5.3)

Tableau V-1.2. Nombre de germinations de *Rubus alceifolius* et *Rubus apetalus* var. *apetalus*. Le nombre de graines scarifiées et mis en place au début de l'expérience est précisé. Le nombre et le pourcentage (indiqué entre parenthèse) de graines ayant germées sont indiqués. L'expérience a été faite à 2 reprises, en juillet 2001 et en janvier 2002.

	date	Nombre de graines	Nombre de germination
<i>R. alceifolius</i>	07/01	240	9 (3.75%)
	01/02	240	0
<i>R. apetalus</i> var. <i>apetalus</i>	07/01	240	2 (0.83%)
	01/02	240	0

V-1.4. Discussion

V-1.4.1. Diversité spécifique comparée entre tamarinaie cultivée et naturelle

Les résultats montrent que la diversité floristique est plus grande en parcelle de forêt naturelle (excepté les épiphytes, 28 espèces indigènes et 3 exotiques ont été recensées pour une surface de 400 m²) qu'au niveau de la parcelle de régénération forestière (12 espèces maximum, 16 mois après coupe) (Fig. V-1.1). Le nombre d'espèces observé au niveau de la parcelle de régénération forestière est très faible. Il est constitué pour moitié d'espèces exotiques et pour autre moitié d'espèces indigènes, 8 mois et 16 mois après la coupe. Proportionnellement, le nombre d'espèces indigènes en parcelle naturelle est 9.33 fois plus grand que le nombre d'espèces exotiques.

Du fait que la majorité des arbres ait été exploitée et que seuls quelques individus de fougères arborescentes (*Cyathea glauca*) aient été préservés (14) en parcelle de régénération sylvicole, le nombre d'individus présents, au niveau des strates > 100 cm est très faible en comparaison avec ceux observés en parcelle naturelle. Le nombre d'individus présents au niveau de la strate 5-25 cm est légèrement supérieur en forêt naturelle (347 individus pour 400 m²) comparée à une parcelle de tamarinaie cultivée (297 individus dont 292 *Acacia heterophylla* observés en mars 1999). Le Tamarin des hauts (*Acacia heterophylla*) est l'espèce la plus représentée en parcelle de régénération sylvicole. Elle diminue progressivement au cours du temps (seulement 68 individus en mars 2001). Cette diminution est-elle liée à l'action des espèces envahissantes ou tout simplement au cycle de régénération naturelle chez cette espèce?

Michon (1998) signale que 100 000 tiges/ha sont présentes la première année après coupe à blanc. Après application des consignes sylvicoles et morts naturelles de quelques individus, ces densités ne sont plus que de 10 000 tiges/ha après 1 an et de 2500 tiges/ha 3 à 6 ans après la coupe. Dans notre cas, nous observons uniquement 7250 individus/ha 5 mois après coupe à blanc, 1700 tiges/ha et 700 tiges/ha, successivement 17 et 34 mois après. Comparativement, au niveau de la tamarinaie cultivée (dont les arbres sont âgés de 25 ans), 500 tiges/ha sont présentes alors qu'en tamarinaie naturelle seulement 225 tiges/ha sont recensées.

Les espèces exotiques présentes au niveau de la parcelle de régénération sylvicole, sont par nombre d'individus décroissant: *Rubus alceifolius*, *Juncus effusus*, *Solanum mauritianum*, *Fuchsia x exoniensis*, *Begonia cucullata*, *Ageratina riparia*. *R. alceifolius*, *S. mauritianum* et *B. cucullata* sont déjà connues pour être très envahissantes à la Réunion, elles font parties des 33 espèces les plus dangereuses, capables d'envahir les habitats naturels (MacDonald *et al.*, 1991). Le nombre d'individus d'espèces exotiques augmente nettement au cours du temps (63 en mars 1999, 99 en juin 1999 et 207 en mars 2001). En parcelle de forêt naturelle, même si les 3 espèces présentes possèdent des individus (22 sur les 400 m² observés) supérieurs à 100 cm de hauteur, seuls quelques individus de *Rubus alceifolius* (10 individus) et *Fuchsia magellanica* (5 individus) persistent au niveau des strates inférieures à 100 cm, mais ne semblent pas s'y étendre. La présence de ces espèces envahissantes paraît être en relation avec les travaux forestiers effectués à proximité. Elle pourrait aussi être liée au chemin touristique (situé à moins de 300 m à vol d'oiseau du site d'étude) où du fait certainement de l'ouverture du milieu, les espèces envahissantes sont plus abondantes (voir Baret *et al.*, soumis c pour un exemple similaire).

Nos résultats vont dans le même sens de ceux de Tilman *et al.* (1997), Lavorel *et al.* (1999), Symstad (2000) et Dukes (2001). Ils confirment les hypothèses d'Elton (1958) qui pensait que des communautés diversifiées pouvaient mieux résister aux espèces envahissantes. Néanmoins, même si des modèles théoriques avaient déjà affirmé les idées d'Elton (Case, 1990; Shigesada & Kawamoto, 1997), le mécanisme qui permettrait aux communautés les plus diversifiées de mieux résister aux invasions reste obscur. Une plus forte résistance des communautés les plus diversifiées pourrait être liée à l'action d'espèces clefs au sein de l'écosystème et non pas à l'ensemble des espèces présentes. Ainsi, le faible degré d'envahissement de ces communautés diversifiées pourrait être attribué à la plus grande probabilité des espèces clefs à être incluses au sein de ces habitats (Huston, 1997). Par ailleurs, Lonsdale (1999) et Stohlgren *et al.* (1999) observent une corrélation positive entre forte diversité spécifique des espèces natives et celle des espèces introduites. Fine (2002) pense qu'il existe un lien entre ces 2 théories aux idées opposées. En effet, dans la majorité des cas, les résultats montrent qu'une forte diversité covarie avec différents facteurs comme

l'humidité et l'hétérogénéité des habitats et que ces facteurs sont eux-mêmes corrélés à une forte diversité de plantes exotiques (Levine & D'Antonio, 1999; Lonsdale, 1999).

Nous avons vu dans notre cas, une forte diversité d'espèces indigènes, proportionnellement aux espèces exotiques au sein d'une tamarinaie naturelle, comparée à une tamarinaie cultivée. Malgré tout, parmi les différentes espèces indigènes, certaines pourraient être des espèces clefs, empêchant la forte propagation des espèces exotiques au sein de ces habitats.

Comment ces espèces exotiques peuvent-elles alors envahir plus facilement la tamarinaie cultivée? Pour répondre à cette question nous avons étudié plus précisément l'une des espèces les plus menaçantes (*Rubus alceifolius*) et qui demande le plus d'investissements de la part des gestionnaires forestiers.

V-1.4.2. *Rubus alceifolius*: une espèce compétitive

Nos résultats montrent qu'une majorité des individus de *R. alceifolius* qui se développent lors de la régénération provient essentiellement de boutures (> 62.5%) issues d'individus présents dans la forêt avant la coupe. Dans cette situation, *R. alceifolius* devient rapidement abondant (≈ 2 individus/m², 3 mois seulement après débardage de la forêt). Dans cette forêt de production, l'apport de lumière après débardage favorise l'apparition de nombreuses plantules d'*Acacia heterophylla* (environ 0.7 individus/ m², 4 mois après coupe sylvicole) (Fig. V-1.2).

Les relevés floristiques montrent que 4 mois après coupe sylvicole, 2 espèces indigènes (104 individus) et 2 espèces exotiques (49 individus) sont présentes. Parmi les espèces indigènes, *Acacia heterophylla* est largement dominante (102 individus). Ces résultats confirment les observations faites par Michon (1998) et Sigala (1998) qui indiquaient que le Tamarin des hauts (*Acacia heterophylla*) germait en grande quantité après coupe à blanc. Le nombre d'individus d'*Acacia heterophylla* reste important (96 individus) 8 mois après le débardage de la parcelle. Cinq sont déjà supérieurs à 25 cm de hauteur. Parmi les espèces exotiques, *Rubus alceifolius* domine (47 individus dont 2 déjà supérieurs à 25 cm de hauteur). *Rubus alceifolius* reste la principale espèce envahissante avec 17 individus (sur 44, toutes strates confondues) entre 25 et 100 cm de hauteur et 4 individus supérieurs à 100 cm de hauteur.

16 mois après coupe sylvicole *Rubus alceifolius* (74 individus dont 16 de plus de 100 cm de hauteur) domine largement sur cette parcelle de 100 m² et constitue pratiquement un massif monospécifique (121 individus dont 45 supérieurs à 100 cm de hauteur) 33 mois après débardage au niveau d'une tamarinaie cultivée. Parmi les espèces indigènes, quelques *Acacia heterophylla* résistent (6 individus) ainsi qu'un *Dombeya ficulnea*.

V-1.4.3. Croissance comparée de *Rubus alceifolius* et d'*Acacia heterophylla*

La longueur moyenne des axes de *R. alceifolius* est près de 2 fois plus grande au début de l'expérience (4 mois après débardage) que celle d'*Acacia heterophylla*. Cette différence de longueur augmente au cours du suivi des croissances (Fig. V-1.3). Nous confirmons ici un trait distinctif des espèces envahissantes: leur capacité à croître plus rapidement que les espèces indigènes (Grotkopp *et al.*, 2002). La plus grande compétitivité des premières et leur plus grande faculté à résister aux perturbations comparativement aux espèces indigènes sont des caractères connus (Lonsdale, 1999). Pour *Rubus alceifolius*, sa croissance plus rapide que celle d'*Acacia heterophylla* pourrait être liée à son type biologique. Baret *et al.* (2003), ont montré que son développement intermédiaire entre celui d'une liane et d'un buisson lui permettait de coloniser les milieux ouverts comme les milieux plus ou moins fermés (voir aussi Baret, 1999). Une fois installée sur les lieux, *Rubus alceifolius* va pouvoir se développer rapidement. On peut penser que même si *R. alceifolius* ne peut pas fructifier à haute altitude, sa phase juvénile est relativement courte. L'atteinte de la phase 'adulte' peut-être révélée chez cette espèce par la formation de nouveaux individus *via* le marcottage. Ce mode de propagation peut en effet être considéré chez cette plante comme un indicateur du passage à un stade adulte mature puisque son développement sera rapide et la marcotte mise en place pourra développer de nouvelles marcottes ou rejets de souche l'année suivante, favorisant l'extension horizontale de la population (Chap. II-2) et gêner les processus de régénération des espèces indigènes. Nous montrons ici qu'une espèce peut gêner les processus de régénération des espèces indigènes sans pour autant atteindre un stade mature généralement marqué par la capacité à fructifier, mais en se développant uniquement de manière végétative. Certains axes issus de boutures se sont marcottés dès le mois de septembre 1999 (moins d'un an après la coupe à blanc, obs.

pers.). Ces nouveaux individus se développent plus rapidement que des plantules (Baret *et al.*, Chap. II-2). Ils peuvent donc coloniser et envahir plus hâtivement le milieu.

Daehler (1998) pense par ailleurs que le stratège-r (espèce pionnière, temps de régénération court, période juvénile courte, forte fécondité et taux de croissance élevé) et la faculté d'osciller entre les stratèges r et K (espèce pérenne, temps de régénération long et taux de croissance plus faible) sont des caractéristiques communes permettant le succès d'une invasion. Chez *Rubus alceifolius*, c'est cette stratégie de développement (faculté d'osciller entre les stratèges r et K) qui semble lui permettre d'envahir assez rapidement le milieu. En effet, le bouturage permet à cette espèce de se développer semble-t-il plus rapidement que des individus issus de semis (Chap. II-2), en formant des peuplements monospécifiques, après 2 ans et demi de développement, capables d'étouffer la végétation indigène. A titre comparatif, Rejmánek & Richardson (sous presse) montrent que la majorité des pins envahissants ont une période juvénile inférieure à 15 ans. Ce trait est considéré comme caractéristique chez les espèces envahissantes (Rejmánek & Reichard, 2001).

V-1.4.4. Caractéristiques biologiques comparées d'une ronce envahissante et d'une ronce indigène

Les comparaisons de capacité de propagation et de croissance entre le *Rubus* indigène et le *Rubus* envahissant, montrent que la faculté de bouturage de *R. alceifolius* est plus importante et plus efficace dans le temps (11.1 % contre 0 % pour *R. apetalus* 1 ans après mise en place des boutures). Bien que relativement faible (3.75%), son pouvoir germinatif est supérieur à celui de *R. apetalus var. apetalus* (0.83%). Néanmoins, aucune germination de ces 2 espèces n'a été observée en saison estivale. Les capacités de germination de ces espèces pourraient donc dépendre de la période de l'année et par conséquent des différents paramètres environnementaux qui s'en suivent. Des données publiées indiquent en effet, que des graines de mûriers des régions tempérées germent principalement au printemps (Kerr, 1954; Watson, 1958). C'est le cas par exemple de *Rubus fruticosus* en Australie (Bruzese, 1998). Des essais de germinations devraient donc être effectués tout au long de l'année pour observer si *Rubus alceifolius* peut germer de manière plus ou moins homogène au cours de celle-ci. Les différentes

expériences et observations de terrains laissent toutefois présager une meilleure capacité germinative chez *R. alceifolius* de juillet (saison hivernale) à décembre (saison estivale) lorsque les précipitations sont suffisantes (Chap IV-2 et V-2). Rares sont les études quantitatives qui comparent espèces indigènes et exotiques de même genre. Néanmoins, une étude récente montre des différences significatives dans la capacité photosynthétique de *Rubus* exotiques comparée à celle de *Rubus* indigènes (McDowell, 2002).

V-1.4.5. Vers une meilleure gestion du milieu...

Miguet (1980) pensait que la profusion de *R. alceifolius* au niveau du plateau de Bélouve était liée à une dissémination abondante des graines par les oiseaux frugivores. Nous avons montré dans cette étude que cette hypothèse était fautive puisque aucune graine n'a été observée dans le sol et qu'au niveau de parcelle de régénération forestière, la majorité des individus provenaient du développement de boutures.

Ainsi, comme l'avait déjà évoqué LeBourgeois (1998), nous pouvons certifier que les travaux de débroussaillage qui précèdent la coupe, favorisent la propagation de *R. alceifolius*. Nous pouvons préciser que la formation de nouveaux peuplements est initiée par le développement de boutures. Celles-ci vont pouvoir se développer rapidement, puis par rejets de souches et marcottages successifs, former des massifs monospécifiques qui vont se maintenir aisément au niveau du sous-bois relativement clair des tamarinaies cultivées. En effet, au niveau de la tamarinaie primaire, le sous-bois riche en espèces est plus sombre. L'installation des espèces exotiques y est donc plus difficile (voir Chap. 4-1).

Les résultats obtenus confirment les récentes observations faites par les agents forestiers. Sigala (1998) et Michon (1998) signalent en effet qu'au moment de la coupe rase, la concurrence entre *Rubus alceifolius* et *Acacia heterophylla* est très forte. Ces auteurs ajoutent qu'en l'absence d'intervention humaine, *R. alceifolius* empêche toute régénération efficace d'*A. heterophylla*. Les travaux de lutte effectués de nos jours s'étalent sur 4 ans et sont très onéreux (Parret, 1990). La première année consiste en l'arrachage manuel de jeunes plants de *Rubus* et au recépage des plants plus âgés. La seconde année, les repousses sont traitées chimiquement avec une solution de fosamine

ammonium. De nouveaux arrachages manuels et traitements chimiques sont réalisés la troisième année. Enfin, des contrôles et derniers arrachages sont effectués la quatrième année. Cette méthode de lutte à Bélouve est certes efficace mais se traduit par un coût de 2238 €/ ha (Parret, 1990).

Ainsi, dans un but de gestion forestière plus appropriée à *Rubus alceifolius* et suite à nos résultats, nous pouvons proposer une méthode de lutte plus adaptée contre cette espèce. Tout d'abord, les travaux forestiers (notamment de débroussaillage) devraient être préférentiellement effectués en période de sécheresse, juste après la saison hivernale (septembre-octobre). A cette époque, les bourgeons présents sur les axes ou portions d'axes de la ronce seront rapidement desséchés après 2 ou 3 jours seulement de plein ensoleillement. Pour éviter la formation d'un trop grand nombre de boutures, les individus de *R. alceifolius* doivent être déracinés et laissés tel quel sur les arbres porteurs. L'extrémité des axes de *R. alceifolius* (capables de s'enraciner) doit être éloignée du sol afin d'éviter tout marcottage. Un suivi de la zone infestée 1 an après la première intervention est nécessaire mais peut être rapidement effectué. Enfin, Miguet (1980) propose, pour lutter contre *R. alceifolius* et *Solanum mauritianum*, les 2 espèces gênant le plus la croissance d'*Acacia heterophylla*, l'introduction d'un sous-étage d'essences d'ombre sous la tamarinaie. En effet, ces espèces diminueraient le degré de luminosité nécessaire au bon développement de la plupart des espèces envahissantes sur ce site. Nous pouvons de plus suggérer qu'aucune espèce supplémentaire ne doit être introduite puisque celles-ci sont déjà présentes au niveau de parcelles de régénération sylvicole. Favoriser leur développement au même titre que les individus d'*Acacia heterophylla* devrait donc être suffisant. *Rubus alceifolius* ne se maintiendrait qu'au niveau des chablis ou chemins forestiers (Chap. IV-1 et V-2). Compte-tenu de son incapacité à fleurir à haute altitude (Baret *et al.*, soumis a) et du fait d'un stock de graines inexistant sur Bélouve, *R. alceifolius* pourrait, à travers des techniques de lutte adaptées (évoquées dans ce paragraphe), être progressivement éradiquée sur la totalité du plateau.

V-2. Invasive bramble (*Rubus alceifolius* Poiret) colonization patterns along newly opened rainforest trails in Réunion Island.

Stéphane Baret, Dominique Strasberg, Thomas LeBourgeois. Soumis c.
Forest Ecology and Management.

Keywords: forest trails; tropical lowland rainforest; alien plant invasion; *Rubus alceifolius*; LAI variation; reserve management

V-2.1. Introduction

Humid tropical lowland forests in the southwestern Indian Ocean region, especially in the Mascarene archipelago, are highly fragmentary, biologically valuable but highly endangered (Lorence & Sussman, 1986, 1988; Olson & Dinerstein, 1998). It is essential to forecast the outcome of forest management initiatives and the impact of invasive species on these ecosystems. The opening by gaps in these forests is a common type of disturbance which has been the focus of several studies (e.g. Withmore, 1989; King & Grace, 2000). Natural recolonization of these gaps is dependent on the new light, temperature, humidity and wind conditions (Denslow, 1980; Brokaw, 1982) to which the different species are exposed. In the present study, we assessed the effects of another type of disturbance on the colonization patterns of invasive species, i.e. the building of trails in a humid tropical lowland forest in Réunion (21°00'S, 55°30'E). An earlier study by Amor (1975) revealed that a high number of invasive species grow along forest roadsides and that their abundance decreases gradually with the decline in luminosity with penetration into the forest understorey. We thus sought to determine whether building wide trails would promote colonization by invasive species.

Our study was designed to quantify the effects of canopy opening (*via* the building of new trails) on the establishment, growth and reproduction of *Rubus alceifolius*—an alien species that seriously threatens natural ecosystems in Réunion (MacDonald *et al.*, 1991)—in a humid tropical lowland forest. The results enabled us: 1) to gain insight into the invasive strategies of *R. alceifolius*, and 2) to put forward forest management advices to reduce, or at least avoid promoting, the spread of this weed.

Table V-2.1. Growth rate (\pm standard error) of individual plants over a time course and according to the trail width.

Time (days)	Wide trail: 5 m		Narrow trail: 2 m
	All plants (cm)	Plants < 3 cm	All plants <3 cm
t+21	2.364 \pm 0.709 ^a	0.373 \pm 0.124 ^A	0.195 \pm 0.055 ^{b, A}
t+42	2.314 \pm 0.651 ^a	0.455 \pm 0.250 ^A	0.100 \pm 0.052 ^{b, B}
t+63	1.592 \pm 0.478 ^a	0.264 \pm 0.126 ^A	0.060 \pm 0.031 ^{b, B}
t+84	1.237 \pm 0.446 ^a	0.293 \pm 0.166 ^A	0.015 \pm 0.020 ^{b, B}
t+103	0.836 \pm 0.314 ^a	0.176 \pm 0.058 ^A	0.025 \pm 0.019 ^{b, B}
Total	8.137 \pm 11.160 ^a	1.559 \pm 0.701 ^A	0.395 \pm 0.116 ^{b, B}

A Mann-Whitney test was used to compare plants growing along the 5 m wide trail with those growing along the 2 m wide trail. This comparison involved all plants (lower case letters a and b) growing along the wide trail, and then those less than 3 cm long (capital letters A and B). A change of letters between means indicates that for each time period considered (i.e. 21 days) the corresponding distribution is significantly different at the 99% threshold.

V-2.2. Material and methods

R. alceifolius is a native of Southeast Asia and was introduced in Réunion in the 1840s (Jacob de Cordemoy, 1895). This species currently grows in a broad range of habitats (Macdonald *et al.*, 1991) and is present in monospecific patches in the Grand-Etang state nature reserve. We decided to carry out our study in this reserve, which also encompasses a humid tropical lowland forest (550 m ASL). Mean annual rainfall levels in the reserve are high (6307 mm/year) and the mean annual temperature is 20.4°C (Météo France meteorological data for the 1969-1999 period). Forest development initiatives in the reserve often involve opening new access for horseback riding and tourism, including two trails of different widths (5 m and 2 m) that were opened on 18 October 1998. *R. alceifolius* plants were detected over the full width of these trails. Plant growth and the number of nodes produced by each plant were measured over a 4-month period (March-June 1999). The leaf area index (LAI, calculated according to the method described Cournac *et al.*, 2002) was also measured to assess the canopy gap size.

V-2.3. Results

The LAI obtained (n=10 for each site) were 1.08 (\pm 0.06) for the 5 m wide trail, and 2.11 (\pm 0.06) for the 2 m wide trail. The LAI obtained in opening areas was 0.33 (\pm 0.01). The LAI obtained in intact understoreys was 4.53 (\pm 0.1). No *R. alceifolius* germination was noted in these understorey areas. However, 37 *R. alceifolius* plants were detected over a 50 m long area along both trails 5 months after they had been opened (March 1999), even though no plants were present when the trails were initially opened. 27 of these plants (including 12 <3 cm long) were found along the widest trail and 10 (all <3 cm long) along the narrow trail. The growth of these plants was monitored from March to June 1999. 5 months after opening the forest canopy (March 1999), plants growing along the wide trail were significantly more developed (7.01 \pm 1.73 cm long, with 9.42 \pm 0.57 internodes) than those growing along the narrow trail (1.63 \pm 0.25 cm long, with 6.00 \pm 0.83 internodes).

Table V-2.2. Mean number of nodes (\pm standard error) emitted by plants over a time course and according to the trail width.

Time (days)	Wide trail: 5 m		Narrow trail: 2 m
	All plants (cm)	Plants < 3 cm	All plants <3 cm
t+21	1.179 \pm 0.137 ^a	1.000 \pm 0.149 ^A	0.300 \pm 0.153 ^{b, B}
t+42	1.185 \pm 0.093 ^a	1.200 \pm 0.200 ^A	0.500 \pm 0.224 ^{b, B}
t+63	0.920 \pm 0.080 ^a	0.800 \pm 0.133 ^A	0.400 \pm 0.163 ^{b, A}
t+84	1.044 \pm 0.099 ^a	1.000 \pm 0.000 ^A	0.400 \pm 0.221 ^{b, B}
t+103	0.696 \pm 0.098 ^a	0.500 \pm 0.168 ^A	0.300 \pm 0.153 ^{b, A}
Total	4.571 \pm 0.269 ^a	4.500 \pm 0.342 ^A	1.900 \pm 0.547 ^{b, B}

The statistical analyses were the same as those described in Table V-2.1.

To offset this difference and compare the growth rates of plants over a time course and the number of internodes developed, we differentiated plants that were less than and more than 3 cm long at the beginning of the monitoring period (March 1999). Over the 4 month monitoring period, we noted significant differences in growth rates between all plants growing at both sites and also for most plants that were under 3 cm long at the outset (Table V-2.1). Significant differences were also noted with respect to the number of nodes emitted between each monitoring date (Table V-2.2). In September 1999, all plants growing along the narrow trail had wilted. 21 plants were still alive along the wide trail, and the five most developed plants bore fruit during the year 2000 fruiting season (April to June) and 15 others during the 2001 season.

V-2.4. Discussion

The results showed that a wide canopy opening provided sufficient light for *R. alceifolius* to germinate, establish and maintain itself over time. In contrast, the lower luminosity under narrow openings can enable seed germination but not the establishment of plants, which wilt within the first year. The following *R. alceifolius* colonization scenario could occur, as suggested by the results of this study and current knowledge on the biology of this species: after germination, the plant develops through clearly distinct architectural and morphological stages before reaching adulthood and bearing fruit (Baret *et al.*, 2003). In the present study, we also demonstrate that the time required for the plant to germinate, become installed and bear fruit varies according to the development stage of the plant. Some plants are able to bear fruit during the second fruiting season, i.e. 1.5 years after germination, but most do not fruit until the third season, i.e. 2.5 years after germination. These data are in line with the theories put forward by Rejmánek & Reichard (2001) that a short juvenile period is a key trait of invasive plants, especially in disturbed habitats. This period is crucial and governs the invasion of new spaces by these plants. Although several studies have shown that different *Rubus* species germinate and preferentially develop when sufficient light is available (Scott & Draper, 1967; Amor, 1974; Salonen, 1994), none have demonstrated the impact of a canopy opening created by building a new forest trail on the colonization potential of an invasive alien species.

Perturbations anthropiques: chemin forestier

Mature *R. alceifolius* plants produce many bright red fruits that attract fruit-eating birds which subsequently disseminate these seeds nearby (Thébaud, 1989) or further away (Mandon-Dalger, 2002). These seeds accumulate in the forest soil and, since *Rubus* seeds are estimated to remain viable for about 10 years (Marks, 1983), they could germinate once the canopy is opened. The initial plant then spreads by terrestrial layering (Baret *et al.*, 2003) or sprouting (Baret, 1999) to form monospecific patches. These results indicate that forest managers should avoid building wide forest trails and instead opt for small understorey trails that do not create opening in the forest canopy.

Chapitre VI

Conclusion

Conclusion

L'objectif de ce travail était de comprendre les stratégies de reproduction et les mécanismes d'invasion de *Rubus alceifolius* au sein des communautés indigènes de l'île de la Réunion. Nous allons rappeler ici les grandes lignes qui se dégagent des études de terrains et des expérimentations menées durant la thèse. Nous envisagerons comment ces différents résultats peuvent apporter de manière plus générale de nouvelles informations dans la compréhension des facteurs qui expliquent le succès des invasions par les plantes introduites envahissantes. Nous verrons les conséquences que celles-ci entraînent dans le cadre d'une stratégie de lutte adaptée contre *R. alceifolius*. L'importance des perturbations en particulier sera discutée à différentes échelles de perception en s'appuyant sur les résultats de notre travail.

Les résultats obtenus ont mis en évidence chez *Rubus alceifolius* plusieurs traits d'histoire de vie par ailleurs observés pour d'autres espèces envahissantes (caractères résumés dans le Tableau VI-1). Très peu d'études décrivant l'autoécologie des espèces envahissantes ont à la fois quantifié ces traits et relié leurs variations à l'efficacité de l'invasion. Nous avons montré comment ces traits pouvaient varier d'un habitat à l'autre, qu'il soit perturbé naturellement ou par les activités humaines. Ces résultats confirment la nécessité de considérer une invasion comme l'interaction entre l'espèce exotique et l'écosystème envahi. Des revues récentes sur ces questions (Hobbs & Humphries, 1995; Zavaleta *et al.*, 2001) rappellent en effet que l'étude intégrée de l'espèce et de l'écosystème permet de comprendre plus rapidement les mécanismes à l'origine de l'invasion et de gagner en efficacité lors de la mise en place de programme de lutte.

Ces éléments ont de fortes implications pour la biologie de la conservation et ses acteurs. L'approche développée dans la thèse couplant biologie de l'espèce et dynamique de l'habitat apporte un nouvel éclairage aux problèmes de gestion des plantes envahissantes, à l'échelle locale de la parcelle et à l'échelle plus générale de la Réunion.

Conclusion

Tableau VI-1. Impact des traits biologiques et écologiques intervenant dans une propagation et une colonisation efficace de *Rubus alceifolius* à la Réunion. +++: très important, ++: important, +: moyen, -: faible, --: très faible, ---: aucun impact.

	Basse altitude	Haute altitude	Caractéristiques	Références
Forme	+++	+++	Mi-liane, mi-buisson	Chap. II-1
Plasticité phénotypique	+++	+++	Capacité de colonisation varie en fonction de l'altitude	Chap. III-1 et III-2
Taux de croissance	+++	++	Dépend du mode de propagation	Chap. II-2
Fruit-set	+	---	< 0.11	Chap. III-1
Nombre de graines/fruit	+	---	37.5 à basse altitude et diminue avec l'altitude croissante	Chap. III-1 et IV-2
Production de fruits	++	---	80.5/m ² à basse altitude, dépend de l'année et diminue avec l'altitude croissante	Chap. III-1 et IV-2
Banque de graines	+++	---	Diminue avec l'altitude. Peut atteindre des valeurs maximales de 40 000 graines/m ²	Chap. III-1 et IV-2
Taux de germination	++	--	< 20%, dépend du taux de luminosité	Chap. IV-1 et IV-2
Période juvénile	++	++	Entre 1.5 et 2.5 ans	Chap. II-2 et V-2
Multipliation végétative	+++	+++	Marcottes, rejets de souche, boutures (généralement liés aux travaux de lutte mécanique)	Chap. II-2 et III-1
Dissémination	++	+	Par rejets de souche, marcottages (à proximité). Par germinations, à proximité (barochorie, ruissellement) ou à distance (oiseaux frugivores). Par bouturages.	Chap. IV-2
Milieus intacts	+	+	Chablis > 15 m ² Coulées volcaniques Eboulis	Chap. IV-1 Strasberg (1995) Travaux en cours
Milieus perturbés	+++	+++	Tamarinaie cultivée Chemin forestier	Chap. V-1 Chap. V-2

Conclusion

Conséquences pour une stratégie de lutte adaptée

Cette étude s'inscrivait dans un programme de lutte biologique contre *Rubus alceifolius* (contrat Région Réunion REG/97/0307). D'après les résultats obtenus, il est évident que les méthodes de lutte employées doivent être adaptées en fonction des différents habitats envahis et qu'elles ne seront pas les mêmes à basse et à haute altitude (Fig. VI-1).

Compte tenu de la diversité des milieux envahis par cette espèce à la Réunion, il semble difficile de trouver un agent de lutte biologique capable d'une part de s'acclimater à une gamme de températures et d'hygrométrie aussi variée et d'autre part, de s'attaquer à divers caractères biologiques qui font de *Rubus* une espèce envahissante: son importante banque de graines, ses modes de multiplications et de développement variés ou encore des taux de croissance plus ou moins élevés selon les stades de développement. Par ailleurs, introduire un agent de lutte biologique implique une connaissance parfaite de l'impact de cet agent sur les espèces indigènes et exotiques du même genre.

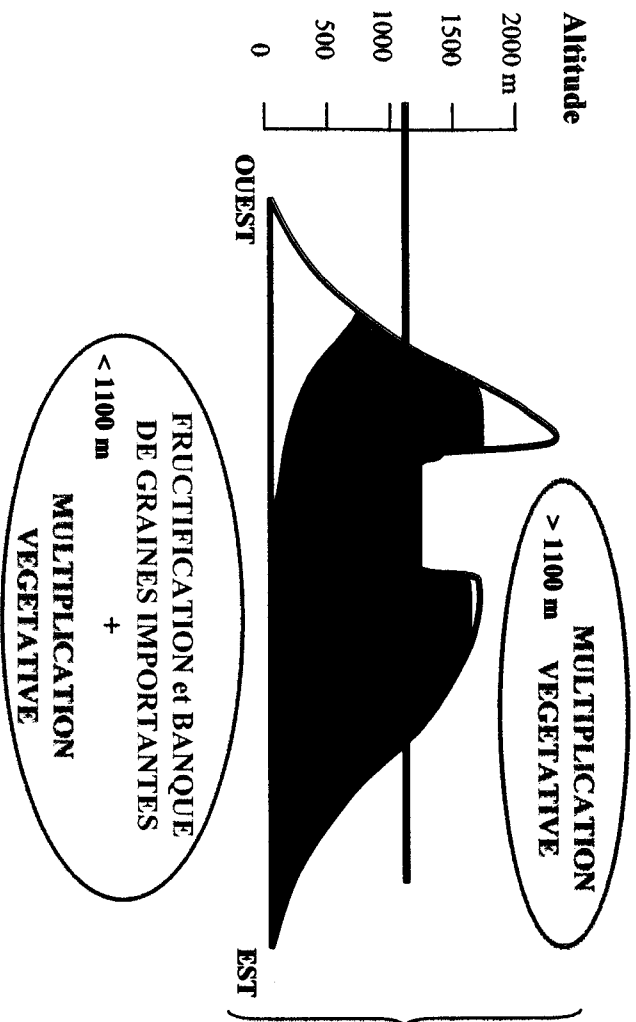
A l'avenir, il nous semble important et urgent de finaliser et de proposer un mode de gestion intégré contre *Rubus alceifolius*. Le choix des méthodes de luttés proposées en fonction des différents habitats devra être discuté selon des objectifs à long terme. Pour cela, nous avons vu qu'étudier seulement les traits biologiques caractéristiques d'une espèce envahissante n'apportait pas d'informations suffisantes dans la conservation des milieux. En effet, l'éradication totale de *R. alceifolius* pourrait être inutile du fait de l'importance des autres espèces envahissantes souvent présentes dans les différents milieux observés. Ces espèces pourraient tout simplement coloniser beaucoup plus rapidement les milieux où *Rubus alceifolius* serait en régression suite à la lutte employée contre celle-ci. C'est pourquoi, il serait intéressant d'étudier la question des invasions à l'échelle des communautés (indigènes et exotiques), en cherchant à comprendre les déterminants de la répartition actuelle des principaux assemblages d'espèces à la Réunion. En particulier, peut-on établir une relation entre la diversité d'une communauté végétale et son degré d'invasion? Pour les prochaines études, il nous semble donc important de prendre en compte l'intégralité de l'écosystème et toutes les interactions qui peuvent y régner et non plus des études au niveau simplement de l'espèce.

Conclusion

La distribution spatiale de Rubus alceifolius

On peut se demander si l'aire de répartition de *Rubus alceifolius* a atteint ses limites biogéoclimatiques à la Réunion. A une échelle fine, il semblerait que *Rubus alceifolius* n'ait pas colonisé tous les habitats potentiels à l'intérieur de ses limites climatiques. En effet, les populations présentes sur l'île ne sont généralement que ponctuelles, localisées essentiellement au niveau d'habitats agricoles, de parcelles cultivées et de chemins, lisières ou chablis forestiers. Nous avons pu toutefois remarquer que de grandes populations s'observent au niveau des zones éboulées de versant de rivière ou encore de parois très escarpées (Bassin la mer, Takamaka, Rivière de l'est...). C'est pourquoi dans un avenir proche, l'étude de la dynamique de ces zones éboulées nous paraît comme l'une des priorités dans la protection d'habitats naturels à la Réunion. Une étude préliminaire (Strasberg & Baret, données non publiées) montre qu'au niveau d'une même zone d'étude, certains éboulis peuvent être colonisés par des espèces indigènes pionnières alors que d'autres sont envahis par de nombreuses espèces exotiques (*Rubus alceifolius*, *Boehmeria penduliflora*, *Trema orientalis*, *Lantana camara*...).

En effet, de grandes populations de cette espèce ne sont présentes à la Réunion que dans certaines régions climatiques (températures et précipitations favorables) et sont absentes de certains habitats extrêmes (les hauts de l'île ou encore les bas de la côte ouest où la sécheresse est importante). Ces régions pourraient-elles, sous l'influence de changements climatiques locaux et globaux, être colonisées à long terme par *Rubus*. Simberloff (2001) pense en effet que face à ces changements globaux, les espèces exotiques envahissantes s'adapteront plus facilement et plus efficacement que les espèces indigènes. C'est pourquoi, il nous semble intéressant, à plus long terme de suivre la dynamique spatiale des espèces envahissantes les plus menaçantes à la Réunion. Une méthode d'analyse des données sous SIG (Système d'Information Géographique) couplée à un travail de modélisation ont permis dans d'autres écosystèmes (Afrique du Sud, Australie) d'identifier les priorités en matière de conservation, de modéliser la distribution actuelle et future des plantes envahissantes, de cartographier les patrons de la biodiversité et les risques la menaçant ou encore d'identifier et de cartographier dans l'espace les processus écologiques à l'origine de la biodiversité (voir Rouget *et al.*, 2001; Rouget, sous presse; Rouget *et al.*, sous presse). Une collaboration avec les précédents collègues de l'Université du Cap est d'ores et déjà initiée.



- Déraciner les souches:
(rejets de souches)
- Laisser les axes séchés sur leur support:
(bourrage)
- couper l'extrémité des axes:
(marcottage)
- ré-intervenir 2 à 3 ans
après le premier passage:
(nouveaux individus formés
par germination)

Figure VI-1. Stratégie d'envahissement de *R. alceifolius* et méthodes de lutte mécanique appropriées.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Références bibliographiques

- Allsopp A. 1967. Heteroblastic development in vascular plants. *Advances in Morphogenesis* 6: 127-171.
- Amor RL. 1973. Ecology and control of blackberry (*Rubus fruticosus* L. Agg.). III Response of *Rubus procerus* to mechanical removal of topgrowth and the foliar applied herbicides. *Weed Research* 14: 239-243.
- Amor RL. 1974. Ecology and control of blackberry (*Rubus fruticosus* L. agg.). II Reproduction. *Weed Research* 14: 231-238.
- Amor RL. 1975. Ecology and control of blackberry (*Rubus fruticosus* L. agg.). IV Effect of single and repeated applications of 2,4,5-T picloram and aminotriazole. *Weed Research* 15: 39-45.
- Amor RL, Richardson RG. 1980. The biology of Australian weeds. 2. *Rubus fruticosus* L. Agg.. *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science* 46: 87-97.
- Amor RL, Stevens PL. 1975. Spread of weeds from a roadside into sclerophyll forests at Dartmouth, Australia. *Weed Research* 16: 111-118.
- Amsellem L. 2000. Comparaison entre aire d'origine et d'introduction de quelques traits biologiques chez *Rubus alceifolius* Poir. (*Rosaceae*), plante envahissante dans les îles de l'Océan Indien. Thèse, Université de Montpellier II, France, 115p.
- Amsellem L, Chevallier MC, Hossaert-McKey M. 2001b. Ploidy level of the invasive weed *Rubus alceifolius* (*rosaceae*) in its native range and in areas of introduction. *Plant Syst. Evol.* 228: 171-179.
- Amsellem L, Dutech C, Billotte N. 2001a. Isolation and characterisation of polymorphic microsatellite loci in *Rubus alceifolius* Poir. (*Rosaceae*), an invasive weed in La Réunion island. *Mol. Ecol. Notes* 1: 33-35.
- Amsellem L, Noyer JL, Hossaert-McKey M. 2001. Evidences for a switch in the reproductive biology of *Rubus alceifolius* (*Rosaceae*) towards apomixis, between its native range and its area of introduction. *American Journal of Botany* 88(12): 2243-2251.
- Amsellem L, Noyer JL, LeBourgeois T, Hossaert-McKey M. 2000. Comparison of genetic diversity of the invasive weed *Rubus alceifolius* Poir. (*Rosaceae*) in its native range and in areas of introduction, using AFLP markers. *Mol. Ecol.* 9: 433-455.
- Amsellem L, Pailler T, Noyer JL, Hossaert-McKey M. 2002. Characterisation of pseudogamous apospory in the reproductive biology of the invasive weed *Rubus alceifolius* (*Rosaceae*), in its area of introduction. *Acta Botanica Gallica*, in press.
- Antonious K, Nybom H. 1994. DNA fingerprinting reveals significant amounts of genetic variation in a wild raspberry *Rubus idaeus* population. *Molecular Ecology* 3: 177-180.
- Antonious K, Nybom H. 1995. Discrimination between sexual recombination and apomixis/automixis in a *Rubus* plant breeding programme. *Hereditas* 123: 205-213.
- Antonious K, Werlemark G, Nybom H. 1997. DNA fingerprinting extremely low levels of genetic variation among blackberry cultivars in Finland. *Agricultural and food science in Finland* 6: 241-245.
- Ashby E, Wangermann E. 1950. A note on the origin of the differences in cell size among leaves at different levels of insertion on the stem. *New Phytol.* 49: 189-192.
- Ashby E. 1948. Studies in the morphogenesis of leaves. I. An essay on leaf shape. *New Phytol.* 47: 153-176.

Références bibliographiques

- Attié M, Baret S, Strasberg D. Inventaire des insectes phytophages associés à des plantes exotiques envahissantes dans les formations végétales indigènes de l'île de la Réunion. En préparation.
- Bachelery P. 1981. *Le Piton de la Fournaise (île de La Réunion), étude volcanique, structurale et pétrologique*. PhD thesis, University of Clermont-Ferrand, Clermont-Ferrand, France. 262.
- Baker HG. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. In *The Genetics of Colonizing Species*, Baker HG, Stebbins GL ed., pp. 147-69. New York: Academic. 588 pp.
- Baker HG. 1974. The evolution of weeds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5:1-24
- Bancilhon L. 1969. Étude expérimentale de la morphogénèse et plus spécialement de la floraison d'un groupe de *Phyllanthus* (*Euphorbiaceae*) à rameaux dimorphes. *Ann. Sci. Nat. Bot. Biol. Veg.* 12(10): 127-224.
- Baret S. 1999. *Etudes des modes de croissance et de propagation de la vigne marronne (Rubus alceifolius Poiret.) à La Réunion*. DEA report. Henri Poincaré University, Nancy, France. 20.
- Baret S, Maurice S, Strasberg D, LeBourgeois T. Altitudinal variation in fertility and vegetative growth in the invasive alien plant *Rubus alceifolius* Poiret (Rosaceae), in Réunion (Mascarene Islands, Indian Ocean). *Soumis a. Plant Ecology*.
- Baret S, Nicolini E, LeBourgeois T, Strasberg D. 2003. Developmental Patterns of the Invasive Bramble (*Rubus alceifolius* Poiret, Rosaceae) in Réunion Island: an Architectural and Morphometric Analysis. *Annals of Botany* 91: 39-48.
- Baret S, Nicolini E, LeBourgeois T. Altitudinal variation of flowering Patterns of the Invasive Bramble (*Rubus alceifolius* Poiret, Rosaceae) in Réunion Island: an Architectural and Morphometric Analysis. *Soumis b. Canadian Journal of Botany*.
- Baret S, Strasberg D, LeBourgeois T. Invasive bramble (*Rubus alceifolius* Poiret) colonization patterns along newly opened rainforest trails in Réunion Island. *Soumis c. Forest Ecology and Management*.
- Barnola P. 1970. Recherche sur le déterminisme de la basitonie chez le framboisier (*Rubus idaeus* L.). *Annales des Sciences Naturelles, Botanique* 12(XI): 129-152.
- Barnola P. 1971a. Recherche sur le déterminisme du marcottage de l'extrémité apical des tiges de ronce (*Rubus fruticosus* L.). *Revue générale de botanique* 78: 185-199.
- Barnola P. 1971b. Recherche sur le déterminisme de la basitonie chez la ronce (*Rubus fruticosus*). *Beitr. Biol. Pflanzen* 47: 469-480.
- Barthélémy D. 1988. *Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales: le concept de floraison*. PhD thesis, University of Montpellier II, Montpellier, France. 262.
- Barthélémy D, Caraglio Y, Costes E. 1997. Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. In: *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*. Paris: INRA édition, 89-136.
- Barthélémy D, Edelin C, Hallé F. 1989. Architectural concepts for tropical trees. In: Holm-Nielsen LB, Baslev H, eds. *Tropical Forests: Botanical dynamics, speciation and diversity*. London: Academic Press, 89-100.
- Barthélémy D, Edelin C, Hallé F. 1991. Canopy architecture. *Physiology of trees*: 1-20.
- Bastrop R, Juerss K, Sturmbauer C. 1998. Cryptic species in a marine polychaete and their independent introduction from North America to Europe. *Mol. Biol. Evol.* 15: 97-103.

Références bibliographiques

- Begon M, Harper JL, Townsend CR. 1996. Ecology. Third edition, Chap. 21. Blackwell Science, Oxford, England. 1068.
- Bellingham PJ, Tanner EVJ, Healey JR. 1994. Sprouting of trees in Jamaican montane forests after a hurricane. *Journal of Ecology* 82: 747-758.
- Bellingham PJ, Tanner EVJ, Healey JR. 1995. Damage and responsiveness of Jamaican tree species after disturbance by hurricane. *Ecology* 76: 2562-2580.
- Bellingham PJ, Tanner EVJ, Rich PM, Goodland TCR. 1996. Changes in light below the canopy of a Jamaican montane rain forest after hurricane. *Journal of Tropical Ecology* 12: 699-722.
- Blanc P. 1980. Observations sur les flagelles des Araceae. *Andosonia* 20(3): 325-338.
- Blondel J. 1986. Biogéographie évolutive. Masson, Paris, France. 221p.
- Blossey B, Kamil J. 1996. What determines the increased competitive ability of non-indigenous plants? In: *Proceedings of the IX International Symposium on Biological Control of Weeds, Stellenbosh, South Africa, 1996*. Moran VC, Hoffmann JH, eds. University of Cape Town, pp. 3-9.
- Blossey B, Nötzold R. 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology* 83: 887-889.
- Boose ER, Foster DR, Fluet M. 1994. Hurricane impacts to tropical and temperate forest landscapes. *Ecological Monographs* 64: 369-432.
- Bory de Saint-Vincent JB. 1804. Voyage dans les quatre principales îles des mers australes d'Afrique. Buisson, Paris, France.
- Bosser J, Cadet T, Guého J, Marais W. 1997. Flore des Mascareignes -La Réunion, Maurice, Rodrigues-. -The sugar industry research institute, Mauritius - L'institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération (ORSTOM), Paris - The royal botanic garden, Kew. CXXXI: 2-5.
- Brink RA. 1962. Phase change in higher plants and somatic cell heredity. *The quarterly Review of Biology* 37(1): 1-22.
- Brokaw NVL, Walker LR. 1991. Summary of the effects of Caribbean hurricanes on vegetation. *Biotropica* 23: 442-447.
- Brokaw NVL. 1982. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* 14: 158-160.
- Brokaw NVL. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66: 682-687.
- Broughton S. 2000. Commentary: review and evaluation of Lantana biocontrol programs. *Biological Control* 17: 272-286.
- Brulfert. 1965. Etude expérimentale du développement végétatif et floral chez *Anagallis arvensis* L., ssp. *phoenicea* Scop. Formation de fleurs prolifères chez cette même espèce. *Rev. gén. Bot.* 72: 641-694.
- Bruzzese E. 1995. Present status of biological control of european blackberry (*Rubus fruticosus* aggregate) in Australia. Pp. 297-299. In *Proc. of the 8th Int. Symp. on Bio. control of Weeds. 2-7 Feb. 1992. Lincoln Univ. Canterbury, New Zealand*. Delfosse ES, Scott RR. eds. DSIR/CSIRO, Melbourne, Australia.
- Bruzzese E. 1998. The biology of blackberry in south-eastern Australia. *Plant Protection Quaterly* 13(4): 160-162.

Références bibliographiques

- Bruzzese E, Field RP. 1985.** Occurrence and spread of *Phragmidium violaceum* on blackberry (*Rubus fruticosus*) in Victoria, Australia. *Proc. of the 6th Int. Symp. on Bio. control of Weeds. 19-25 auguste 1983, Vancouver, Canada, Delfosse ES. ed.*
- Bruzzese E, Hasan S. 1986a.** Host specificity of the rust *Phragmidium violaceum*, a potential biological control agent of European blackberry. *Ann. Appl. Biol.* **108**: 585-596.
- Bruzzese E, Hasan S. 1986b.** Infection of Australian and New Zealand *Rubus* subgenera *Dalibarda* and *Lampobatus* by the European blackberry rust fungus *Phragmidium violaceum*. *Plant Pathology* **35**: 413-416.
- Bruzzese E, Hasan S. 1986c.** The collection and selection in Europe of isolates of *Phragmidium violaceum* (Uredinales) pathogenic to species of European blackberry naturalised in Australia. *Ann. Appl. Biol.* **108**: 527-533.
- Bruzzese E, Hasan S. 1987.** Infection of blackberry cultivars by the European blackberry rust fungus, *Phragmidium violaceum*. *Journal of Horticultural Science* **62**: 475-479.
- Byers JE. 2000.** Competition between two estuarine snails: implications for invasions of exotic species. *Ecology* **81(5)**:1225-1239.
- Caballé G. 1980.** Caractéristiques de croissance et multiplication végétative en forêt dense du Gabon de la 'liane à eau' *Tetracera alnifolia* Willd. (Dilleniaceae). *Andosonia* **19(4)**: 467-475.
- Caballé G. 1998.** Le port autoportant des lianes tropicales: une synthèse des stratégies de croissance. *Canadian Journal of Botany* **76**: 1703-1716.
- Cadet T, Figier J. 1985.** Réserve naturelle de Mare Longue (Saint-Philippe, Reunion). Etude floristique et écologique. Technical report. Réunion University, Réunion, France.
- Cadet T. 1977.** *La végétation de l'île de La Réunion*. PhD thesis, University of Aix-Marseille, France: 312.
- Case TJ. 1990.** Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **87**: 9610-9614.
- Castagné H. 2002.** Cartographie et distribution de quelques espèces exotiques envahissantes. Rapport de stage, MST mention valorisation chimique et biologique du végétal. Université de la Réunion, Réunion, France.
- Champagnat P. 1947.** Les principes généraux de la ramification des végétaux ligneux. *Revue Horticole* **2143**: 335-341.
- Cheke AS. 1987.** The ecology of the surviving native land-birds of Réunion. *Studies of Mascarene Island birds* (ed. by A.W. Diamond), pp. 301-358. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cheke AS, Nanakorn W, Yankoses C. 1979.** Dormancy and dispersal of seeds of secondary forest species under the canopy of a primary tropical forest in northern Thailand. *Biotropica* **11**: 88-95.
- Chevalier L. 1979.** *Structures et évolution du volcan du Piton des Neiges (île de La Réunion), leurs relations avec les structures du Bassin des Mascareignes, Océan Indien occidental*. PhD thesis, scientific and medical University of Grenoble, Grenoble, France. 187.
- Chouard MP. 1950.** Pourquoi fleurissent les plantes. Conférence faite au Palais de la Découverte, 29 oct. 1949. Université de Paris, France.
- Chouard MP. 1962.** Quelques réflexions sur la physiologie de la floraison. *Bull. Soc. Bot. Fr.* **109(9)**: 219-241.

Références bibliographiques

- Chouard P, Lourtioux A. 1959.** Corrélations et réversions de croissance et de mise à fleurs chez la plante amphicarpique *Scrofularia arguta* Sol. *Compte rendue de l'Académie des Sciences* **249**: 889-891.
- Couranjou J. 1982.** Les résultats de quinze années de recherches sur les aspects génétiques de l'alternance posent de nombreux problèmes sur la physiologie de l'arbre. Dans 2^{ème} colloques sur les Recherches Fruitières. France, Bordeaux, 107-123.
- Cournac L, Dubois MA, Chave J, Riéra B. 2002.** Fast determination of light availability and leaf area index in tropical forests. *Journal of Tropical Ecology* **18**: 295-302..
- Crabbé J. 1976.** Surprises et promesses des recherches sur l'élaboration de la forme chez les végétaux ligneux. Avant propos: arbres et buissons. *Le fruit Belge* **374**: 85-91.
- Crawley MJ. 1987.** What make a community invisible? In Gray AJ, Crawley MJ, Edwards PJ, eds. *Colonisation, succession and stability*. Balckwell Scientific Publications, Oxford, pp. 429-453.
- Crawley MJ, Harvey PH, Purvis A. 1996.** Comparative ecology of the native and alien floras of the British Isles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **351**: 1251-1259.
- Cronk QCB, Fuller JL. 1995.** *Plant Invaders*. Chapman and Hall, New York.
- Cunningham GH. 1927.** "Natural control" of weeds and insects by fungi. *New Zealand journal of agriculture* **34**: 244-251.
- D'Anjou B. 1990.** Growth response of several vegetation species to herbicides and manual cutting in the Vancouver Forest Region. *Canadian Forest Service and BC Ministry of Forest*, Victoria, BC, FRDA Rep. 135, 8 p.
- D'Antonio CM. 1993.** Mechanisms controlling invasion of coastal plant communities by the alien succulent *Carpobrotus edulis*. *Ecology* **74**: 83-95.
- D'Antonio CM, Dudley TL, Mack M. 1999.** Disturbance and biological invasions: direct effects and feedbacks. In Walker L (ed.) pp. 413-452. *Ecosystems of disturbed ground*. Elsevier, Amsterdam.
- Daehler CC. 1998.** The taxonomic distribution of invasive angiosperm plants: ecological insights and comparison to agricultural weeds. *Biological Conservation* **84**: 167-180.
- Davis CJ. 1970.** Recent introduction for biological control in Hawaiï XV. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* **20**: 521-525.
- Davis CJ, Krauss NLH. 1964.** Recent introduction for biological control in Hawaiï IX. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* **18**: 391-397.
- Davis CJ, Krauss NLH. 1965.** Recent introduction for biological control in Hawaiï X. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* **19**: 87-90.
- Davis CJ, Krauss NLH. 1966.** Recent introduction for biological control in Hawaiï XI. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* **19**: 201-207.
- Davis CJ, Krauss NLH. 1967.** Recent introduction for biological control in Hawaiï XII. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* **19**: 375-380.
- Davis MA, Thompson K. 2000.** Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader: a proposed.
- Day JS, Gould KS, Jameson PE. 1997.** Vegetative architecture of *Elaeocarpus hookerianus*. Transition from juvenile to adult. *Annals of Botany* **79**: 617-624.

Références bibliographiques

- Denslow JS. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12(Supplement): 47-55.
- Denslow JS. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- Dodd J, Lloyd S. 1992. *W.A. journal of agriculture* 33: 47-50.
- Doorenbos J. 1955. Shortening the breeding cycle of Rhododendron. *Euphytica* 4: 141-146.
- Duba SE, Carpenter SB. 1980. Effect of shade on the growth, leaf morphology and photosynthetic capacity of an American sycamore clone. *Castanea* 45(D): 219-227.
- Ducrey M. 1992. Variation in leaf morphology and branching pattern of some tropical rain forest species from Guadeloupe (French West Indies) under semi-controlled light conditions. *Ann. Sci. For.* 49: 553-570.
- Dukes JS. 2001. Biodiversity and invisibility in grassland microcosms. *Oecologia* 126: 563-568.
- Dulloo E. 1996. The flora and conservation potential of offshore islets around Rodrigues, Indian Ocean. *Proceedings of the Royal Society of Arts and Sciences of Mauritius* 6: 13-36.
- Edelin C. 1977. *Images de l'architecture des conifères*. PhD thesis, University of Montpellier II, Montpellier, France.
- Edelin C. 1984. *L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale*. PhD thesis, University of Montpellier II, France, 258.
- Elton CS. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. London: Methuen. 181 pp.
- Everham EM, Brokaw NVL. 1996. Forest damage and recovery from catastrophic wind. *Botanical Review* 62: 113-173.
- Fernandez DS, Fetcher N. 1991. Changes in light availability following Hurricane Hugo in a subtropical montane forest in Puerto Rico. *Biotropica* 23: 393-399.
- Fetcher N, Strain BR, Oberbauer SF. 1983. Effect of light regime on the growth, leaf morphology and water relations of seedlings of two species of tropical trees. *Oecologia* 58: 314-284.
- Figier J, Soulères O. 1991. Le problème des exotiques envahissantes. *Bois et Forêts des Tropiques* 229: 3^{ème} trimestre 1991, Cirad éd.: 31-34.
- Fine PV. 2002. The invisibility of tropical forests by exotic plants. *Journal of Tropical Ecology* 18: 687-705.
- Fisher JB. 1986. Sun and shade effect on the leaf of *guarea* (Meliaceae). Plasticity of a branch analogue. *Bot. Gaz.* 147: 84-89.
- Focke WO. 1910. Species *Ruborum*. *Monographiae generis Rubi Prodomus*. part I. *Bibliotheca Botanica* 17: 1-120.
- Forget PM. 1991. Scatterhoarding of *Astrocaryum paramaca* by *Proechimys* in French Guiana: comparison with *Myoproca exilis*. *Tropical Ecology* 32: 155-167.
- Fosberg FR. 1983. The human factor in the biogeography of oceanic islands. *Compt. Rend. Sommaire Séances Société Biogéographie* 59: 147-190.

Références bibliographiques

- Fowler SV, Harman HM, Memmott J, Paynter Q, Shaw R, Sheppard AW, Syrett P. 1996. Comparing the population dynamic of broom, *Cytisus scoparius*, as a native plant in the United Kingdom and France, and as an invasive alien weed in Australia and New Zealand. In: *Proceedings of the IX International Symposium on Biological Control of Weeds, Stellenbosh, South Africa, 1996*. Moran VC, Hoffmann JH, eds. University of Cape Town, pp. 19-26.
- Friedmann F. 1997. Rosaceae. In J. Bosser, T. Cadet, W. Marais, and J. Guého eds., *Flore des Mascareignes. La Réunion, Maurice, Rodrigues*, 1-11. ORSTOM (Organisme de Recherche de Sciences et Techniques d'Outre-Mer), Paris, France.
- Fritts TH, Rodda GH. 1998. The role of introduced species in the degradation of island ecosystems. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 29: 113-140.
- Gardner DE. 1983. Leaf rust caused by *Kuehneola uredinis* on native and nonnative *Rubus* species in Hawaiï. *Plant disease* 67(9): 962-963.
- Gardner DE, Davis CJ. 1982. The prospects for biological control of nonnative plants in Hawaiian national Parks. *Technical Report*, University of Hawaiï at Manoa, 45, 55p.
- Gardner DE, Hodges Jr. CS, Killgore E, Anderson C. 1997. An evaluation of the rust fungus *Gymnoconia nitens* as a potential biological control agent for alien *Rubus* species in Hawaii. *Biological Control* 10: 151-158.
- Garwood NC. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs* 53: 159-181.
- Gentry AH. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1-34.
- Gerlach JD Jr. 2001. Predicting invaders. *Trends Ecol. Evol.* 16: 545.
- Gibb JA, Flux JEC. 1973. The mammals. In Williams GR ed., *The Natural History of New Zealand*, pp. 334-371. AH and AW Reed, Wellington.
- Gilkey HM. 1957. *Weeds of the Pacific North West*. Oregon State College. USA.
- Goebel K. 1900. *Organography of plants. Part I. General organography*. Transl. By Balfour IB. Clarendon Press, Oxford.
- Gray AJ. 1986. Do invading species have definable genetic characteristics? *Philos. Trans. R.Soc. London Ser. B* 314: 655-672.
- Grotkopp E, Rejmánek M, Rost TL. 2002. Toward a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life-history strategies of 29 pines (*Pinus*) species. *The American Naturalist* 159(4): 396-419.
- Guého J. 1988. *La Végétation de l'île Maurice*. Editions de l'Océan Indien, Maurice.
- Gustafsson A. 1943. The genesis of the European blackberry flora. *Acta Univ. Lund.* 39: 1-200.
- Hackett WP. 1985. Juvenility, maturation and rejuvenation in woody plants. *Horticultural Reviews* 7: 109-155.
- Haeussler S, Coates D, Mather H. 1990. Autoecology of common plants in British Columbia: a literature review. *Canadian Forest Service and BC Ministry of Forest*, Victoria, BC, FRDA, Rep. 158, 272 p.
- Hallé F. 1965. Les stolons de la fougère arborescente *Cyathea manniana* Hooker. *C. R. Acad. Sci.* 261(15): 2935-2938.

Références bibliographiques

- Hallé F, Oldeman RAA. 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Paris: Masson.
- Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB. 1978. *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. New-York: Spinger-Verlag, Berlin.
- Hansen P. 1977. Carbohydrate allocation. In: Environmental effects on crop physiology. Edited by Landsberg JJ, Cutting CV. *Academic press. London*, 247-258.
- Harrington RA, Fownes JH, Scowcroft PG, Vann CS. 1997. Impact of Hurricane Iniki on native Hawaiian *Acacia koa* forests: damage and two-year recovery. *Journal of Tropical Ecology* 13: 539-558.
- Heslop-Harrison Y. 1959. Natural and induced rooting of the stem apex in *Rubus*. *Annals of Botany* 23: 307-318.
- Heuret P, Barthélémy D, Nicolini E, Atger C. 2000. Analyse des composantes de la croissance en hauteur et de la formation du tronc chez le chêne sessile, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Fagaceae) en sylviculture dynamique. *Canadian Journal of Botany* 78: 361-373.
- Hobbs RJ. 1989. Disturbance, diversity and invasion: implications for conservation. In Drake JA, Mooney HA, di Castri F, Groves RH, Kruger FJ, Rejmànek M, Williamson M, eds. *Biological invasions: a global perspective*. John Wiley and Sons, Chichester.
- Hobbs RJ, Huenneke LF. 1992. Disturbance, diversity and invasion: implication for conservation. *Conservation Biology* 6: 324-337.
- Hobbs RJ, Humphries SE. 1995. An integrated approaches to the ecology and the management of plant invasions. *Conservation Biology* 9: 761-770.
- Holtum RE. 1955. Growth-habits of monocotyledons-Variations on a theme. *Phytomorphology* 5: 399-413.
- Holway DA. 1999. Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive argentine ant. *Ecology* 80: 238-251.
- Hoppes WG. 1988. Seedfall pattern of several species bird-dispersed plants in an Illinois woodland. *Ecology* 69: 320-329.
- Horvitz C, Pascarella J, McMann S, Freedman A, Hofsetter RH. 1998. Functional roles of invasive non-indigenous plants in hurricane-affected subtropical hardwood. *Ecol. Appl.* 8: 947-974.
- Hubbell SP, Foster RB. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a Neotropical forest. In Crawley MJ [ed.], *Plant Ecology*, 77-96. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England.
- Hudson JP. 1959. Effects of environment on *Rubus idaeus* L. I. Morphology and development of the raspberry plant. *Journal of Horticultural Science* 34: 163-169.
- Huenneke LF, Vitousek PM. 1990. Seedling and clonal recruitment of the invasive tree *Psidium cattleianum*: implications for management of native Hawaiian forests. *Biological Conservation* 53: 199-211.
- Huston M. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110: 449-460.
- Jacob de Cordemoy E. 1895. *Flore de l'île de La Réunion*. Paris: Klincksieck Edit., 574.
- Janzen DH. 1982. Removal of seeds from horse dung by tropical rodents: influence of habitat and amount of dung. *Ecology* 63: 1887-1900.

Références bibliographiques

- Jennings DL, Daybeny HA, Morre JN. 1990. Blackberries and raspberries. *Acta Horticulturae* 290: 330-389.
- Johnson RS, Lakso AN. 1986. Carbon balance model of growing apple shoot: II. Simulated effects of light and temperature on long and short shoots. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 111: 164-169.
- Johnston PR. 1990. Potential of fungi for the biological control of some New Zealand weeds. *New Zealand journal of agriculture research* 33: 1-14.
- Jolivet P. 1984. *Phaedon fulvescens* Weise (Col. Chrysomelidae chrysomelinae), un auxiliaire possible dans le contrôle des Rubus aux tropiques. *Bulletin de la société linnéenne de Lyon* 7: 235-245.
- Jones CS. 1995. Does shade prolong juvenile development ? A morphological analysis of leaf shape changes in *Cucurbita argyrosperma* subsp. *sororia* (Cucurbitaceae). *American Journal of Botany* 82: 346-359.
- Jordano P. 1982. Migrant birds are the main dispersers of blackberries in southern Spain. *Oikos* 38: 183-193.
- Julien MH. 1992. Biological control of weeds. *A word Catalogue of Agents and their Target Weeds*. Third Edition. CABI & ACIAR. UK, 186p.
- Kalkmann C. 1984. The genus *Rubus* (Rosaceae) in Malesia. 2. The subgenus *Malachobatus*. The Netherlands. Pp. 319-386.
- Kalkmann C. 1993. Rosaceae. In Foundation Flora Malesiana eds., Flora Malesiana, Series I, Spermatophyta: flowering plants, vol. 11, 227-351. Rijksherbarium, Leiden, The Netherlands.
- Kaplan DR. 1980. Heteroblastic leaf development in *Acacia*: morphological and morphogenetic implications. *La cellule* 73: 135-203.
- Kaplan DR. 2001. The science of plant morphology: definition, history, and role in modern biology. *American Journal of Botany* 88(10): 1711-1741.
- Kareiva P. [ED.] 1996. Special feature: developing a predictive ecology for non-indigenous species and ecological invasions. *Ecology* 77: 1651-1652.
- Kell S. 1997. Alien plant invasions in Rodrigues island, Indian Ocean. *Aliens Newsletter* 5: 13-14.
- Kerr EA. 1954. Seed development in blackberries. *Canadian Journal of Botany* 32: 654-672.
- King SE, Grace JB. 2000. The effects of gap size and disturbance type on invasion of wet pine savanna by cogongrass, *Imperata cylindrical* (Poaceae). *American Journal of Botany* 87(9) 1279-1286.
- Klebs G. 1918. Über die Blütenbildung von *Sempervivum*. *Flora (Jena)* 111: 128-151.
- Kleinschmidt HE, Johnson RW. 1977. Weeds of Queensland. Government Printer: 188-192.
- Kolar CS, Lodge DM. 2001a. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecol. Evol.* 16:199-204.
- Kolard CS, Lodge DM. 2001b. Predicting invaders. *Trends Ecol. Evol.*, 16, 546.
- Kollmann J, Steinger T, Roy BA. 2000. Evidence of sexuality in European *Rubus* (Rosaceae) species based on AFLP and allozyme analysis. *American Journal of Botany* 87: 1592-1598.

Références bibliographiques

- Kozłowski TT. 1971. Growth and development in trees. Vol. 1: Seed germination, Ontogeny, and Shoot Growth; 443p. Vol. 2: Cambial growth, root growth, and reproductive growth; 514p. Academic press, New York - London.
- Kraft T, Nybom H. 1995. DNA fingerprinting and biometry can solve some taxonomic problems in apomictic blackberries (*Rubus* subgen. *Rubus*). *Watsonia* 20: 329–343.
- Kraft T, Nybom H, Werlemark G. 1996. DNA fingerprint variation in some blackberry species (*Rubus* subgen. *Rubus*, Rosaceae). *Plant Systematics and Evolution* 199: 93–108.
- Kramer PJ, Kozłowski TT. 1979. *Physiology of woody plants*. Academic press. New York. 811p.
- Kupferberg SJ. 1997. Bullfrog (*Rana catesbeiana*) invasion of a California river: the role of larval competition. *Ecology* 78:1736–1751.
- Lakso AN. 1984. Leaf area development patterns in young pruned and unpruned apple trees. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 109: 861–865.
- Lakso AN, Corelli-Grappadelli L. 1992. Implications of pruning and training practices to carbon partitioning and fruit development in apple. *Acta Hortic.* 322: 231–239.
- Lauri PE. 1986. Évolution de paramètres morphologiques au cours du cycle de croissance de *Callisia fragrans* (Commelinaceae). *Canadian Journal of Botany* 64: 1664–1670.
- Lauri PE. 1988. *Le mouvement morphogénétique. Approche morphométrique et restitution graphique. L'exemple de quelques plantes tropicales*. PhD thesis, University of Montpellier II, Montpellier, France.
- Lauri PE. 1991. Données sur le contexte végétatif lié à la floraison chez le cerisier (*Prunus avium*). *Canadian Journal of Botany* 70: 1848–1859.
- Lauri PE. 1992. Données sur le contexte végétatif lié à la floraison chez le cerisier (*Prunus avium*). *Canadian Journal of Botany* 70: 1848–1859.
- Lauri PE, Kelner JJ. 2001. Shoot type demography and dry matter partitioning. A morphometric approach in apple (*Malus x domestica*). *Canadian Journal of Botany* 79: 1270–1273.
- Lauri PE, Térouanne E. 1991. Éléments pour une approche morphométrique de la croissance végétale et de la floraison : le cas d'espèces tropicales du modèle de Leeuwenberg. *Canadian Journal of Botany* 69: 2095–2112.
- Lauri PE, Térouanne E. 1995. Analyse de la croissance primaire de rameaux de pommier (*Malus x domestica* Borkh.) au cours d'une saison de végétation. *Canadian Journal of Botany* 73: 1471–1489.
- Lauri PE, Térouanne E, Lespinasse JM. 1996. Quantitative analysis of relationships between inflorescence size, bearing-axis size and fruit-set—an apple tree case study. *Annals of Botany* 77: 277–286.
- Lavergne C. 2000. Etude de la stratégie d'invasion du Troène de Ceylan, *Ligustrum robustum* subsp. *walkeri*, à La Réunion et des caractéristiques du milieu envahi. Thèse de doctorat, Université de La Réunion, France. 302 p.
- Lavergne R. 1978. Les pestes végétales de l'île de La Réunion. *Info-Nature* 16: 9–59.
- Lavorel S, Prieur-Richard AH, Grigulis K. 1999. Invasibility and diversity of plant communities: from patterns to processes. *Diversity and Distributions* 5: 41–49.
- Lawton RO, Putz FE. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology* 69: 764–777.

Références bibliographiques

- LeBourgeois T. 1998.** Etude sur la Lutte Biologique contre la peste végétale *Rubus alceifolius* à La Réunion. *Etape n°1 Bibliographie*. France, Montpellier, CIRAD.
- LeBourgeois T. 1999.** Etude sur la Lutte Biologique contre la peste végétale *Rubus alceifolius* à La Réunion. *Rapport d'étape numéro 3, Prospection*. France, Montpellier, CIRAD.
- LeBourgeois T. 2001.** Etude sur la lutte biologique contre la peste végétale *Rubus alceifolius* à la Réunion. *Rapport annuel d'activité 2001*. France, Montpellier, CIRAD.
- Leck MA, Parker VT, Simpson RL. 1989.** Ecology of soil seed banks. Academic press, inc. Harcourt Brace Jovanovich, Publishers. 462p.
- Lee R. 1978.** *Forest Microclimatology*. Columbia University Press, New York.
- Lee DW, Richards JH. 1991.** Heteroblastic development in vines. *The Biology of Vines*. In: Putz EF, Mooney HA, eds. Cambridge: University Press.
- Legris P. 1963.** La végétation de l'Inde - Ecologie et flore. Thèse, Toulouse, 589p.
- LePage P, Pollack JC, Coates KD. 1991.** Chemical and manual control of thimbleberry (*Rubus parviflorus*) in northwestern British Columbia a rate and timing trial. *West. J. Appl. For.* 6: 99-102.
- Levine JM. 2000.** Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science* 288: 852-854.
- Levine JM, D'Antonio CM. 1999.** Elton revised: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 87: 15-26.
- Lieberman M, Lieberman D, Peralta R. 1989.** Forests are not just Swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. *Ecology* 70: 550-552.
- Lloyd DG. 1980.** Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. *New Phytologist* 56: 69-80.
- Lodge DM. 1993a.** Biological invasions: lessons for ecology. *Trends Ecol. Evol.* 8:133-37.
- Lodge DM. 1993b.** Species invasions and deletions: community effects and responses to climate and habitat change. In *Biotic Interactions and Global Change*, ed. PM Kareiva, JG Kingsolver, RB Huey, pp. 367-87. Sunderland, MA: Sinauer. 559 pp.
- Lonsdale WM. 1999.** Global patterns of plant invasions and the concept of invisibility. *Ecology* 80: 1522-1536.
- Lorence DH, Sussman RW. 1986.** Exotic species invasion into Mauritius wet forest remnants. *Journal of Tropical Ecology* 2: 147-162.
- Lorence DH, Sussman RW. 1988.** Diversity, density and invasion in a Mauritius wet forest. *Monographs and systematics of the Missouri Botanical Garden* 25: 187-204.
- Lu LT. 1983.** A study of the genus *Rubus* of China. *Acta Phytotaxonomica Sinica* 21: 13-25.
- Lugo AE, Applefield M, Pool DJ, McDonald RB. 1983.** The impact of Hurricane David on the forests of Dominica. *Canadian Journal of Forest Research* 13: 201-211.
- Macdonald IAW, Thébaud C, Strahm WA, Strasberg D. 1991.** Effects of alien plant invasions on native vegetation remnants on La Réunion (Mascarene Islands, Indian Ocean). *Environmental Conservation* 18(1): 51-61.
- Mack RN. 1996.** Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches. *Biological Conservation* 78: 107-121.

Références bibliographiques

- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecology Application* 10: 689-710.
- Madison M. 1977. A revision of *Monstera* (Araceae). *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University* 207: 3-100.
- Mall RK, Gupta BRD, Singh KK, Singh TH. 2000. Phenology and yield of wheat (*Triticum aestivum*) in relation to growing degree-days and photothermal units. *Indian Journal of Agricultural Sciences* 70(10): 647-652.
- Mandon-Dalger I. 2002. Sélection de l'habitat et dynamique d'invasion d'un oiseau introduit, le cas de bulbul orphée à la Réunion. Ph.D. Dissertation, Université de Rennes 1, France.
- Marasquelle HJ. 1976. La notion de programme morphogénétique examinée dans le cas de la floraison. In: Jacques J, ed. *Etudes de biologie végétale. Hommage au professeur P. Chouard*. France: Paris.
- Marks PL. 1983. On the origin of field plants of the northeastern United States. *American Naturalist* 122: 210-228.
- Mason (de) D.A. 1983. The primary thickening meristem: definition and function in Monocotyledons. *Am. J. Bot.* 70: 955-962.
- Matthews LJ. 1975. Weed control by chemical methods. Wellington, New Zeland, 710 p.
- Maurice S, Strasberg D. 1999. Etude sur la lutte biologique contre la peste végétale *Rubus alceifolius* à la Réunion. Rapport annuel d'activité 1999, CIRAD, Montpellier, France.
- McGregor G. 1998. Relationships between weedy and commercially grown *Rubus* species. *Plant Protection Quarterly* 13: 157-159.
- Melgoza G, Nowak RS, Tausch RJ. 1990. Soil water exploitation after fire: competition between *Bromus tectorum* (cheatgrass) and two native species. *Oecologia* 83:7-13.
- Michon R. 1998. Tamarin des hauts et tamarinaies à la Réunion: vers la gestion durable d'une espèce unique au monde. *ONF-Bulletin Technique* 36: 79-89.
- Miguet JM. 1957. Mise en valeur et régénération de la forêt de tamarins des hauts en zone d'altitude. La forêt de Bélouve à la Réunion. *Revue forestière française* 8: 285-310.
- Miguet JM. 1980. Régénération et reconstitution de forêts naturelles à l'île de la Réunion. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 34 : 3-22.
- Mittermeier RA, Myers N, Thomsen JB, Da Fonseca GAB, Olivieri S. 1998. Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: approaches to setting conservation priorities. *Conservation Biology* 12(3): 516-520.
- Mooney HA, Hobbs RJ, eds. 2000. *Invasive Species in a Changing World*. Washington, DC: Island. 457 pp.
- Moulton MP, Pimm SL. 1986. The extent of competition in shaping an introduced avifauna. In Diamond J, Case TJ (eds), *Community Ecology*, pp. 80-97. Harper and Row, New York.
- Moulton MP, Pimm SL. 1987. Morphological assortment in introduced Hawaiian passerines. *Evolutionary Ecology* 1: 113-124.
- Mueller-Dombois D, Loope LL. 1990. Some unique ecological aspects of oceanic island ecosystems. *Botanical Research and Management in Galapagos* (J.E. Lawesson, O. Hamann, G. Rogers, G. Reck & H. Ochoa eds.). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*. 32: 21-28.

Références bibliographiques

- Myers JH, Simberloff D, Kuris AM, Carey JR. 2000. Eradication revisited: dealing with exotic species. *Tree* 15(8): 316-320.
- Nagaike T. 2002. Differences in plant species diversity between conifer (*Larix kaempferi*) plantations and broad-leaved (*Quercus crispula*) secondary forests in central Japan. *Forest Ecology and Management* 168: 111-123.
- Nagata RF, Markin GP. 1986. Status of insects introduced into Hawaiï for the biological control of the wild blackberry *Rubus argutus* link. *Proceedings of the 6th Conference in Natural Sciences*, University of Hawaiï, Manoa: 53-64.
- Nakao HK. 1967. Releases of Blackberry insects. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 19: 339 and 376.
- Newsome AE, Noble IR. 1986. Ecological and physiological characters of invading species. In *Ecology of Biological Invasions*, Groves RH, Burdon JJ ed., pp. 1-20. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 166 pp.
- Newton M, Cole EC, White DE. 1986. What influences control of coastal deciduous brush with glyphosate. *Proc. West. Soc. Weed Sci.* 39: 86-92.
- Nicolini E. 1998. Architecture et gradients morphogénétiques chez de jeunes hêtres (*Fagus sylvatica* L.) en milieu forestier. *Canadian Journal of Botany* 76: 1232-1244.
- Nicolini E, Barthélémy D, Heuret P. 2000. Influence de la densité du couvert forestier sur le développement architectural de jeunes chênes sessiles, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Fagaceae), en régénération forestière. *Canadian Journal of Botany* 78: 1531-1544.
- Nicolini E, Caraglio Y. 1994. L'influence de divers caractères architecturaux sur l'apparition de la fourche chez *Fagus sylvatica* L., en fonction de l'absence ou de la présence d'un couvert. *Canadian Journal of Botany* 72: 1723-1734.
- Nicolini E, Chanson B. 1999. La pousse courte, un indicateur du degré de maturation chez le hêtre (*Fagus sylvatica* L.). *Canadian Journal of Botany* 77: 1539-1550.
- Nicolini E, Chanson B, Bonne F. 2001. Stem growth and epicormic branch formation in understorey beech trees (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of botany* 87: 737-750.
- Njoku E. 1956. Studies in the morphogenesis of leaves. XI. The effect of light intensity on leaf shape in *Ipomea caerulea*. *New Phytologist* 55: 91-110.
- Njoku E. 1957. The effect of mineral nutrition and temperature on leaf shape in *Ipomea caerulea*. *New Phytologist* 56: 154-171.
- Njoku E. 1958. The effect of gibberelic acid on leaf form. *Nature (London)* 182: 1097-1098.
- nomenclature scheme for invasion ecology. *Bull. Ecol. Soc. Am.* 81: 226-230.
- Nybom H. 1985. Pollen viability assessments in Blackberries (*Rubus* subgen. *Rubus*). *Plant Syst. Evol.* 150: 281-290.
- Nybom H. 1988. Apomixis versus sexuality in blackberries (*Rubus* subgen. *Rubus*, Rosaceae). *Plant Syst. Evol.* 160: 207-218.
- Nybom H. 1995. Evaluation of interspecific crossing experiments in facultative apomict blackberries (*Rubus* subgen. *Rubus*) using DNA fingerprinting. *Hereditas* 122: 57-65.
- Nybom H. 1996. DNA fingerprinting - a useful tool in the taxonomy of apomictic plant groups. *Folia Geobotanica Phytotaxonomica* 31: 295-304.
- Nygren M, Kellomaki S. 1983. Effect of shading on leaf structure and photosynthesis in young birches, *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh. *Forest Ecology and Management*. 7: 119-132.

Références bibliographiques

- Oehrens E, Gonzalez SM. 1974. Introducción de *Phragmidium violaceum* (schultz) Winter como factor de control biológico de zarza mora (*Rubus constrictus* Lef. et M. y *R. ulmifolius* Schott.). *Agro Sur* 2: 30-33.
- Oehrens E, Gonzalez SM. 1977. Dispersion, ciclo biológico y danos causados por *Phragmidium violaceum* (schultz) Winter en zarza mora (*Rubus constrictus* Lef. et M. y *R. ulmifolius* Schott.) en las zonas centro-sur y sur de Chile. *Agro Sur* 5: 73-85.
- Oehrens E. 1977. Biological control of blackberry through the introduction of rust, *Phragmidium violaceum*, in Chile. *FAO Plant Protection Bulletin* 25: 26-28.
- Oleskevich C, Shamoun SF, Punja ZK. 1995. The biology of Canadian weeds. 105 *Rubus strigosus* Michx., *Rubus parviflorus* Nutt. And *Rubus spectabilis* Pursh. *Canadian journal of plant science*, 56: 187-201.
- Olson DM, Dinerstein E. 1998. The global 200: A Representation Approach to Conserving the Earth's Most Biologically Valuable Ecoregions. *Conservation Biology* 12(3): 502-515.
- Ott RA, Juday GP. 2002. Canopy gap characteristics and their implications for management in the temperate rainforests of southeast Alaska. *Forest Ecology and Management* 159: 271-291.
- Owadally M. 1960. Some forest pests and diseases in Mauritius. *Revue agriculture sucrière de l'île Maurice* 59: 76-94.
- Parker IM, Simberloff D, Lonsdale WM, Goodell K, Wonham M, et al. 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* 1: 3-19.
- Parret J. 1990. Lutte contre la vigne marronne en forêt de Bélouve. Rapport d'utilisation de produits phytocides. France, Réunion, Rapport ONF.
- Pellmyr O, Leebens-Mack M, Thompson JN. 1998. Herbivores and molecular clocks as tools in plant biogeography. *Biol. J. Linn. Soc.* 63: 367-378.
- Petren K, Case TJ. 1996. An experimental demonstration of exploitation competition in an ongoing invasion. *Ecology* 77: 118-132.
- Phelouzat R. 1982. Croissance et auto-entretien d'une population de ronce (*Rubus fruticosus* L.) dans les conditions d'une hêtraie. *Bull. Soc. Bot. Fr. Lettres bot.* 129(3): 201-212.
- Phelouzat R, Levacher P. 1981. Stratégie adaptative de la ronce (*Rubus fruticosus* L.) dans des conditions différentes du milieu naturel. *Bull. Soc. Bot. Fr., Lettre bot.*, 128(4-5): 293-304.
- Pierson EA, Mack RN. 1990. The population biology of *Bromus tectorum* in forests: effect of disturbance, grazing and litter on seedling establishment and reproduction. *Oecologia* 84: 526-533.
- Pieters GA. 1974. The growth of sun and shade leaves of *Populus euramericana* Robusta in relation to age, light intensity and temperature. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 74(11): 1-106.
- Pieters GA. 1983. Growth of *Populus euramericana*. *Physiology Plant* 57: 455-462.
- Pieters GA. 1985. Effects of irradiation level on leaf growth of sunflower. *Physiology Plant* 65: 263-268.
- Pimentel D, Lach L, Zuniga R, Morrison D. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience* 50: 53-65

Références bibliographiques

- Pitt DG, Fleming RA, Thompson DG, Kettela EG. 1992. Glyphosate efficacy on eastern Canadian forest weeds. II. deposit-response relationships and crop tolerance. *Can. J. For. Res.* 22: 1160-1171.
- Pizzey G. 1980. *A field guide to the birds Australia*, Collins, Sydney, 460 pp.
- Pritchard T. 1960. Race formation in weedy species with special reference to *Euphorbia cyparissias* L. & *Hypericum perforatum* L. In: *The Biology of weeds: a Symposium of the British Ecological Society, Oxford, 2nd-4th April, 1959*. Harper JL, ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 61-66.
- Purvis ON. 1934. An analysis of the influence of temperature during germination on the subsequent development of certain winter cereals and its relation to the effect of length of day. *Annals of Botany* 48: 919-955.
- Pyšek P, Prach K, Rejmanek M, Wade M, eds. 1995a. *Plant Invasions—General Aspects and Special Problems*. Amsterdam, The Netherlands: SPB Academic. 263 pp.
- Pyšek P, Prach K, Smilauer P. 1995b. Relating invasion success to plant traits: an analysis of the Czech alien flora. See Pyšek *et al.* 1995a, pp. 39-60.
- Quere P. 1990. Le problème des pestes végétales sur l'île de La Réunion. In: ONF éd. Rapport de l'Office National des Forêts. Saint-Denis, La Réunion, France.
- Rae S, Patterson TM. 1975. Scrub weed control with thiazafuron. *Proc. 28th N.Z. Weed and Pest Control Conf.* 67-69.
- Raimbault P. 1984. Localisation des premières fleurs sur des semis de pommier *Malus pumila* Mill. Rapport de DEA, Université de Clermont-Ferrand II, Clermont-Ferrand, France.
- Rees M, Paynter Q. 1997. Biological control of Scotch broom: modelling the determinants of abundance and potential impact of introduced insect herbivores. *Journal of Applied Ecology* 34: 1203-1221.
- Reichard SH, Hamilton CW. 1997. Predicting invasions of woody plants introduced into North America. *Conservation Biology* 11: 193-203.
- Rejmánek M. 1989. Invasibility of plant communities. In *Biological Invasions: A Global Perspective*, Drake JA, Mooney HA, diCasteri F, Groves RH, Kruger FG, Rejmánek M, Williamson M eds., pp. 369-388 John Wiley and Sons, New York.
- Rejmánek M. 1996. A theory of seed plant invasiveness: the first sketch. *Biological Conservation* 78: 171-181.
- Rejmánek M. 1999. Invasive plant species and invulnerable ecosystems. In *Invasive Species and Biodiversity Management*. Sandlund OT *et al.*, eds., pp-79-102. Kluwer Academic Publishers.
- Rejmánek M, Richardson DM. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77: 1655-1661.
- Rejmánek M, Richardson DM. Invasiveness of Conifers: Extent and Possible Mechanisms. Sous presse.
- Rejmánek M, Reichard S. 2001. Predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 545-546.
- Restrepo C, Vitousek P. 2001. Landslides, alien species, and diversity of a Hawaiian montane mesic ecosystem. *Biotropica* 33(3): 409-420.
- Reynolds PE, Roden MJ. 1995. Short-term performance of two hexazinone formulations : efficacy, seedling survival and growth. *For. Chron.* 71: 228-232.

Références bibliographiques

- Richards J.H.** 1983. Heteroblastic development in the water hyacinth, *Eichhornia crassipes* Solms. *Botanical Gazette* **144**: 247-259.
- Richards A.J.** 1994. *Plant breeding systems*. In Chapman & Hall (eds). Cambridge University Press.
- Richards A.J, Kirschner J, Stepanek J, Marhold K.** 1996. Apomixis and taxonomy: an introduction. *Folia Geobotanica Phytotaxonomica* **31**: 281-282.
- Richardson D.M.** 2001. Plant invasions. In *Encyclopedia of Biodiversity*, Vol. 4, 677-688. Academic press.
- Richardson D.M, Cowling R.M, LeMaître D.C.** 1989. Assessing the risk of invasive success in *Pinus* and *Banksia* in South African mountain fynbos. *J. Veg. Sci.* **1**: 629-642.
- Ridley H.N.** 1922. Rosaceae. In *The flora of the Malay Peninsula – Polypetalea*, Vol. 1.
- Ridley H.N.** 1930. The dispersal of plants throughout the world. In: Reeve L, ed. Ashford, Kent.
- Rivals P.** 1960. Les espèces fruitières introduites à l'île de La Réunion (Notes historiques et biologiques). *Travaux du laboratoire forestier de Toulouse*, **1**: art. 3, Toulouse, 96.
- Robert R.** 1986. Climat et hydrologie de La Réunion, étude typologique, étude régionale de l'alimentation et de l'écoulement. PhD thesis, University of Montpellier III, Montpellier, France. 438p.
- Rouget M, Richardson D.M, Cowling R.M, Lloyd W.** Current patterns of habitat transformation and future threats to biodiversity in terrestrial ecosystems of the Cape Floristic Region, South Africa. *Biological Conservation*, sous presse.
- Rouget M, Richardson D.M, Milton S.J, Polakow D.** 2001. Predicting the dynamics of four invasive *Pinus* species in a fragmented semi-arid shrubland in South Africa. *Plant Ecology* **152**: 79-92.
- Rouget M.** Measuring conservation value at fine and broad scales: implications for a diverse and fragmented region, the Agulhas Plain. *Biological Conservation*, sous presse.
- Roux J.** 1968. Sur le comportement des axes aériens chez quelques plantes à rameaux végétatifs polymorphes; le concept de rameau plagiotrope. *Ann. Sci. Nat. Bot. Biol. Veg.* **12(9)**: 109-256.
- Roy J.** 1990. In search of the characteristics of plant invaders. In *Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin*, di Castri F, Hansen A.J, Debussche M ed., pp. 335-352. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic. 463 pp.
- Runkle J.R.** 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology* **63**: 1533-1546.
- Sabatier S, Barthélémy D.** 1999. Growth dynamics and morphology of annual shoots, according to their architectural position, in young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae). *Annals of Botany* **84**: 387-392.
- Sabatier S, Barthélémy D.** 2001. Bud structure in relation to shoot morphology and position on the vegetative annual shoots of *Juglans regia* L. (Juglandaceae). *Annals of Botany* **87**: 117-123.
- 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.

Références bibliographiques

- Sala OE, Chapin FS III, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, *et al.* 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774
- Salonen V. 1994. Growth and reproduction of *Rubus saxatilis* L. in relation to availability of light. *Acta Oecologica* 15(4): 485-493.
- Scholes RJ, van Breemen N. 1997. The effects of global change on tropical ecosystems. *Geoderma* 79: 9-24.
- Scott DH, Draper DA. 1967. Light in relation to seed germination of Blueberries, Strawberries, and *Rubus*. *HortScience* 2(3): 107-108.
- Shea K, Chesson P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 17(4): 170-176.
- Shigesada N, Kawamoto K. 1997. *Biological invasions: theory and practice*. Oxford University Press, Oxford. 205p.
- Sigala P, Lavergne C. 1996. Les plantes exotiques envahissantes des forêts indigènes de l'île de la Réunion: perspectives de lutte biologique. In: IX^{ème} *Symposium international sur le contrôle biologique des mauvaises herbes (21-26 Janvier) – Afrique du Sud* (ONF).
- Sigala P. 1998. Le problème des espèces exotiques envahissantes en milieu insulaire fragile, un exemple : La Réunion. *Courrier de l'environnement de l'INRA* 34: 119-122.
- Simberloff D. 1981. Community effects of introduced species. In Nitecki MH (ed.) *Biotic crisis in ecology and evolutionary time*, pp. 53-81. Academic Press, New York.
- Simberloff D. 1996. Impacts of introduced species in the United States. *Consequences: Nat. Implic. Environ. Change* 2:13-22.
- Simberloff D. 2000. Global climate change and introduced species in United States forests. *The Science of the Total Environment* 262: 253-261.
- Simberloff D. 2001. Eradication of island invasives: practical actions and results achieved. *Trends in Ecology & Evolution* 16(6): 273-274.
- Slade RW, Moritz C. 1998. Phylogeography of *Bufo marinus* from its natural and introduced ranges. *Proc. R. Soc. London Ser. B* 265:769-777.
- Smith HA, Johnson WS, Shonkwiler JS. 1999. The implications of variable or constant expansion rates in invasive weed infestations. *Weed Sci.* 47:62-66.
- Sol D. 2001. Predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 544.
- Soulères O. 1991. Le problème des exotiques envahissantes à La Réunion. *ONF, Bull. Tech.* 21: 123-130.
- Stein B, Kutner LS, Adams JS. 2000. *Precious Heritage: The Status of Biodiversity in the United States*. Oxford: Oxford Univ. Press. 399 pp.
- Stephenson AG. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 253-279.
- Stohlgren TJ, Binkley D, Chong GW, Kalkhan MA, Schell LD, Bull KA, Otsuki Y, Newman G, Bashkin M, Son Y. 1999. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs* 69: 25-46.
- Stone GN, Sunnucks P. 1993. Genetic consequences of an invasion through a patchy environment-the cynipid gallwasp *Andricus quercuscalicis* (Hymenoptera: Cynipi-dae). *Molecular Ecology* 2: 251-268.

Références bibliographiques

- Strahm W. 1989.** Plant Red Data Book for Rodrigues. WWF International, Project 3149. IUCN, WWF, Koeltz.
- Strahm W. 1994.** The Conservation and restoration of the flora of Mauritius and Rodrigues Ph.D. Thesis, University of Reading, UK.
- Strasberg D. 1994.** Dynamique des forêts tropicales de l'île de la Réunion, processus d'invasion et de régénération sur les coulées volcaniques. Thèse, Université de Montpellier II, France.
- Strasberg D. 1995.** Processus d'invasion par les plantes introduites à La Réunion et dynamique de la végétation sur les coulées volcaniques. *Ecologie* **26**(3): 169-180.
- Strasberg D, Faloya V, Lepart J. 1995.** Patterns of tree mortality in an island tropical rain forest subjected to recurrent windstorms. *Acta Oecologica* **16**: 237-248.
- Symstad AJ. 2000.** A test of the effects of functional group richness and composition on grassland invasibility. *Ecology* **81**: 99-109.
- Tanner EVJ, Kapos V, Healey JR. 1991.** Hurricane effects on forest ecosystems in the Caribbean. *Biotropica* **23**: 513-521.
- Thébaud C. 1989.** Contribution à l'étude des plantes étrangères envahissantes à La Réunion. *IRAT-ONF, avril 1989, Réunion*: 44.
- Thébaud C, Finzi C, Affre L, Debussche M, Escarre J. 1996.** Assessing why two introduced *Conyza* differ in their ability to invade Mediterranean old fields. *Ecology* **77**: 791-804.
- Thompson MM. 1997.** Survey of chromosome numbers in *Rubus* (Rosaceae: Rosideae). *Ann. Miss. Bot. Gard.* **84**: 128-164.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E. 1997.** The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* **277**: 1300-1302.
- Tivergandum DD. 1983.** L'exemple de l'île Rodrigues (Mascareignes): destruction d'une flore insulaire. *Compte Rendu Sommaire Séances Société Biogéographique* **59**: 213-222.
- Tomlinson PB, Esler AE. 1973.** Establishment growth in woody monocotyledons native to New Zealand. *Principes* **19**(C): 83-99.
- Tomlinson PB, Zimmermann MH. 1966.** Anatomy of the palm *Rhapis excelsa* III. Juvenile phase. *Journal of the Arnold Arboretum* **47**: 301-312.
- Touzet G. 1983.** Les chablis des 6-7-8 novembre 1982 dans le massif central. *C. R. Acad. Agric. France* **69**(10): 722-732.
- Troll W. 1939.** *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Erster Band: Vegetationsorgane. Teil 2.* Gebrüder Borntraeger, Berlin (Reprint, 1967, O. Koeltz, Koenigstein-Taunus).
- Troll W, Rauh W. 1950.** Das Erstarkungswachstum krautiger Dikotylen, mit besonderer Berücksichtigung der primären Verdickungsvorgänge. *Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse. Jahrgang 1950. 1 Abhandlung* 1-86.
- Turton SM. 1992.** Understorey light environments in a north-east Australian rain forest before and after a tropical cyclone. *Journal of Tropical Ecology* **8**: 241-252.
- U.S. Congr. Off. Technol. Assess. 1993.** *Harmful non-indigenous species in the United States, OTF-F-565.* Washington, DC: US GPO.
- Uhl C, Clark K. 1983.** Seed ecology of selected amazon basin successional species. *Botanical Gazette* **144**: 419-425.

Références bibliographiques

- Van Dijk P, Van Damme J. 2000. Apomixis technology and the paradox of sex. *Trends Plant Sci.* 5: 81-85.
- Van Riper SG, Van Riper C. 1982. *A field guide to the mammals in Hawaii*. Oriental Press, Honolulu, HA.
- Van Thuan N. 1968. Flore du Cambodge, du Laos, et du Vietnam. Fascicule 7: Rosaceae II (*Rubus*). Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.
- Van Thuan N. 1970. Flora of Thailand, vol. II, 46-61. Thailand Institute of Science and Technological Research, Bangkok, Thailand.
- Vandermeer J, Mallona MA, Boucher D, Yih K, Perfecto I. 1995. Three years of ingrowth following catastrophic hurricane damage on the Caribbean coast of Nicaragua: evidence in support of the direct generation hypothesis. *Journal of Tropical Ecology* 11: 465-471.
- Vaughan RE. 1937. Catalogue of the flowering plants in the herbarium Mauritius. *Bulletin of the Mauritius Institute* 1: 1-120.
- Vaughan RE, Wiehe PO. 1941. Studies on the vegetation of Mauritius. III. *Journal of Ecology* 29: 127-160.
- Vázquez-Yanes C, Orozco-Segovia A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 69-87.
- Vidal J. 1934. La Végétation du Laos, 2ème partie: Groupements végétaux et flore. Travaux du laboratoire forestier de Toulouse, Tome cinquième: Géographie forestière du Monde, Première section l'Asie, Volume I: L'Asie orientale 1. Faculté des sciences, Toulouse. 570 p.
- Vindt-Balguerie, E. 1988. *Recherches morphologiques et expérimentales sur la phyllotaxie de quelques Ptéridophytes*. PhD thesis, University of Paris VI, Paris, France.
- Vitousek PM. 1988. Diversity and biological invasions on oceanic islands. In E.O. Wilson and F.M. Peter eds, *Biodiversity*. Nat. Academy Press, Washington D.C. 181-189.
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Westbrooks R. 1996. Biological invasions as global environmental change. *Am. Sci.* 84: 218-228.
- Vitousek PM, Walker LR. 1989. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological Monograph* 59: 247-65
- Waering PF. 1959. Problems of Juvenility and flowering in trees. *J. Linn. Soc. London Bot.* 56: 282-289.
- Waering PF. 1961. Juvenility and induction of flowering. *Recent Adv. Bot.* 2: 1652-1654.
- Waller DM. 1986. The dynamics of growth and form. In: Crawley MJ, ed. *Plant Ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 291-320.
- Watson AK. 1985. Integrated management of leafy spurge. In *Leafy spurge*, Watson AK, ed. *Monogr. Ser. Weed Sci. Soc. Amer.* No. 3.
- Watson AK. 1993. Biological control of weeds handbook. *Weed Science Society of America*, West University, Champaign, Illinois, USA. 202p.
- Watson WCR. 1958. Handbook of the *Rubi* of Great Britain and Ireland. University Press, Cambridge.
- Watt AS. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35: 1-22.
- Weber HE. 1996. Former and modern taxonomic treatment of the apomictic *Rubus* complex. *Folia. Geobot.* 31: 373-380.

Références bibliographiques

- White J. 1979.** The plant as a metapopulation. *Ennu. Rev. Ecol. Syst.* **10**: 109-145.
- White J. 1984.** Plant metamerism. In: *Perspectives on plant ecology*. Sunderland: Masson, Dirczo, Sarukhan Publishers.
- Whitmore TC. 1989.** Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* **70**: 536-538.
- Whitmore TC. 1991.** Invasive woody plants in perhumid tropical climates. In: Ramakrishnan PS ed. *Ecology of biological invasions in the tropics.*, International Scientific Publications. New Delhi, India, pp. 35-40.
- Wigboldus JS. 1994.** The spread of crops into sub-equatorial Africa during the Early Iron Age. *Azania: Journal of the British Institute in Eastern Africa* **29-30**: 253-269.
- Wilcove DS, Rothstein D, Dubow J, Phillips A, Losos E. 1998.** Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience* **48**: 607-15.
- William RD. 1994.** Pacific Northwest weed control handbook. Oregon State university, Corvallis, OR. 344p.
- Williams IH. 1959.** Effects of environment on *Rubus idaeus* L. IV. Flower initiation and development of the inflorescence. *Journal of Horticultural Science* **34**: 219-228.
- Williams IH. 1960.** Effects of environment on *Rubus idaeus* L. V. Dormancy and flowering of the mature shoot. *Journal of Horticultural Science* **35**: 214-220.
- Williamson M. 1996.** *Biological invasions*. Chapman and Hall, New York, New York, USA. 244 pp.
- Williamson MH, Brown KC. 1986.** The analysis and modelling of British invasions. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* **314**: 505-522.
- Williamson MH, Fitter A. 1996.** The characters of successful invaders. *Biological Conservation* **78**: 163-170.
- Willis AJ, Blossey B. 1999.** Benign climates don't explain the increased plant size of non-indigenous plants: a cross-continental transplant experiment. *Biocontrol Sciences Technology* **9**: 567-577.
- Wilson AB, Nalsh K-A, Boulding EG. 1999.** Multiple dispersal strategies of the invasive quagga mussel (*Dreissena bugensis*) as revealed by microsatellite analysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **56**: 2248-2261.
- Withney GG. 1986.** A demographic analysis of *Rubus idaeus* and *Rubus pubescens*. *Canadian Journal of Botany* **64**: 2916-2921.
- Zimmerman RH. 1972.** Juvenility and flowering in woody plants: a review. *Hortscience* **7(5)**: 447-455.

ANNEXES

ANNEXE 1. Herbicides utilisés contre les *Rubus* spp. dans le monde

Herbicide	<i>Rubus</i>	Pays	Résultat	Référence
2,4,5-T 0,067 %	<i>R. fruticosus</i>	Australie	bon (doit être renouvelé)	Amor, 1974
picloram + 2,4-D 5% + 20%	<i>R. fruticosus</i>	Australie	bon	Amor, 1975
picloram	<i>R. fruticosus</i>	Nouvelle Zélande	bon	Matthews, 1975
thiazafluron 8 à 10 kg/ha	<i>R. fruticosus</i>	Nouvelle Zélande	bon	Rae & Patterson 1975
glyphosate 2,14 kg a.e./ha	<i>R. strigosus</i>	Canada	modéré à bon	Haeussler <i>et al.</i> , 1990 Pitt <i>et al.</i> , 1992
glyphosate 2,4 kg a.e./ha	<i>R. parviflorus</i>	Canada	bon	LePage <i>et al.</i> , 1991
glyphosate 1,4 -2 kg a.e./ha	<i>R. spectabilis</i>	Canada	bon	Newton <i>et al.</i> , 1986 William, 1994
hexazinone 2 kg a.e./ha	<i>R. strigosus</i> <i>R. parviflorus</i> <i>R. spectabilis</i>	Canada	bon insuffisant insuffisant	Reynolds & Roden, 1995
sulfometuron 0,6 kg/ha	<i>R. parviflorus</i> <i>R. spectabilis</i>	Canada	bon bon	D'Anjou, 1990
metsulfuron 0,6 kg/ha	<i>R. spectabilis</i>	Canada	bon	William, 1994
picloram + 2-4D 0,25 g + 0,9 kg/ha	<i>R. parviflorus</i> <i>R. spectabilis</i>	Canada	bon	William, 1994
trichlopyr 2,9 kg a.e./ha	<i>R. parviflorus</i> <i>R. spectabilis</i>	Canada	bon	D'Anjou, 1990
Krenite F 3-5 kg m.a./ha Round up 2-5 kg m.a./ha Chlorate+glyphosphate+gramoxone NC	<i>R. alceifolius</i>	Réunion	Rejets moins vigoureux	Parret, 1990 Sigala, 1998

ANNEXE 2. Insectes utilisés en lutte biologique contre les *Rubus* spp. dans le monde

Organisme	<i>Rubus</i>	Pays	Résultats	Référence
<i>Chlamisus gibbosa</i> (Fabricius) <i>Coleoptera</i>	<i>R. argutus</i>	Hawaii	Introduit en 1969, non établi.	Davis, 1970 Gardner & Davis, 1982 Nagata & Markin 1986
<i>Croesia zimmermani</i> Clarke <i>Lepidoptera</i>	<i>R. argutus</i>	Hawaii	Introduit en 1964, bien établi, certaine efficacité en pâturages et milieux ouverts, mais pas d'effet en forêt	Davis, 1970 Davis & Krauss, 1965 Davis & Krauss, 1966 Davis & Krauss, 1967 Gardner & Davis, 1982 Nagata & Markin 1986
<i>Pennisetia marginata</i> (Harris) <i>Lepidoptera</i>	<i>R. argutus</i>	Hawaii	Introduit en 1963 et 1966, non établi.	Davis & Krauss, 1964 Davis & Krauss, 1967 Gardner & Davis, 1982 Nagata & Markin 1986
<i>Priophorus morio</i> (Lepeletier) <i>Hymenoptera</i>	<i>R. argutus</i>	Hawaii	Introduit en 1966, bien établi, certaine efficacité en pâturages et milieux ouverts, mais pas d'effets en forêt.	Davis & Krauss, 1967 Gardner & Davis, 1982 Nagata & Markin 1986 Nakao, 1967
<i>Schreckensteinia festaliella</i> Hübner <i>Lepidoptera</i>	<i>R. argutus</i>	Hawaii	Introduit en 1963, bien établi, certaine efficacité en pâturages et milieux ouverts, mais pas d'effets en forêt.	Davis, 1970 Davis & Krauss, 1964 Davis & Krauss, 1965 Davis & Krauss, 1966 Davis & Krauss, 1967 Gardner & Davis, 1982 Nagata & Markin 1986

ANNEXE 3. Pathogènes utilisés en lutte biologique contre les *Rubus* spp. dans le monde

Organisme	<i>Rubus</i>	Pays	Résultats	Référence
<i>Phragmidium violaceum</i> (Schultz) Winter	<i>R. fruticosus</i>	Australie	- Souche illégalement introduite en 1984 n'ayant qu'un faible impact. - Souche F15 virulente, légalement introduite en 1991, semble avoir une bonne efficacité, par défoliation accélérée et réduction de la longueur des tiges et surtout de la formation de marcottes	Bruzzese, 1995 Bruzzese & Field, 1985 Bruzzese & Hassan, 1986a Bruzzese & Hassan, 1986b Bruzzese & Hassan, 1986c Bruzzese & Hassan, 1987 Dodd & Lloyd, 1992
<i>Phragmidium violaceum</i> (Schultz) Winter	<i>R. ulmifolius</i> <i>R. constrictus</i>	Chili	Introduit en 1973, s'est rapidement acclimaté et dispersé. Accélère la défoliation et empêche la lignification facilitant ainsi l'attaque par d'autres pathogènes secondaires. La densité des <i>Rubus</i> décroît.	Oehrens, 1977 Oehrens & Gonzalez, 1974 Oehrens & Gonzalez, 1977
<i>Gymnoconia nitens</i> (Schw.) kern & Thurston	<i>R. fruticosus</i> <i>R. argutus</i> <i>R. ellipticus</i> <i>R. glaucus</i> <i>R. rosifolius</i>	Nouvelle Zélande Hawaii	Tentatives d'inoculations négatives. Infecte également les <i>Rubus</i> endémiques.	Cunningham, 1927 Johnston, 1990 Gardner <i>et al.</i> , 1997
<i>Gymnoconia peckiana</i> (Howe) Trotter	<i>R. fruticosus</i>	Nouvelle Zélande	Tentatives d'inoculations négatives.	Cunningham, 1927 Johnston, 1990
<i>Phragmidium violaceum</i> (Schultz) Winter	<i>R. fruticosus</i>	Nouvelle Zélande	Tentatives d'inoculations négatives. Des observations ultérieures (1992) ont montré une forte infestation	Cunningham, 1927 Johnston, 1990 Hasan (Com. pers.)
<i>Kuehneola uredinis</i> (L.K.) Arth.	<i>R. argutus</i>	Hawaii	Déjà présent à Hawaii, ce pathogène aurait une certaine efficacité sur <i>R. argutus</i> et n'infecte que très faiblement les <i>Rubus</i> endémiques	Gardner, 1983

Résumé

À l'heure où l'on se préoccupe de la perte de biodiversité face aux invasions biologiques et aux activités humaines, comprendre les mécanismes expliquant le succès de ces invasions est devenu primordial.

Dans cette étude, nous avons mesuré les traits d'histoire de vie de *Rubus alceifolius* Poiret (Rosaceae), une ronce géante originaire du Sud-est asiatique, considérée à la Réunion comme l'une des plantes les plus abondantes et menaçantes pour les écosystèmes indigènes. Cette espèce clonale, introduite à partir d'un seul génotype au 19^{ème} siècle, occupe aujourd'hui une très large gamme d'habitats de 0 à 1700 m d'altitude.

Les résultats ont montré que *R. alceifolius* possède une forme de croissance mi-liane - mi-buisson, des modes de multiplication variés (semis, marcottes, rejets de souche, boutures), une période juvénile courte, une production de fruits et de graines régulières et abondantes à basse altitude, une forte capacité de croissance végétative et une importante plasticité phénotypique qui lui permet de coloniser rapidement les habitats après perturbations. L'une des particularités de cette espèce est sa stratégie de développement qui varie avec l'altitude. Ainsi au dessous de 1100 m, cette espèce se développe par multiplication sexuée (formant une importante banque de graines) et végétative, alors qu'au-dessus de 1100 m, elle ne se multiplie que végétativement.

Nous avons mis en relation ces différents traits avec le régime des perturbations naturelle ou anthropique: chablis forestiers, ouvertures de chemins forestiers, parcelles de régénération sylvicole. Ces résultats soulignent l'importance de considérer une invasion comme l'interaction entre l'espèce exotique et l'écosystème envahi. D'un point de vue théorique, ils permettent de mieux comprendre les mécanismes expliquant le succès d'une invasion et ils complètent plus précisément le rôle de certains traits biologiques dans la colonisation de nouveaux milieux. Cette étude, en orientant les programmes de lutte, contribue entre autre à améliorer les méthodologies qui pourront être utilisées dans des plans de conservation des habitats menacés.

Mots clefs: *Rubus alceifolius* Poiret, Rosaceae, invasions biologiques, traits d'histoire de vie, interaction espèce-écosystème, conservation d'habitats naturels, Ile de la Réunion.

Abstract

Understanding mechanisms of invasion success has become very important to reduce biodiversity loss due to biological invasion and human activities.

In this study, I have measured life historical traits of *Rubus alceifolius* Poiret (Rosaceae), a giant bramble of southeastern Asian origin, considered on Réunion Island as one of the most abundant invasive species threatening native ecosystems. This species, probably introduced from a single clone in the 19th century, occurs now in a wide range of habitats from sea level to 1700 m.

Results show that *R. alceifolius* has a development type midway between a bush and a liana, with various multiplication strategies (seedling, tip-rooting axe or terrestrial layering, sprouts, cuttings), a short juvenile period, a regular and abundant fruit and seed production (in the lowlands only), an important vegetative growth capability and a wide phenotypic plasticity, which allow it to rapidly colonise disturbed native habitats. A key aspect of this species development is its growth strategy which changes according to elevation. Below 1100 m, *R. alceifolius* can spread by sexual (generating an important seed bank) and vegetative multiplication, while above 1100 m, this species spreads by clonal growth only.

These different life historical traits are discussed in relation to natural and human disturbances: canopy gaps, creation of forestry trails and forestry plots. These results underline the importance of considering invasion process as an interaction between invasive species and invaded ecosystem. Results also provide a better understanding of the mechanisms explaining invasive success, especially the role of some biological traits in colonising new habitats. Finally, this study suggests methods to direct alien plant control which could be used in conservation actions in threatened habitats.

Key words: *Rubus alceifolius* Poiret, Rosaceae, biological invasions, life history traits, species-environment interactions, conservation of native habitats, Réunion Island.

EXCL