



HAL
open science

Dynamique des forêts tropicales de l'île de La Réunion : processus d'invasions et de régénération sur les coulées volcaniques

Dominique Strasberg

► **To cite this version:**

Dominique Strasberg. Dynamique des forêts tropicales de l'île de La Réunion : processus d'invasions et de régénération sur les coulées volcaniques. Sciences de l'environnement. Université Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc, 1994. Français. NNT : 1994MON20200 . tel-00954484

HAL Id: tel-00954484

<https://theses.hal.science/tel-00954484v1>

Submitted on 6 Mar 2014

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.

ACADEMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITE DE MONTPELLIER II

SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THESE

présentée à l'Université de Montpellier II Sciences et Techniques du Languedoc pour
obtenir le Diplôme de **DOCTORAT**

SPECIALITE : Biologie des Populations et Ecologie

Formation Doctorale : Evolution et Ecologie

Ecole Doctorale : Biologie des Systèmes Intégrés - Agronomie - Environnement

**DYNAMIQUE DES FORÊTS TROPICALES DE L'ILE DE LA RÉUNION
PROCESSUS D'INVASIONS ET DE RÉGÉNÉRATION SUR LES COULÉES
VOLCANIQUES**

par

Dominique STRASBERG

Soutenu le 18 novembre 1994 devant le Jury composé de :

MM. THALER Louis	Professeur Université de Montpellier II	Président
McKEY Doyle	Professeur Université de Miami	Rapporteur
FIGIER Jacques	Professeur Université de La Réunion	Rapporteur
BLANDIN Patrick	Professeur MNHN Paris	Examineur
LEPART Jacques	Ingénieur de Recherche CNRS Montpellier	Examineur
WAREMBOURG Franck	Directeur de Recherche CNRS Montpellier	Directeur de Thèse

Remerciements

Ce travail de thèse a pu être réalisé grâce au financement d'un programme de recherche par le Conseil Régional de La Réunion (Commission Plan et Aménagement) et par le Service de la Recherche (SRETIE) du Ministère de l'Environnement (Programme SOFT). Le fonctionnement de ce programme a été pris en charge par le Laboratoire de Biologie Végétale de l'Université de La Réunion et le Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive du C.N.R.S. de Montpellier. La Commune de Saint-Philippe a permis à MM. J. Turpin, J.J. Damour et B. Pitou, de participer à mon travail de terrain. L'Office National des Forêts a gracieusement mis à ma disposition un local à proximité du site d'étude. Mes remerciements s'adressent aux institutions précédemment citées et à tout leur personnel.

Enfin, je tiens à remercier très sincèrement toutes les personnes qui ont contribué de près ou de loin à l'élaboration de ma thèse.

Résumé

Depuis son émergence, il y a environ 2,5 millions d'années, l'île de La Réunion, située à 800 km à l'est de Madagascar, subit des perturbations naturelles importantes : volcanisme, cyclones, glissements de terrain. En trois siècles seulement, les activités humaines ont accéléré la perte de diversité biologique, causée principalement par la destruction d'une grande partie des forêts tropicales indigènes et par l'introduction d'organismes exogènes. Au moins soixante espèces de plantes introduites envahissent actuellement les écosystèmes forestiers encore intacts. Les principaux vestiges de la forêt tropicale humide de basse altitude subsistent au sud-est de La Réunion, dans un paysage fragmenté naturellement par les coulées volcaniques. La diversité en espèces d'arbres et la structure de ces forêts tropicales sont analysés à l'échelle d'un hectare, sur une coulée ancienne de plus de quatre siècles. La dynamique de recolonisation de ces communautés végétales après les perturbations volcaniques a été étudiée à plusieurs échelles spatiales, sur des coulées récentes d'âges différents. Le maintien à long terme de ces habitats est remis en cause par les problèmes de fragmentation, combinés aux invasions par les plantes introduites qui modifient considérablement le cours des successions primaires. Ceci est en partie expliqué par une capacité de dissémination plus faible chez les espèces végétales indigènes que chez les espèces introduites.

Mots clés : Ile de La Réunion, Forêts tropicales, Succession primaire, Coulées volcaniques, Fragmentation, Invasions de plantes introduites.

Summary

Since its emergence, roughly 2.5 million years ago, the island of La Réunion, situated 800 km from the east coast of Madagascar in the Indian Ocean, has been frequently submitted to major natural disturbances due to volcanism, cyclones and landslides. In the last three centuries, human activities have caused an accelerating loss of biological diversity principally due to the destruction and fragmentation of native tropical forests and the introduction of alien organisms. At least sixty alien plant species are now known to actively colonize native forest communities. The large part of what remains of the original lowland rain forest is to be found in the south-east corner of the island in a landscape naturally fragmented by lava flows. In this study, tree species diversity and the spatial structure of these forest remnants have been analyzed at the scale of a 1-ha plot on a lava flow at least four centuries old. The colonisation dynamics of these plant communities have been studied at different spatial scales on a chronosequence of recent lava flows. The long term survival of these habitats is threatened by the consequences of fragmentation combined with alien plant invasions which have considerably modified the process of primary succession in this system. A major factor that has exacerbated the detrimental effect of the invading species is the reduced seed dispersal capacity of native plant species relative to the introduced species.

Key words: La Réunion island, Tropical forests, Primary succession, Lava flows, Fragmentation, Alien plant invasions.

Tables des Matières

Chapitre 1

Introduction

1. La perte de diversité dans les îles océaniques	1
2. Les caractéristiques biologiques de l'île de La Réunion	4
3. Les objectifs de recherche	19
4. Plan de la thèse	26
Références bibliographiques	29

Chapitre 2

Diversité, structure de taille et agrégation spatiale des arbres dans un hectare de forêt tropicale à La Réunion.

1. Introduction	43
2. Matériels et méthodes	45
3. Résultats	51
4. Discussion	59
Références bibliographiques	66

Chapitre 3

Etude de la mortalité des arbres en forêt tropicale soumise aux perturbations cycloniques.

1. Introduction	71
2. Zone d'étude	73
2. Méthodes	75
3. Résultats	75
4. Discussion	82
Références bibliographiques	85

Chapitre 4

Dynamique de la végétation sur les coulées volcaniques du Piton de La Fournaise (Ile de La Réunion).

1. Introduction	88
2. Matériels et méthodes	90
3. Résultats	96
4. Discussion	118
Références bibliographiques	128

Chapitre 5

Effets des invasions par les plantes introduites sur les communautés végétales indigènes à La Réunion.

1. Introduction	135
2. Méthodes	135
3. Résultats et discussion	137
Références bibliographiques	145

Chapitre 6

Fragmentation des forêts et invasions biologiques sur les coulées volcaniques à l'île de La Réunion

1. Introduction	146
2. Zone d'étude	148
3. Méthodes	151
4. Résultats et discussion	154
Références bibliographiques	171

Chapitre 7

Discussion et conclusion 173

Annexe 1

Patrons de dispersion des plantules de six espèces d'arbres dans une forêt de l'île de La Réunion.

Chapitre 1

Introduction

1. LA PERTE DE DIVERSITÉ DANS LES ÎLES OCÉANIQUES

Autant la région sud-ouest de l'Océan Indien est connue des biologistes à travers Madagascar, autant les 3 îles de l'archipel des Mascareignes à l'est de la Grande Île sont oubliées. Les citations les plus fréquentes à leur propos concernent un cas présumé de coadaptation entre une espèce d'arbre endémique, le Tambalacoque (*Sideroxylon grandiflorum*) et le Dodo (*Raphus cucullatus*) qui assurait sa dissémination. Cet arbre endémique de l'île Maurice produit des fruits de grande taille et des graines à endocarpe très épais. En étudiant la structure des populations d'arbres dans les forêts tropicales mauriciennes, Vaughan & Wiehe (1941) ont suggéré que la rareté des individus juvéniles, observée chez les espèces comme le Tambalacoque (Sapotacées) était liée à l'extinction du Dodo qui, en ingérant de telles graines, pouvait faciliter leur germination et assurer leur dissémination. A partir de ces éléments, Temple (1977) considéra que le Tambalacoque ne se régénérait plus depuis l'extinction du Dodo (17ème siècle). Pour tester cette hypothèse il fit germer des graines de Tambalacoque après les avoir fait ingérer par des dindons (3 germinations sur 10 graines rejetées). L'hypothèse avancée par Temple d'un mutualisme obligatoire entre le Dodo et le Tambalacoque généra une polémique et le sujet fut reconsidéré dans plusieurs publications (Owadally 1979, Temple 1979, Gould 1980, Cheke 1987, Wyse-Jackson *et al.* 1988, Witmer & Cheke 1991). La réponse à l'article de Temple par Owadally (1979) par exemple, remet en cause les faits suivants : de jeunes plants de *S. grandiflorum* sont observés en milieu naturel, les graines de *S. grandiflorum* non ingérées par un oiseau et cultivées en pépinière germent relativement bien, le Dodo et le Tambalacoque n'étaient probablement pas des espèces sympatriques.

Les critiques ont mis l'accent sur les interactions entre un oiseau frugivore dont la biologie et l'écologie sont peu documentées (Livezey 1993) et une espèce d'arbre à fruit charnu. En revanche aucune hypothèse n'a été formulée à l'échelle des communautés et le

sujet n'a jamais été replacé dans le contexte évolutif insulaire où se situent ces deux espèces. Parmi la guildes des plantes endémiques à fruits charnus des Mascareignes observe-t-on entre les espèces les mêmes patrons d'abondance et de dispersion que pour le Tambalacoque? Est-ce que des relations de mutualisme (plantes-vertébrés disperseurs) peuvent se maintenir dans un environnement insulaire, où la diversité est réduite et où un relâchement des pressions de sélection par rapport au continent est probable (prédation, compétition)?

D'autre part les articles discutant du mutualisme Dodo-Tambalacoque font passer au second plan la principale cause de raréfaction de *S. grandiflorum* et de beaucoup d'autres espèces insulaires qui consiste en la destruction rapide de son habitat depuis la colonisation humaine. Actuellement les forêts naturelles de Maurice n'occupent plus que 1% de la surface d'origine (Guého 1988). A ce phénomène s'ajoute l'introduction de prédateurs et de plantes envahissantes qui diminue le taux de reproduction et la survie des plantes indigènes (Lorence & Sussman 1986, 1988, Parnell *et al.* 1989).

Malgré l'absence de données fiables et la révision du problème par différents auteurs, ce "mutualisme obligatoire" est abondamment cité dans la littérature scientifique comme une illustration de référence de la coévolution entre les animaux et les plantes (Wheelwright & Orians 1982, Bryant 1985, Howe 1985, Liebermann & Liebermann 1986, Silvertown 1987, Wheelwright 1988, Murray 1988, Begon *et al.* 1990).

Au delà de la disparition des frugivores comme le Dodo, l'histoire naturelle des Mascareignes pose bien d'autres problèmes écologiques et évolutifs, communs à la plupart des îles océaniques. Celles-ci se caractérisent par un nombre important d'espèces endémiques qui ont évolué à partir d'un groupe restreint de colonisateurs ainsi que par l'absence de grands groupes biologiques des régions continentales comme les mammifères herbivores et carnivores (Darwin 1859, Mac Arthur & Wilson 1967, Carlquist 1974, Blondel 1986). Les Pinsons de Darwin aux Galapagos (Grant 1986) ou les Drosophiles à

Hawaii (Kaneshiro & Boake 1987, Carson 1987, Howarth & Mull 1992) comptent parmi les exemples de spéciation les plus spectaculaires et les mieux étudiés. Cette évolution unique est en partie liée à certaines conditions : un isolement géographique et une grande diversité d'écosystèmes sur des surfaces réduites (Mueller-Dombois 1981, Carr 1987).

Mais par ailleurs, la plupart des îles océaniques ont connu une accélération rapide du taux d'extinction des espèces après leur colonisation par l'homme. 90% des espèces d'oiseaux éteintes depuis 4 siècles occupaient des îles océaniques (Johnson & Stattersfield 1990). Les principales causes d'extinction décrites sont, la déforestation et les incendies, l'introduction des mammifères herbivores, l'agriculture, et l'introduction de plantes envahissantes (Vitousek *et al.* 1987, Vitousek 1988, Loope & Mueller-Dombois 1989, Adersen 1989, Kirk & Racey 1992). L'importance des invasions biologiques est largement démontrée aux îles Hawaii où sont recensées plus de 4000 espèces de plantes introduites dont 870 environ se sont naturalisées (Smith 1985, 1989). La "vulnérabilité" des écosystèmes insulaires aux invasions par les espèces exotiques est un débat toujours ouvert (Elton 1958, Loope *et al.* 1988, Vitousek & Walker 1989, Mueller-Dombois & Loope 1990, Vitousek *et al.* non publié). Les effets de la colonisation humaine et des introductions d'espèces exotiques sont surtout marqués dans les îles tropicales montagneuses et très isolées, par opposition aux atolls et aux îles proches du continent où les taux d'évolution et de spéciation sont plus faibles (Vitousek 1988).

Bien que situées dans une région biogéographique différente, les Mascareignes présentent des similitudes avec les archipels d'Hawaii ou des Galapagos précédemment cités, au niveau de leur géologie (volcanisme), des paysages et du relief, de leur isolement du continent et de leur taux d'endémisme élevé.

Après 4 siècles de colonisation humaine, la perte de diversité biologique dans les îles Mascareignes est aussi exemplaire (Cheke 1987, Guého 1988, Parnell *et al.* 1989; Strahm 1989) : l'île Maurice et l'île Rodrigues ont été si largement exploitées que toutes

leurs communautés animales et végétales indigènes sont désormais soit éteintes, soit menacées de disparition à court terme (Lorence & Sussman 1986, Guého 1988). La survie d'écosystèmes relativement intacts dans les Mascareignes dépend de leur conservation sur l'île de La Réunion où les communautés végétales indigènes occupent encore 38% de la surface de l'île (Doumenge & Renard 1989, Thébaud & Strasberg 1991).

Néanmoins, la diversité biologique des îles Mascareignes et en particulier de l'île de La Réunion demeure peu connue de la communauté scientifique. Les connaissances concernant la structure et le fonctionnement des écosystèmes terrestres y sont aussi très limitées relativement aux travaux menés à Hawaii ou aux Galapagos.

L'objectif général de ce travail est d'aboutir à une compréhension globale de la dynamique des forêts tropicales de La Réunion et d'analyser leur perte de diversité. Cette approche intègre les processus de perturbations, les invasions par les plantes exotiques et les patrons de dissémination des espèces, à plusieurs échelles de perception, écosystème, communauté et population. Avant d'entrer dans le vif des questions, rassemblons quelques données fondamentales concernant l'île de La Réunion.

2. LES CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES DE L'ÎLE DE LA RÉUNION

La flore de l'île de la Réunion a fait l'objet de collectes et d'études par de nombreux naturalistes dès 1771 avec les travaux de Commerson, puis pendant tout le 19ème siècle (Bory de Saint-Vincent 1804, Du Petit-Thouars 1822, Jacob de Cordemoy 1895). De nos jours, grâce à la publication de la Flore des Mascareignes (Bossier *et al.* 1976-) on dispose maintenant de données précises en systématique pour l'essentiel de la flore indigène. S'ajoutent à cela les travaux phytosociologiques de Rivals (1952) et Cadet (1977) qui définissent les principaux groupes floristiques de l'île et fournissent de nombreux relevés de végétation.

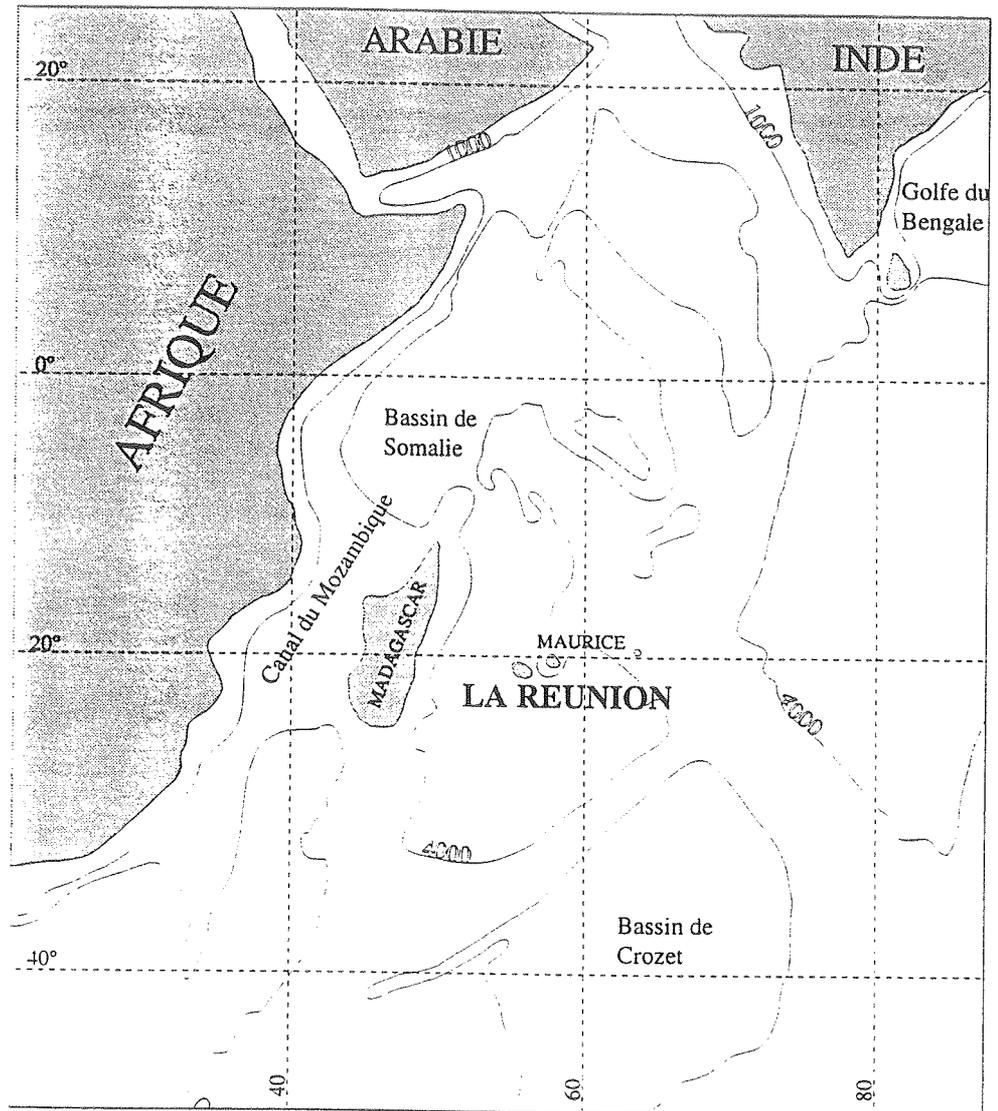


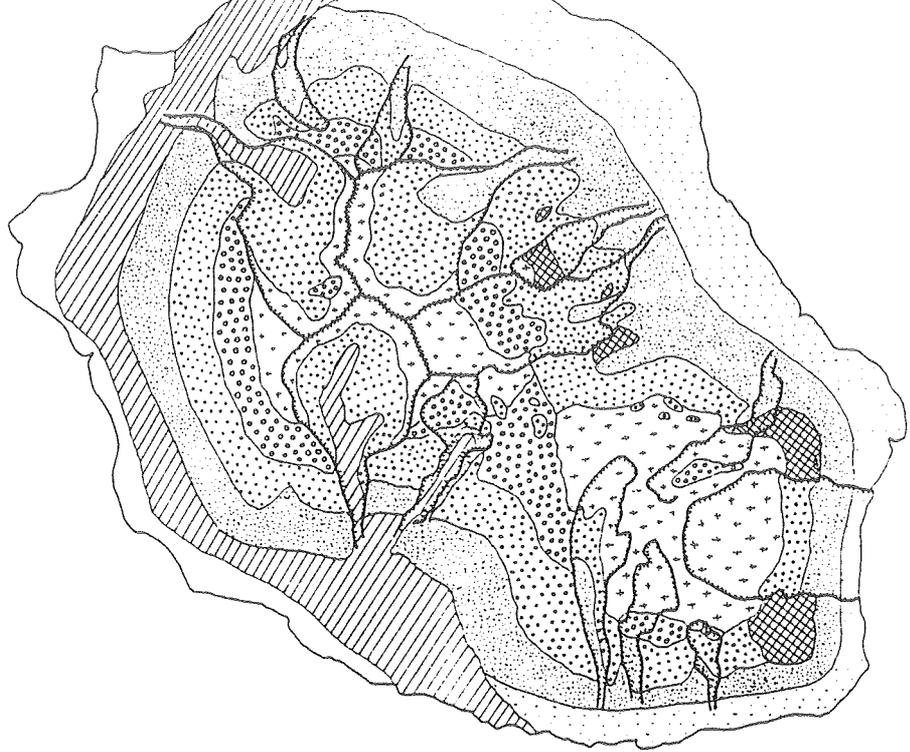
Figure 1. La Réunion dans la région sud-ouest de l'Océan Indien.

21. Situation géographique et zones de végétation

L'île de La Réunion (55°30'E, 21°00'S), située approximativement à 800 km à l'est de Madagascar (Figure 1), est la plus jeune des îles de l'archipel des Mascareignes (2,5 millions d'années). Elle s'étend sur 2512 km² et présente une grande diversité d'écosystèmes en liaison avec une topographie complexe, un volcanisme actif et des gradients climatiques très marqués (précipitations moyennes annuelles comprises entre 500 mm et 8000 mm, Raunet 1991). L'île est constituée de deux massifs volcaniques basaltiques édifiés à partir d'un point chaud, Le Piton des Neiges (3069 m), volcan éteint depuis 10 000 ans, et sur son flanc sud-est, Le Piton de la Fournaise, un des volcans les plus actifs au monde, datant de 500 000 ans (Chevalier 1979, Bachelery 1981). La géologie de l'île est dominée par un volcanisme de type effusif alternant cependant avec plusieurs épisodes explosifs (cendres). Dans sa phase actuelle, le Piton de La Fournaise produit des laves basaltiques relativement fluides qui s'écoulent pour la plupart à l'est en direction de la mer.

La circulation atmosphérique à La Réunion est dominée en saison hivernale (Mai-Octobre) par le régime des alizés apportant des masses d'air humides qui se concentrent au-dessus de la zone d'inversion de température, sur la côte est de l'île (au vent). L'été (Novembre-Avril), l'île est sous l'influence des dépressions tropicales pouvant évoluer en cyclones. Les effets de relief combinés au régime des vents maintiennent une humidité relative et des précipitations moyennes plus faibles sur la côte ouest (sous le vent) (Robert 1986).

En se basant sur les grands facteurs climatiques et la répartition des espèces, Cadet (1977) distingue entre 0 et 2000 m d'altitude, trois grands types de forêts tropicales :



- | | | | |
|---|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1 | <ul style="list-style-type: none"> Savanes Forêt relativement sèche hétérogène de basse altitude. | 3 | <ul style="list-style-type: none"> Forêt humide hétérogène de montagne. Forêt humide de montagne à <i>Acacia heterophylla</i>. Fournés hyperhumides à <i>Pandanus montanus</i>. |
| 2 | <ul style="list-style-type: none"> Forêt humide hétérogène de basse altitude. Forêt humide hétérogène de moyenne altitude. | 4 | <ul style="list-style-type: none"> Formations arbustives et prairies altimontaines. |

Figure 2. Zones de végétation à La Réunion avant (a) et après la colonisation humaine (b). Les différentes unités de végétation ont été regroupées dans les grandes catégories suivantes : 1 forêt tropicale semi-sèche, 2 forêt tropicale humide de basse et moyenne altitude, 3 forêt pluviale de montagne, 4 végétation de haute altitude. D'après Cadet (1977), modifié J. Dupont

la forêt semi-sèche, la forêt humide de basse altitude et la forêt humide de montagne. A l'intérieur de ces grands ensembles d'autres formations végétales sont distinguées comme la forêt de moyenne altitude (Rivals 1952, Dupouey & Cadet 1986) (Figure 2). Au-dessus de 2000 m d'altitude les montagnes sont colonisées par une végétation arbustive dominée par les Ericacées (Cadet 1974).

22. Flore et endémisme

La Réunion ainsi que Maurice et Rodrigues constituent de vraies îles océaniques qui n'ont jamais été reliées à des terres continentales. Leur colonisation par la flore s'est faite par différents mécanismes de dispersion, par les courants marins, le vent ou les animaux en particulier les oiseaux terrestres et marins. La zoochorie permet en effet une dissémination à très grande distance contrairement à l'anémochorie. Les régions de Madagascar et de l'Afrique constituent la principale origine biogéographique de la flore des Mascareignes (72% des genres de Phanérogames) les autres genres provenant de la région orientale ou indo-pacifique (Cadet 1977).

La flore de La Réunion comprend environ 500 espèces indigènes d'Angiospermes dont 34% sont endémiques de La Réunion et 22% des Mascareignes (Bossier *et al.* 1976-). Dix-neuf genres sur 32 endémiques de l'archipel, sont représentés dans l'île. Au moins 6 genres sont strictement endémiques de La Réunion (*Forgesia*, *Heterochaenia*, *Berenice*, *Ruizia*, *Eriotrix*, *Faujasia*). Les Orchidées (100-200 espèces) comptent parmi les taxons les plus riches en nombre d'espèces. Le groupe des Ptéridophytes comporte environ 200 espèces.

Les 700 espèces indigènes de Phanérogames se répartissent en 121 familles et environ 300 genres. Plusieurs taxons (tribu, genre, sous-genre) présentent à La Réunion un grand nombre d'espèces. Cette richesse spécifique pourrait être expliquée dans certains

cas par des taux de spéciation particulièrement élevés, par exemple dans le genre *Dombeya* (Sterculiacées) qui compte 12 espèces endémiques. Parmi les plantes herbacées, plusieurs genres d'Orchidées et de fougères, atteignent une richesse spécifique élevée, mais montrent en revanche un taux d'endémisme relativement faible.

23. La colonisation humaine

L'île, découverte dès le 16^{ème} siècle, ne commence à être peuplée que dans la deuxième moitié du 17^{ème} siècle. Pendant le premier siècle de colonisation, la densité de population reste très faible (250 habitants en 1676, Boureau Deslandes *in* Lougnon 1970). Seule la végétation côtière et une partie des forêts de basse altitude (nord-est et ouest) sont alors exploitées pour le bois. En 1715 la population est estimée à 2000 habitants (La Roque *in* Lougnon 1970). A cette période sont entrepris des défrichements sur de grandes surfaces pour la culture du café qui font disparaître la presque totalité des forêts de basse altitude (forêt tropicale semi-sèche dans l'Ouest et forêt tropicale humide dans l'Est). Cette culture est peu à peu remplacée par la canne à sucre dans la première moitié du 19^{ème} siècle. Après 1850 de nouvelles terres sont gagnées sur les surfaces de forêt pour la culture de la canne (Defos du Rau 1960). La population totale de l'île atteint 110 000 habitants en 1848, c'est aussi à cette époque que les régions des cirques sont défrichées et colonisées (Scherer 1965). En 1880 il ne reste que des fragments de la végétation d'origine au-dessous de 1000 m d'altitude dans l'Ouest et au-dessous de 500 m dans l'Est (Cheke 1987). La végétation à plus haute altitude dans l'Ouest (1000-1400 m) fera aussi l'objet de défrichements pour la production de géranium, au début du 20^{ème} siècle (Cadet 1977).

Le Tableau 1 donne une première estimation des surfaces occupées par les principales zones de végétation avant et après la colonisation humaine. Les surfaces ont été calculées d'après les cartes de végétation établies par Cadet (1977) et Dupont (1990) (mesures planimétriques, 1/200 000).

Tableau 1. Surfaces d'origine de la végétation indigène à La Réunion et pour chaque grande zone, proportion de vestiges existant encore aujourd'hui (en %).

Principaux types de végétation	Surface d'origine (en hectares)	Vestiges actuels (% de la surf. d'orig.)
Forêt tropicale semi-sèche incluant la zone de savane	56800	1
Forêt tropicale humide de basse altitude	45100	1 - 2
de moyenne altitude	40900	14
Forêt pluviale de montagne incluant les forêts monodominantes à : <i>Acacia; Pandanus; Philippia</i>	82600	61
Végétation de haute altitude	22200	81

La végétation de haute altitude et les forêts pluviales de montagne (>1000 m d'altitude) ont été peu touchées par les défrichements par opposition à la forêt tropicale semi-sèche et la forêt tropicale humide de basse altitude dont il ne reste que 1 à 2 %. Leur surface actuelle est de plus fortement surestimée à l'échelle utilisée. Ces deux zones de végétation sont les plus diversifiées au niveau de la richesse spécifique et regroupent la plupart des espèces en voie d'extinction. Ces reliques de végétation de basse altitude existent encore dans les falaises bordant les rivières où à l'état d'îlots forestiers entourés de végétation secondaire. Une partie de cette flore de basse altitude se maintient cependant dans la forêt de moyenne altitude (14% de l'aire d'origine) qui n'est pas encore réduite à de minuscules fragments de quelques hectares. Cette frange de végétation a été plus récemment défrichée pour l'installation de plantations de Camphrier (*Cinnamomum camphora*) sur la côté est de l'île (Dupouey & Cadet 1986).

Tableau 2. Liste des espèces éteintes et actuelles des vertébrés terrestres indigènes à La Réunion. Espèce, * incertaine. ext. éteinte, i indigène à large distribution, e endémique (de La Réunion ou des Mascareignes), ? description insuffisante. D'après Cheke (1987), Cowles (1987, 1994), Mourer-Chauviré et Moutou (1987), Mourer-Chauviré *et al.* (1994).

Famille	Espèce ou sous-espèce	Sta.	Dist.	La Réu.	Masc.
OISEAUX					
Phalacrocoracidae	<i>Phalacrocorax africanus</i>	ext.	i		X
Ardeidae	<i>Ardeola striata</i>		i		X
Ardeidae	<i>Nycticorax borbonensis</i>	ext.	e	X	
Threskiornithidae	<i>Borbonibis latipes</i>	ext.	e	X	
Phoenicopteridae	<i>Phoenicopus ruber</i>	ext.	i		X
Anatidae	<i>Anas theodori</i> *	ext.	e		X
Anatidae	<i>Mascarenachen kervazoi</i>	ext.	e	X	
Accipitridae	<i>Circus maillardi maillardi</i>		e	X	
Falconidae	"Emerillon" de Dubois *	ext.	?	X	
Falconidae	<i>Falco duboisi</i>	ext.	e	X	
Rallidae	"Râle des bois" de Dubois *	ext.	?	X	
Rallidae	<i>Fulica newtonii</i>	ext.	e		X
Rallidae	<i>Gallinula chloropus</i>		i		X
Rallidae	<i>Porphyrio</i> sp. *	ext.	e	X	
Raphidae	<i>Ornithoptera solitaria</i> *	ext.	e	X	
Columbidae	<i>Alectroenas</i> sp.nov. <i>duboisi</i>	ext.	e	X	
Columbidae	<i>Columba mayeri</i> *	ext.	e		X
Psittacidae	<i>Lophopsittacus bensoni</i> *	ext.	e		X
Psittacidae	<i>Necropsittacus borbonicus</i> *	ext.	e	X	
Psittacidae	<i>Mascarinus mascarinus</i>	ext.	e	X	
Psittacidae	<i>Psittacula eques</i>	ext.	e	X	
Strigidae	<i>Macarenotus grucheti</i>	ext.	e	X	
Apodidae	<i>Collocalia francica</i>		e		X
Hirundinidae	<i>Phedina borbonica borbonica</i>		e		X
Campephagidae	<i>Coracina newtoni</i>		e	X	
Pycnonotidae	<i>Hypsipetes borbonicus</i>		e	X	
Muscicapidae	<i>Terpsiphone bourbonnensis bourbonnensis</i>		e	X	
Muscicapidae	<i>Saxicola tectes</i>		e	X	
Zosteropidae	<i>Zosterops borbonicus borbonicus</i>		e	X	
Zosteropidae	<i>Zosterops olivacea</i>		e	X	
Passeridae	<i>Foudia</i> sp. *	ext.	e	X	
Sturnidae	<i>Fregilepus varius</i>	ext.	e	X	
MAMMIFERES					
Pteropodidae	<i>Pteropus niger</i>	ext.	e		X
Pteropodidae	<i>Pteropus subniger</i>	ext.	e		X
Vespertilionidae	<i>Scotophilus borbonicus</i>	ext.	e	X	
Molossidae	<i>Tadarida acetabulosus</i>		i		X
Emballonuridae	<i>Taphozous mauritanus</i>		i		X
REPTILES					
Testudinidae	<i>Cylindraspis borbonica</i>	ext.	e	X	
Geckonidae	<i>Phelsuma borbonica</i>		e	X	
Geckonidae	<i>Phelsuma inexpectata</i>		e	X	
Scincidae	<i>Leiolopisma telfairi</i>	ext.	e		X
Scincidae	<i>Scelotes bojerii</i>	ext.	e		X

24. Les extinctions animales et végétales et leurs causes probables

Les premières descriptions de la faune de La Réunion sont dispersées dans de nombreux textes historiques, certaines ont été confirmées par la découverte de subfossiles (Bour 1979, 1981, Cowles 1987, 1994, Mourer-Chauviré *et al.* 1994). Cheke (1987) présente une synthèse et une critique de ces descriptions historiques pour les trois îles des Mascareignes. Depuis l'installation de l'homme, les deux-tiers de la faune de vertébrés terrestres ont disparu de La Réunion. L'île abritait au moins 33 espèces d'oiseaux sans compter les oiseaux marins nicheurs; s'y ajoutaient aussi 5 espèces de reptiles dont une tortue terrestre (*Cylindraspis borbonica*) et un scinque géant (*Leiolopisma telfairii*) ainsi que 5 chiroptères dont 2 espèces de roussettes (*Pteropus* spp.) (Tableau 2). Parmi les oiseaux, des genres endémiques des Mascareignes sont maintenant éteints comme *Borbonibis* (Threskiornithidés), *Mascarenochen* (Anatidés), *Mascarenotus* (Strigidés) (Mourer-Chauviré et Moutou 1987, Johnson & Stattersfield 1990, Mourer-Chauviré *et al.* 1994).

Aucun oiseau proche du Dodo n'a été décrit pour La Réunion, néanmoins la présence d'un oiseau de grande taille aptère, le Solitaire, est indiscutable. Cheke (1987) cite au moins dix mentions historiques de cette espèce. Cet oiseau aptère se nourrissait apparemment d'invertébrés de la litière et du sol (e.g. lombrics). Sa détermination demeure incertaine, les descriptions (plumage, forme des pattes et du bec) feraient plutôt penser à un Ralliforme ou un Ciconiiforme. Le Solitaire de Bourbon pourrait aussi appartenir aux espèces d'oiseaux subfossiles découvertes récemment comme *Borbonibis latipes*, genre d'ibis endémique (Mourer-Chauviré *et al.* en prep.).

La majorité de ces espèces connaissent une extinction très rapide entre 1650 et les années 1700. Les tortues terrestres, l'Oiseau bleu (proche de la Poule sultane, *Porphyrio porphyrio*) et deux espèces de perroquets maintiennent des populations jusqu'en 1750. Les

2 espèces de roussette, le Mascarin (Psittacidés) et la Huppe de Bourbon (Sturnidés) s'éteignent plus tard au 19ème siècle (Cheke 1987).

Les extinctions massives de l'avifaune à La Réunion et les exemples spectaculaires de gigantisme insulaire font souvent oublier la diversité biologique des invertébrés. Pour les Mascareignes, les mollusques inféodés aux écosystèmes terrestres comptent 133 espèces avec un taux d'endémisme de 95%; au moins 41 espèces sont recensées à La Réunion dont 44% strictement endémiques (Bouchet & von Cosel 1991). Cette diversité est aussi menacée par la destruction des habitats et l'introduction d'espèces allochtones comme *Euglandina rosea*, escargot carnivore utilisé comme agent de lutte biologique. Une grande partie de ces taxons est décrite à partir de subfossiles et le principal inventaire des espèces encore vivantes à La Réunion date du début du siècle (Germain 1921). L'entomofaune est loin d'être totalement connue pour La Réunion, mais plusieurs grandes familles d'insectes sont bien décrites ou en cours d'étude comme les Lépidoptères (540 espèces, 25% strictement endémiques) ou les Coléoptères (au moins 1500 espèces, 40 à 45% strictement endémiques) (Viette, 1957, C. Guillermet comm. pers.).

Les extinctions concernant la flore sont beaucoup moins documentées car la preuve de la disparition d'une plante de son habitat est plus difficile à établir. Les informations peuvent être tirées de la consultation d'herbiers historiques regroupant des récoltes anciennes. La Flore des Mascareignes mentionne pour La Réunion, une dizaine d'espèces non retrouvées depuis la fin du 19ème siècle comme *Hibiscus liliiflorus* (Malvacées), *Claoxylon grandiflorum* (Euphorbiacées), *Badula crassa* (Myrsinacées). Un grand nombre d'espèces restreintes aux habitats de basse altitude sont connues seulement de quelques individus adultes. Dans des habitats relativement intacts comme dans les forêts d'altitude, plusieurs espèces sont aussi en voie de raréfaction mais on ne dispose d'aucune donnée sur la biologie des populations de ces espèces.

25. L'introduction de prédateurs et de grands herbivores

La disparition rapide de la faune terrestre semble peu liée à l'impact direct de l'homme encore peu présent au 17^{ème} siècle mais s'expliquerait plutôt par l'introduction de mammifères prédateurs. En effet les premiers habitants relatent la prolifération du rat noir, des cochons sauvages, puis des chats, qui détruisent les pontes de tortues terrestres et les nichées d'oiseaux. L'île de La Réunion a échappé à l'introduction de singes (*Macaca fascicularis*) et de mangoustes (*Herpestes auro punctatus*) qui exercent toujours une forte prédation sur les oiseaux à l'île Maurice. Dans le cas des 2 espèces de chauve-souris frugivores (*Pteropus* spp.) leur extinction est attribuée à l'action directe de l'homme par la chasse facilitée par le comportement grégaire de ces espèces (Cheke 1987). L'extinction rapide d'espèces indigènes a pu être provoquée par la transmission de nouveaux parasites comme la malaria aviaire, une des causes de déclin de l'avifaune à Hawaii (van Riper III *et al.* 1986).

Les premiers navigateurs faisant halte aux Mascareignes prélèvent quantité de tortues terrestres, chassent les oiseaux comestibles mais laissent aussi sur l'île du bétail, caprins et bovins. A La Réunion, rapidement leur abondance devient même incompatible avec les cultures vivrières et les premiers habitants s'organisent pour réduire l'effectif des troupeaux sauvages (Du Tremblay *in* Lougnon 1970). Ces introductions ont indirectement contribué à l'extinction de la faune indigène en détruisant une partie du couvert végétal. Les communautés végétales des Mascareignes ont en effet évolué isolées des pressions de sélection exercées par les mammifères herbivores sur le continent. Dans les îles comme Hawaii, les Galapagos (Stone & Loope 1987, Loope *et al.* 1988), la Nouvelle-Zélande (Parkes 1990, Atkinson & Cameron 1993) les ongulés introduits (chèvres, cerfs, bovidés) modifient la structure et la composition de la végétation; ils favorisent aussi la propagation des plantes exotiques et accélèrent l'érosion des sols.

A La Réunion les troupeaux et les cochons sauvages vont peu à peu faire l'objet de chasses intensives et disparaître vers le milieu du 19^{ème} siècle. Inversement à Maurice, les forêts indigènes subissent toujours des destructions par les animaux introduits (cerfs, cochons, singes). Actuellement, l'introduction à de fortes densités du Cerf de Java (*Cervus timorensis*) dans plusieurs sites à La Réunion risque de poser de nouveaux problèmes de conservation des écosystèmes indigènes.

Une grande part d'incertitude demeure néanmoins au sujet des causes d'extinctions même récentes. La faune actuelle de Maurice conserve étonnamment plusieurs espèces ou genres de vertébrés éteints très tôt à La Réunion, et ce, malgré une plus forte réduction des surfaces de forêts indigènes et l'impact d'un plus grand nombre de prédateurs et d'herbivores. A Maurice aucune espèce de passereaux n'a été victime d'extinction, à La Réunion deux espèces sur 9 ont disparu (*Foudia* sp., *Fregilepus varius*) (Simberloff 1992). Parmi d'autres taxons, la Crécerelle (*Falco punctatus*), la Perruche à collier (*Psittacula echo*), le Pigeon des Mares (*Nesoenas mayeri*) sont rares mais encore présents à Maurice, alors que l'extinction des espèces congénériques de la Réunion date de deux siècles. Il en est de même pour la roussette (*Pteropus niger*) et les reptiles *Leiopisma telfairii* et *Scelotes bojerii* (Scincidés).

Pour l'ensemble des Mascareignes, on explique tout aussi difficilement les extinctions de 9 espèces de passereaux exotiques sur 20 espèces introduites par l'homme entre le 18^{ème} et le 20^{ème} siècle (Simberloff 1992).

26. Les plantes introduites envahissantes

En nombre d'espèces les introductions les plus importantes concernent les plantes. La Flore des Mascareignes (Bossier *et al.* 1978) décrit au moins 1100 espèces végétales introduites à La Réunion dont 460 se sont naturalisées (Thébaud 1989). De plus, des espèces exotiques restent encore à inventorier. Les Plantes à fleurs indigènes de La Réunion ont colonisé l'île avec en théorie l'arrivée d'une nouvelle population fondatrice tous les 30 000 ans (Cadet 1977). En 3 siècles de colonisation humaine ce taux a soudainement augmenté avec en moyenne 3 à 4 espèces végétales introduites par an. En dehors des écosystèmes indigènes encore intacts en altitude, les plantes introduites dominent les paysages de La Réunion. Un inventaire récent, réalisé par Macdonald *et al.* (1991) fait apparaître qu'au moins une soixantaine d'espèces de plantes introduites envahissent les communautés végétales indigènes encore peu perturbées par les activités humaines, menaçant le maintien de leur diversité. D'une île tropicale océanique à une autre, parmi les plantes introduites les plus envahissantes, on retrouve fréquemment les mêmes espèces ou des espèces proches. Les plantes exotiques envahissantes à La Réunion, comme par exemple, *Psidium cattleianum*, *Hedichyum gardnerianum*, *Schinus terebenthifolius*, *Clidemia hirta*, *Ulex europaeus* font partie des espèces les plus menaçantes pour la survie des écosystèmes indigènes à Hawaii (Loope *et al.* 1988, Cuddihy & Stone 1990).

27. Dissémination des plantes par les animaux et risques d'extinction

L'hypothèse d'un mutualisme de type Dodo-Tambalacoque est aussi considérée comme un fait acquis à La Réunion et mérite d'être discutée. L'extinction d'oiseaux comme le Solitaire, l'Oiseau bleu, les perroquets et les pigeons est aussi invoquée pour expliquer la faible dissémination des plantes à fruits lourds et à graines volumineuses (e.g. Sapotacées, Ebenacées, Palmiers) (Cadet 1977).

Néanmoins, d'après les descriptions des différents auteurs, Le Solitaire et l'Oiseau bleu n'étaient certainement pas frugivores. Les perroquets et les pigeons sont des prédateurs de graines et de fleurs. Des études de cas montrent que les perroquets peuvent même fortement diminuer le taux de reproduction de certaines espèces d'arbres en forêt tropicale continentale (Galetti & Rodrigues 1992, Galetti 1993). Ces prédateurs de plantes dispersent en fait indirectement des graines au pied des arbres en faisant tomber des fruits avant de les manger (Jones 1987, K. Bohning-Kaese comm. pers.). La Perruche à collier à Maurice exploite même une plus large gamme de nourriture, feuilles, bourgeons, fruits, graines et même écorce ou brindilles (Jones 1987). Ces dernières espèces n'apparaissent donc pas comme des disséminateurs efficaces à distance des porte-graines. Sur les 21 espèces d'oiseaux éteints à La Réunion, seule 1 espèce, *Alectroenas* sp. (Pigeon frugivore) a certainement disséminé les plantes à fruits charnus de petite taille par endozoochorie.

Les roussettes (Mégachiroptères) en région paléotropicale visitent un grand nombre d'espèces végétales pour consommer les fruits, le nectar ou le pollen (Fujita & Tuttle 1991). Parmi ces exemples de plantes dispersées par les Ptéropodidés on retrouve plusieurs genres d'arbres présents à La Réunion, comme *Ficus*, *Diospyros*, *Calophyllum*, *Antidesma*, *Hernandia* (en Malaisie) ou encore *Pandanus* (dans le Pacifique). En Guyane d'autres familles de chiroptères frugivores sélectionnent uniquement certains types d'infructescences, émergentes en général de la masse foliaire (de Foresta *et al.* 1984). Dans les îles du Pacifique différents auteurs considèrent les roussettes du genre *Pteropus* comme des espèces clés dans la pollinisation de certaines espèces d'arbres (Cox *et al.* 1991, Elmquist *et al.* 1991). Leur extinction à La Réunion peut donc avoir eu des conséquences sur les régimes de reproduction des arbres indigènes.

A l'exception de Cheke (1987) aucun auteur ne fait état pour la dissémination, des reptiles de très grande taille comme la tortue géante, très fréquente dans l'île d'après tous les écrits des premiers voyageurs. Le Scinque géant éteint à La Réunion a pu aussi inclure

des fruits dans son régime alimentaire comme les iguanes terrestres aux Galapagos (Hendrix & Smith 1986, H. Adersen comm. pers.). Dans ces îles, les graines d'une espèce de tomate indigène ont un taux de germination beaucoup plus élevé après leur ingestion par les tortues terrestres (Rick & Bowman 1961). La dissémination de graines par la Tortue géante d'Aldabra a aussi été mise en évidence mais les plantes dispersées sont essentiellement des herbacées (24 espèces sur 28). De plus la forte sédentarité des tortues d'Aldabra limite fortement les distances de dispersion des plantes (Hnatiuk, 1978).

Ces exemples ne font pas apparaître de vertébrés spécialisés dans la consommation de fruits lourds, pouvant assurer la dissémination de graines volumineuses sur de grandes distances. La faune potentielle de disperseurs éteints à la Réunion présente en fait plusieurs espèces généralistes dans leur alimentation. Néanmoins, par leur taille et leur forte densité dans l'île, les tortues terrestres herbivores et en partie frugivores ont probablement joué un rôle dans la dynamique des communautés végétales indigènes.

La faune actuelle comporte un Bulbul endémique (*Hypsipetes borbonicus*) pouvant consommer des fruits d'environ 1 cm de diamètre. J'ai observé en forêt cette espèce consommant les fruits d'*Aphloia theiformis*, de *Ficus densifolia*, de *Sideroxylon borbonicum*, mais aussi des fleurs entières de *Nuxia verticillata* et plusieurs espèces d'insectes (Hyménoptères). Cheke (1987) a noté les mêmes espèces dans le régime alimentaire du Bulbul de La Réunion et un exemple de nectarivorie. Deux espèces de *Zosterops* nectarivores et insectivores peuvent aussi ingérer des graines en consommant certains fruits de petite taille (e.g. *Claoxylon* spp.). Les oiseaux du genre *Hypsipetes* et *Zosterops* ont une aire biogéographique très large et sont aussi généralistes dans leur alimentation (A. Brosset comm. pers.).

Parmi la faune introduite, les oiseaux comme *Acridotheres tristis* (Sturnidés) et *Pycnonotus jocosus* (Pycnonotidés) consomment des fruits charnus de petite taille et en majorité des fruits de plantes introduites (e.g. *Psidium cattleianum*). Les régimes alimentaires du Tenrec (Tenrecidés) et du Rat noir, mammifères introduits et très abondants

dans les forêts indigènes, ne sont pas connus. Notons seulement que ces prédateurs omnivores peuvent disperser des plantes comme dans le cas des rats indigènes des Galapagos qui consomment les fruits de plusieurs genres de plantes à fruits charnus (D. Clark comm. pers.).

3. LES OBJECTIFS DE RECHERCHE

Les forêts tropicales humides de basse altitude font partie des écosystèmes les plus complexes mais aussi les plus menacés de disparition à l'échelle mondiale (Wilson 1988, Whitmore & Sayer 1992). A l'échelle biogéographique régionale, les principaux vestiges de forêt tropicale des Mascareignes se trouvent dans l'île de La Réunion où ils ont conservé une structure relativement intacte. Ces écosystèmes constituent une priorité de recherche pour fournir la documentation aux projets de conservation des habitats et des espèces dans cette région de l'Océan Indien. L'étude de leur fonctionnement permet aussi une comparaison avec les forêts tropicales continentales fragmentées sous forme de réserves dans des paysages anthropisés.

Pour des raisons historiques, des vestiges de forêt tropicale humide subsistent à basse altitude dans le sud-est de La Réunion sur les pentes du Piton de La Fournaise. Dans cette région les écosystèmes forestiers sont soumis de manière plus ou moins fréquente, aux perturbations naturelles que constituent les coulées de lave du volcan actif. Le volcanisme génère des conditions d'étude originales avec une forte hétérogénéité spatiale de la végétation et des populations de plantes dont on connaît l'âge d'installation sur les coulées. De plus, la création de la première Réserve Naturelle de l'île dans cette zone a permis de sauvegarder un couloir de végétation continu sur un large gradient d'altitude (100-2000 m). Tous ces éléments font de cette région un site d'étude privilégié.

La richesse floristique des communautés végétales est relativement bien connue dans les îles tropicales océaniques mais on dispose de très peu de données sur leur patrons de diversité et de structure (Lorence & Sussman 1988). La richesse spécifique des communautés à La Réunion, a été bien décrite par l'approche phytosociologique (Cadet 1977), en particulier pour la forêt tropicale humide de basse et moyenne altitude (Cadet et Figier, non publié). Néanmoins les données quantitatives concernant l'abondance des espèces, leur structure de taille et leur distribution spatiale font défaut. Ces connaissances sont d'autant plus nécessaires que les projets de réserves et de conservation des espèces et des habitats sont dans le feu de l'actualité.

D'une manière plus générale l'analyse de la structure et de la composition d'une forêt tropicale constitue la première étape pour essayer de comprendre son fonctionnement.

Les forêts tropicales, bien que peu étudiées par rapport aux communautés de zone tempérée, sont connues pour leur grande richesse en espèces d'arbres (Gentry 1988). Il est ainsi plus difficile de caractériser ces communautés complexes par la dominance d'une espèce particulière (Hubbell & Foster 1986). Cette diversité élevée a souvent conduit à une conception de l'organisation des forêts tropicales où les arbres adultes de chaque espèce seraient présents en très faible densité et régulièrement espacés les uns des autres (distribution spatiale uniforme) sur une surface donnée (Vaughan & Wiehe 1941, Janzen 1970, Connell 1971). Les inventaires sur de grandes surfaces de forêt tropicale ont permis de mettre en évidence qu'au contraire la distribution spatiale des espèces d'arbres est agrégative ou aléatoire (Hubbell 1979, Thorington *et al.* 1982, Hubbell & Foster 1986, Sterner 1986). Ces travaux ont aussi montré une forte variabilité de l'abondance relative des espèces. A Barro Colorado sur une surface de 50 ha, parmi 310 espèces ligneuses recensées, plus de la moitié sont classées comme rares (<1 individu/ha) et coexistent avec des espèces très communes pouvant atteindre plus de 10 000 individus (Hubbell & Foster 1986, Condit *et al.* 1994).

Dans ces forêts où la diversité est très élevée, les inventaires et le suivi des populations d'arbres dans des parcelles permanentes fournissent les données de base pour mesurer comment la structure et la composition des communautés changent dans le temps et dans l'espace. L'analyse de la structure et de la composition en espèces d'arbres d'une forêt tropicale peut donc permettre de prédire quelles sont les probabilités d'extinction locale des espèces et de formuler différentes hypothèses sur les facteurs qui régulent la taille des populations d'arbres et leur distribution spatiale (perturbations, prédation, compétition). Les patrons de distribution spatiale des espèces d'arbres en forêt tropicale peuvent susciter aussi d'autres questions concernant par exemple la biologie de leur reproduction (distance entre individus et mouvements des pollinisateurs, rythmes de floraison et de fructification, variabilité génétique des populations).

La description des patrons de diversité et de structure donne une vision relativement statique de la communauté qui peut sembler en équilibre à l'échelle étudiée. A l'intérieur d'une communauté les populations fluctuent toujours en abondance, certaines tendent à s'éteindre localement d'autres sont en phase de recolonisation (Grubb 1986, Condit *et al.* 1992). Ces changements se détectent plus difficilement lorsqu'ils concernent des espèces longévives. Plusieurs questions fondamentales peuvent être posées : la diversité et la structure des communautés peuvent-elles se maintenir et à quelle échelle de temps et d'espace? Quels sont les facteurs de changements? Face à des perturbations nouvelles et à la fragmentation, quelles sont les chances de survie des espèces dont les populations sont fluctuantes?

Pour répondre à ces questions dans le cas des forêts de basse altitude, il est important de connaître les patrons de mortalité des différentes populations d'arbres pour les individus adultes qui composent la strate arborée mais aussi pour les individus juvéniles. Depuis une vingtaine d'années les recherches en forêt tropicale se sont focalisées sur la mortalité des grands arbres qui provoquent la création d'ouvertures dans la canopée et le

développement d'individus plus jeunes (Hartshorn 1978, Denslow 1987, Alexandre 1989, Whitmore 1989a). Ce mode de régénération (gap dynamics) constitue le principal moteur du changement de ces communautés (Brokaw 1985, 1987, Brokaw & Scheiner 1989, Raich & Christensen 1989). Les caractéristiques de ces ouvertures ou chablis (surface, micro-environnement) dépendent de la façon dont les arbres meurent, selon qu'ils sont déracinés, cassés à une certaine hauteur ou morts sur pied. La combinaison de plusieurs éléments peut expliquer les différents modes de mortalité observés, par exemple, la taille des individus, les traits biologiques des espèces, l'action des pathogènes, les épisodes de sécheresse, la fréquence et l'intensité des perturbations comme le vent (Swaine *et al.* 1986).

Sous les latitudes où les forêts sont balayées par les cyclones (Nord-Est des Philippines, Queensland, Caraïbes), le turnover des espèces d'arbres est plus rapide qu'en région équatoriale et les chablis peuvent être de plus grande taille (Whitmore 1989b, 1990). Dans une île comme La Réunion fréquemment soumise aux dépressions tropicales, on peut s'attendre à ce que la dynamique des forêts tropicales soit affectée par les perturbations cycloniques qui peuvent casser ou déraciner une forte proportion d'arbres.

La création de chablis, éléments clés de la dynamique des forêts tropicales, constitue une perturbation dont la fréquence peut varier selon les communautés étudiées et selon la combinaison des effets environnementaux (climat, topographie, sols) (Mabberley 1983, Whitmore 1990, Jans *et al.* 1993). Ces perturbations peuvent s'observer à l'échelle de l'année et concernent ponctuellement des surfaces au sol réduites; par exemple les chablis échantillonnés par Brokaw (1985) à Barro Colorado (> 20m²) ont une surface moyenne de 84,8 m².

A plus grande échelle, des perturbations naturelles comme les incendies, les coulées volcaniques ou les glissements de terrain peuvent détruire de grandes surfaces de végétation, créant ainsi une forte hétérogénéité spatiale. Dans ces cas là, peu d'études ont

été consacrées à la dynamique des forêts tropicales après ces perturbations de grande ampleur, exception faite des actions humaines sur ces habitats.

Le volcanisme actif à La Réunion constitue une opportunité pour étudier comment s'installe une nouvelle communauté de plantes sur un substrat neuf (succession primaire), en particulier comment se reconstitue une forêt tropicale humide détruite par une coulée de lave. A quelle vitesse arrivent les espèces qui envahissent ce substrat dépourvu de sol et de stock de propagules? Quelles sont les caractéristiques biologiques des espèces dominantes?

Ces questions s'inscrivent dans le thème beaucoup plus vaste de la succession primaire. La théorie de la succession en écologie a stimulé un grand nombre d'études depuis Clements (1916) mais sans aboutir à une explication générale des forces qui régissent les patrons de remplacement des espèces après perturbation (Connell & Slatyer 1977, Lepart & Escarré 1983). Cette difficulté tient à la complexité des processus de succession. Ces derniers varient d'un habitat à un autre et les espèces colonisatrices en jeu diffèrent par leur traits d'histoire naturelle (Blondel 1986, Huston & Smith 1987, Tilman 1988).

Sur les îles volcaniques comme La Réunion, les communautés végétales ont toujours été soumises aux perturbations volcaniques depuis l'émergence de l'île il y a un peu plus de 2 millions d'années. Dans ce contexte écologique, on peut s'attendre à ce que les plantes indigènes à La Réunion soient adaptées aux perturbations volcaniques. Les processus d'extinction puis de recolonisation après des éruptions ou des coulées volcaniques relativement fréquentes ont probablement influencé la survie et la reproduction des populations de plantes indigènes. A Hawaii, Smathers & Mueller-Dombois (1974) ont observé que les ligneux indigènes pionniers soumis au stress hydrique sur les coulées récentes avaient une survie supérieure aux espèces d'introduction récente.

La perte de diversité biologique dans les îles océaniques est fortement accélérée par l'introduction d'espèces exotiques (Vitousek 1988). La création de réserves a permis la

conservation de plusieurs écosystèmes insulaires. Cependant à l'échelle mondiale on estime que les plantes vasculaires envahissantes représentent 30% de la richesse floristique des réserves sur les îles océaniques (Usher 1988). Un processus agissant à l'échelle des communautés comme l'invasion d'une plante introduite peut contrôler à une échelle supérieure le fonctionnement d'un écosystème. *Myrica faya*, arbuste fixateur d'azote introduit à Hawaï, modifie ainsi le cycle des éléments nutritifs et le cours de la succession primaire sur les coulées volcaniques (Vitousek *et al.* 1987, Walker & Vitousek 1991). Peu de données quantitatives sont disponibles sur les plantes envahissantes à La Réunion. Le problème du contrôle des invasions est d'autant plus complexe dans les îles océaniques tropicales et montagneuses qui présentent une très grande diversité d'habitats. Les conditions climatiques et édaphiques très contrastées sur une petite surface permettent la coexistence d'un nombre élevé d'espèces introduites aux caractéristiques biologiques très diverses. Il est donc essentiel d'identifier à La Réunion les plantes introduites qui ont réussi à établir des populations dans les communautés indigènes, d'estimer leur fréquence et leur abondance à l'échelle de l'île et d'évaluer leur potentiel d'extension et leur impact sur le fonctionnement des écosystèmes indigènes.

La réduction des surfaces de forêts tropicales s'accompagne d'effets indirects dus à la fragmentation. Même si des îlots de forêt subsistent, leur diversité ne se maintient pas et à différentes échelles de temps une partie des espèces disparaît (Simberloff 1992, Terborgh 1992). La fragmentation bouleverse les taux de migration, la taille des populations et les conditions micro-environnementales (hygrométrie, luminosité, ...), en particulier dans les zones de lisière (Hardt & Forman 1989, Saunders *et al.* 1991, Brothers & Spingarn 1992). Le maintien à long terme des fragments de forêt dépend de leur dynamique interne mais aussi de leur interaction avec les communautés environnantes, en particulier du fait de la présence d'espèces exotiques envahissantes. Le volcanisme à La Réunion provoque une fragmentation naturelle des forêts tropicales humides, isolées dans

une matrice de coulées d'âge différent. Cette situation fournit une opportunité pour examiner comment les processus de colonisation d'un substrat récent à partir de forêts fragmentées sont affectés par les plantes introduites.

Dans les différents chapitres de ce travail j'ai tenté de répondre plus précisément aux questions suivantes :

Quelle est la diversité en espèces d'arbres de la forêt tropicale humide de basse altitude? Quelle est l'abondance des différentes espèces, leur structure de taille et leur distribution spatiale. Observe-t-on les mêmes patrons qu'en forêt tropicale continentale?

Quel est le mode de mortalité dominant des arbres dans les forêts soumises aux perturbations engendrées par les cyclones? Les cyclones provoquent-ils des chutes d'arbres importantes? La proportion d'arbres morts est-elle variable entre les différentes espèces?

Quelles espèces recolonisent les coulées volcaniques récentes? Comment varient la fréquence et l'abondance des espèces selon l'altitude et l'âge des coulées? Les plantes exotiques envahissantes modifient-elles le processus de succession primaire?

Est-ce que toutes les espèces de plantes exotiques naturalisées envahissent les écosystèmes forestiers non perturbés par l'homme? Quels peuvent être leurs effets sur le fonctionnement des écosystèmes? Les réponses à ces deux questions doivent permettre d'établir des priorités pour la gestion des plantes envahissantes.

Les forêts fragmentées par les coulées volcaniques peuvent-elles se reconstituer sur un substrat neuf? Favorisent-elles le maintien et la recolonisation d'espèces indigènes ou l'invasion d'espèces exotiques? Quelle est la capacité de dissémination de ces deux groupes d'espèces?

4. PLAN DE LA THÈSE

Les études sur des parcelles permanentes ont permis de mieux mesurer la diversité et la dynamique des forêts tropicales, les plus documentées ont été établies sur le continent comme à Barro Colorado (Panama) (Leigh *et al.* 1982) ou à La Selva (Costa Rica) (McDade *et al.* 1993). A l'exception des premiers travaux de Vaughan & Wiehe (1941) à l'île Maurice, très peu de données sur des parcelles d'au moins 1 ha de forêt tropicale sont disponibles dans la région Sud-Ouest de l'Océan Indien.

D'autre part, en dehors des communautés végétales continentales, peu de travaux concernent le niveau de diversité que peuvent atteindre les arbres sur des surfaces limitées comme les îles océaniques. L'objectif du **chapitre 2** est d'analyser la diversité, la structure de taille et l'échelle d'agrégation spatiale des populations d'arbres d'une parcelle de 1 ha en forêt tropicale humide de basse altitude à La Réunion. La zone d'étude est située au sud-est de l'île dans la Réserve Naturelle de Marelongue.

Les chablis, créés par les chutes d'arbres en forêt sont reconnus depuis longtemps comme le mode de perturbation à petite échelle, dominant, en forêt tropicale. Dans une île comme La Réunion, fréquemment balayée par les cyclones ou les dépressions tropicales, on s'attend à observer en forêt une grande proportion d'arbres morts cassés ou déracinés.

Dans la parcelle permanente de 1 ha de Marelongue, j'ai réalisé un inventaire de tous les arbres déracinés, cassés ou morts sur pied. Les résultats, exposés dans le **chapitre 3** récapitulent les types de dégâts observés et les espèces qui sont particulièrement concernées. Les effets de la taille des arbres (diamètre) sur les différents modes de mortalité ont été testés.

En forêt tropicale, alors que les changements successionnels à l'intérieur des chablis, sont bien documentés (Putz 1983, Riera 1985, Nunez-Farfan & Dirzo 1988, Uhl

et al. 1988, Denslow *et al.* 1990), les processus de succession après des perturbations à grande échelle et les stratégies de colonisation des plantes tropicales demeurent mal connus. Les patrons et les processus de succession dans les communautés de plantes tropicales présentent un intérêt crucial sachant que les écosystèmes tropicaux sont en train d'être rapidement modifiés ou détruits. A l'île de La Réunion, la région du Grand Brûlé, située dans la caldeira du volcan actif du Piton de La Fournaise, offre des conditions originales pour l'étude des successions primaires après les perturbations de grande ampleur que représentent les coulées volcaniques. Sur les coulées, contrairement aux sols sous forêt tropicale, aucun stock de graines n'intervient dans le processus de colonisation. Le **chapitre 4** présente les principaux résultats sur la succession des communautés végétales des coulées volcaniques du Grand Brûlé, analysée indirectement à partir de quatre coulées d'âge différent (59, 47, 29, 14 ans). Dans cette chronoséquence les variations spatiales d'abondance et de diversité des espèces végétales ont été mesurées sur un gradient d'altitude de 0 à 1000 m, le long de transects traversant chaque coulée. Cet échantillonnage représente un total de 89 parcelles de 10 x 10 m. Les changements dans ces communautés végétales pionnières sont analysés en fonction de l'âge du substrat, de l'altitude et de la présence d'îlots forestiers anciens à proximité des coulées étudiées. Les patrons successionnels observés et les interactions entre espèces sont discutés selon les traits biologiques des plantes (forme de croissance, mode de dispersion).

En fait il s'avère que, sur ces coulées volcaniques à basse altitude, la dynamique des communautés végétales indigènes est fortement modifiée par l'installation massive de certaines plantes introduites. De plus, ce processus concerne à plus large échelle, les différents écosystèmes de l'île : au moins 460 espèces de plantes vasculaires introduites ont établi des populations et se reproduisent sur l'île de La Réunion (Thébaud, 1989). Des groupes de plantes envahissantes ont été précédemment définis par différents auteurs

(Cadet 1977, Lavergne 1978, Miguet 1980) dont les avis divergent quant à l'impact qu'elles peuvent avoir sur le fonctionnement des écosystèmes de La Réunion.

Afin de réaliser à l'échelle de l'île, un inventaire quantitatif des plantes introduites envahissant les écosystèmes indigènes nous avons mesuré la fréquence et l'abondance des différentes espèces le long de 18 transects répartis entre 100 et 1800 m d'altitude, dans différentes communautés végétales intactes et dans des sites fortement perturbés par l'homme. Les données collectées sont analysées et discutées au **chapitre 5**. Les mesures de terrain sur le niveau d'invasion des différents habitats ont été aussi utilisées pour établir un classement des espèces selon l'approche développée par Macdonald & Jarman (1985) pour le projet SCOPE "Ecology of Biological Invasions". Ce classement permet de définir des priorités concernant la gestion des habitats et le contrôle des invasions biologiques.

Dans le même secteur de la caldeira, les éruptions volcaniques du Piton de La Fournaise ont produit un ensemble d'îlots de forêts épargnés par les coulées plus récentes. Dans ce paysage fragmenté, nous avons sélectionné six zones d'étude en lisière de ces îlots de forêts afin d'examiner la colonisation des coulées de laves par les plantes ligneuses. Nous avons identifié et mesuré toutes les ligneux de plus de 25 cm de hauteur à l'intérieur de 272 quadrats placés sur 17 transects de 60 m de longueur.

Ces données discutées au **chapitre 6**, mettent en évidence comment la recolonisation d'un substrat neuf à partir de forêts fragmentées, peut être affectée par les plantes introduites envahissantes, en particulier les espèces ligneuses disséminées par les oiseaux. Cette étude suggère que la capacité de dissémination des espèces indigènes est beaucoup plus faible que celle des espèces exotiques. Les patrons de dispersion de la guildes des plantes à fruits charnus sont discutés en **annexe 1** à partir de données sur la distribution spatiale des plantules de plusieurs espèces d'arbres de la forêt de Marelongue.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADSERSEN, H. 1989. The rare plants of Galapagos Islands and their conservation. *Biological Conservation* 47: 49-77.
- ALEXANDRE, D. Y. 1989. Dynamique de la Régénération Naturelle en Forêt Dense de Côte d'Ivoire. ORSTOM, Collection Etudes et Thèses, Paris.
- ATKINSON, I. A. E. AND E. K. CAMERON. 1993. Human influence on the terrestrial biota and biotic communities of New Zealand. *Trends in Ecology and Evolution* 8(12): 447-451.
- BACHELERY, P. 1981. Le Piton de La Fournaise (Ile de La Réunion), Etude Volcanologique, Structurale et Pétrologique. Thèse de 3ème cycle, Université de Clermont-Ferrand.
- BEGON, M., J. L. HARPER, AND C. R. TOWNSEND. 1990. *Ecology: Individuals, Populations, and Communities*. Blackwell, Oxford.
- BLONDEL, J. 1986. *Biogéographie évolutive*. Collection d'Ecologie. Masson, Paris.
- BORY DE SAINT-VINCENT, J. B. 1804. *Voyage dans les quatre principales îles des mers australes d'Afrique*, Paris, an XIII, 3 volumes.
- BOSSER, J., CADET, T., GUÉHO, J. ET MARAIS, W. 1976 - . Flore des Mascareignes : La Réunion, Maurice, Rodrigues. MSIRI, Mauritius, ORSTOM, Paris, France, et Royal Botanical Garden, Kew, U.K.
- BOUCHET, P. ET B. VON COSEL. 1991. Les Mollusques terrestres et fluviatiles des Départements d'Outre-Mer. Rapport d'étude bibliographique, M.N.H.N. Paris.
- BOUR, R. 1979. Première découverte de restes osseux de la Tortue terrestre de La Réunion, *Cylindraspis borbonica*. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 288 D: 1233-6.

- BOUR, R. 1981. Histoire de la tortue terrestre de Bourbon. Bulletin de l'Académie de l'île de La Réunion 25: 98-147.
- BROKAW, N. V. L. AND S. M. SCHEINER. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. Ecology 70(3) 538-541.
- BROKAW, N. 1982. Treefalls, frequency, timing and consequences. In E. G. Leigh, Jr, A. S. Rand, and D. M. Windsor (eds.), The Ecology of a Tropical Forest - Seasonal Rhythms and Long-term Changes, 101-108. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- BROKAW, N. V. L. 1985. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. Biotropica 14(2): 158-160.
- BROKAW, N. V. L. 1987. Gap phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. Journal of Ecology 75: 9-19.
- BROTHERS, T. S. AND A. SPINGARN. 1992. Forest fragmentation and alien plant invasion of Central Indiana old-growth forests. Conservation Biology 6(1): 91-100.
- BRYANT, A. 1985. Seed Physiology. Studies in Biology 165. Edward Arnold.
- CADET, T. 1974. Etude sur la végétation des hautes altitudes de l'île de La Réunion (Océan Indien). Vegetatio 29(2): 121-130.
- CADET, T. 1977. La Végétation de l'île de La Réunion : Etude Phytoécologique et Phytosociologique. Thèse de Doctorat, Université d'Aix-Marseille, France.
- CADET, T. ET J. FIGIER. 1985. La Réserve de Marelongue, Etude Floristique et Ecologique. Rapport non publié.
- CARLQUIST, S. 1974. Island Biology. Columbia University Press, New York.
- CARR, G. D. 1987. Beggar's ticks and tarweeds: masters of adaptive radiation. Trends in Ecology and Evolution 2(7): 192-195.

- COX, P. A., T. ELMQUIST, E. D. PIERSON, AND W. E. RAINEY. 1991. Flying foxes as strong interactors in South Pacific island ecosystems: a conservation hypothesis. *Conservation Biology* 5(4): 448-454.
- CUDDIHY, L. W. AND C. P. STONE. 1990. Alteration of Native Hawaiian Vegetation, Effects of Human, Their Activities and Introductions. University of Hawaii Cooperative National Park Resources Studies Unit, Honolulu, Hawaii.
- DARWIN, C. R. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. 1st edition, John Murray. reprint Penguin Books 1987.
- DEFOS DU RAU, J. 1960. *L'Ile de la Réunion*. Bordeaux : Institut de Géographie.
- DENSLOW, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- DENSLOW, J. S., J. C. SCHULTZ, P. M. VITOUSEK, AND B. R. STRAIN. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology* 71(1): 165-179.
- DOUMENGE, C. ET Y. RENARD. 1989. *La Conservation des Ecosystèmes Forestiers de l'Ile de La Réunion*. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, U.K.
- DU PETIT-THOUARS, L-M. A-A. 1822. *Histoire Particulière des Plantes Orchidées Recueillies sur les Trois Iles Australes de l'Afrique*. Paris, E.M. Coleman ed. 1979, New York U.S.A.
- DUPONT, J. 1990. Cartes de végétation de La Réunion, 21 planches couleur, Document SREPEN, Saint-Denis.
- DUPOUEY, J. L. ET T. CADET. 1986. Subdivisions de la forêt de bois de couleur à l'île de La Réunion. *Annales des Sciences Forestières* 43(1): 105-115.
- ELMQUIST, T., P. A. COX, W. E. RAINEY, AND E. D. PIERSON. 1992. Restricted pollination on oceanic islands: pollination of *Ceiba pentadra* by flying foxes in Samoa. *Biotropica* 24(1): 15-23.

- CARSON, H. L. 1987. Tracing ancestry with chromosomal sequences. *Trends in Ecology and Evolution* 2(7): 203-207.
- CHEKE, A. S. 1987. An ecological history of the Mascarene Islands, with particular reference to extinctions and introductions of land vertebrates. In A. W. Diamond (ed.), *Studies of Mascarene Island Birds*, 5-89. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- CHEVALIER, L. 1979. Structures et Evolution du Volcan du Piton des Neiges (île de La Réunion). Leurs Relations avec les Structures du Bassin des Mascareignes. Océan Indien Occidental. Thèse de 3ème cycle, Université scientifique et médicale de Grenoble.
- CLARK, D. A. 1984. Native land mammals in Galapagos. In R. Perry (ed.), *Key Environments: Galapagos*, 225-231. Pergamon Press, London.
- CLEMENTS, F. E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institute, Washington, Publ. 242: 1-512.
- CONDIT R., S. P. HUBBELL, AND R. B. FOSTER. 1992. Short-term dynamics of a neotropical forest. *BioScience* 42(11): 822-828.
- CONDIT, R., S. P.. HUBBELL, AND R. B. FOSTER. 1994. Density dependence in two understory tree species in a neotropical forest. *Ecology* 75(3): 671-680.
- CONNELL, J. H. AND R. O. SLATYER. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- COWLES, G. S. 1987. The fossil record. In A. W. Diamond, (ed.), *Studies of the Mascarene Island Birds*, 5-89. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- COWLES, G. S. 1994. A new genus, three species, and two new records of extinct holocene birds from Réunion island, Indian Ocean. *Geobios* 27(1): 87-93.

- ELTON, C. S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen Co., London. Reprint 1982, Science Paperback, Chapman & Hall USA.
- FUJITA, M. S. AND M. D. TUTTLE. 1991. Flying foxes (*Chiroptera: Pteropodidae*): threatened animals of key ecological and economic importance. *Conservation Biology* 5(4): 455-463.
- GALETTI, M. 1993. Diet of the Scaly-headed Parrot (*Pionus maximiliani*) in semideciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica* 25(4): 419-425.
- GALETTI, M. AND M. RODRIGUES. 1992. Comparative seed predation on pods by parrots in Brazil. *Biotropica* 24: 222-224.
- GERMAIN, L. 1921. *Faune Malacologique Terrestre et Fluviale des Iles Mascareignes*. Mission zoologique de M. Paul Carié aux Iles Mascareignes. Gaultier & Thébert, Angers.
- GOULD, S. J. 1980. *The Panda's thumb*. Norton & Co., NY and London.
- GRANT, P. R. 1986. *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*. Princeton University Press.
- GRUBB, P. J. 1986. Problems posed by sparse and patchily distributed species in species-rich plant communities. *In* J. Diamond and T. J. Case (eds.), *Community Ecology*, 207-225. Harper & Row, New York.
- GUÉHO, J. 1988. *La Végétation de l'île Maurice*. Editions de l'Océan Indien, Mauritius.
- HARDT, R. A. AND R. T. T. FORMAN. 1989. Boundary form effects on woody colonization of reclaimed surface mines. *Ecology* 70(5): 1252-1260.
- HARTSHORN, G. S. 1978. Treefalls and tropical forest dynamics. *In* P. B. Tomlinson and M. H. Zimmerman (eds.), *Tropical Trees as Living Systems*, 617-638. Cambridge University Press, Cambridge.

- HARTSHORN, G. S. 1989. Gap-phase dynamics and tropical tree species richness. *In* L. B. Holm-Nielsen, I. C. Nielsen and H. Baslev (eds.), *Tropical Forests, Botanical Dynamics, Speciation and Diversity*, 65-73. Academic Press, London.
- HENDRIX, L. B. AND S. D. SMITH. 1986. Post-eruption revegetation of Isla Fernandina, Galapagos: II. *National Geographic Research* 2(1): 6-16.
- HNATIUK, S. H. 1978. Plant dispersal by the Aldabran Giant Tortoise, *Geochelone gigantea* (Schweigger). *Oecologia* 36: 345-350.
- HOWARTH, F. G. AND W. P. MULL. 1992. *Hawaiian Insects and their Kin*. University of Hawaii Press, Honolulu.
- HOWE, H. F. 1985. Gomphotere fruits: a critique. *American Naturalist* 125(6): 853-865.
- HUBBELL, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1309.
- HUBBELL, S. P. AND R. B. FOSTER. 1986. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. *In* M. E. Soulé (ed.), *Conservation Biology, the Science of Scarcity and Diversity*, 205-232. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- HUSTON, M. AND T. SMITH. 1987. Plant succession: life history and competition. *American Naturalist* 130: 168-198.
- JACOB DE CORDEMOY, E. 1895. *Flore de l'Ile de La Réunion*. Librairie des Sciences Naturelles, P. Klincksieck ed. Paris.
- JANS, L., L. POORTER, R. S. A. R. VAN ROMPAEY AND F. BONGERS. 1993. Gaps and forest zones in tropical moist forest in Ivory Coast. *Biotropica* 25(3): 258-269.
- JOHNSON, T. H. AND A. J. STATTERSFIELD. 1990. A global review of island endemic birds. *Ibis* 132: 167-180.

- JONES, C. G. 1987. The larger land-birds of Mauritius. In A. W. Diamond (ed.), *Studies of the Mascarene Island Birds*, 208-300. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- KANESHIRO, K. Y. AND C. R. B. BOAKE. 1987. Sexual selection and speciation: issues raised by Hawaiian *Drosophilids*. *Trends in Ecology and Evolution* 2(7): 207-212.
- KIRK, D. A. AND P. A. RACEY. 1992. Effects of the introduced black-naped hare *Lepus nigricollis* on the vegetation of Cousin Island, Seychelles and possible implications for avifauna. *Biological Conservation* 61:171-179.
- LAVERGNE, R. 1978. Les pestes végétales de l'Ile de La Réunion. *Info-Nature, Ile de La Réunion* 16: 9-60.
- LEPART, J. ET J. ESCARRE. 1983. La succession végétale, mécanismes et modèles: analyse bibliographique. *Bulletin d'Ecologie* 14(3): 133-178.
- LIEBERMANN, M. AND D. LIEBERMANN. 1986. An experimental study of seed ingestion and germination in a plant-animal assemblage in Ghana. *Journal of Tropical Ecology* 2: 113-126.
- LIVEZEY, B. C. 1993. An ecomorphological review of the dodo (*Raphus cucullatus*) and solitaire (*Pezohaps solitaria*), flightless Columbiformes of the Mascarenes Islands. *Journal of Zoology, London* 230: 247-292.
- LOOPE, L. L. AND D. MUELLER-DOMBOIS. 1989. Characteristics of invaded islands, with special reference to Hawaii. In J. A. Drake, F. Di Castri, F. Groves, R. Kruger and H. A. Mooney (eds.), *Biological Invasions: a Global Perspective*, 257-280. SCOPE, John Wiley & Sons.
- LOOPE, L. L., O. HAMANN, AND C. P. STONE. 1988. Comparative conservation biology of oceanic archipelagoes, Hawaii and the Galapagos. *BioScience* 38(4): 272-282.

- LORENCE, D. H. AND R. W. SUSSMAN. 1986. Exotic species invasion into Mauritius wet forest remnants. *Journal of Tropical Ecology* 2: 147-162.
- LORENCE, D. H. AND R. W. SUSSMAN. 1988. Diversity, density, and invasion in a mauritian wet forest. *Modern Systematic Studies in African Botany: Proceedings of the AETFAT 11th Plenary Meeting, June 10-14, Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 25: 187-204.
- LOUGNON, A. 1970. *Sous le Signe de la Tortue, Voyages Anciens à l'Île Bourbon (1611-1725)*. 4ème éd. 1992, Azalées Editions, Saint-Denis, La Réunion.
- MABBERLEY, D. J. 1983. *Tropical Rain Forest Ecology*. Blackie, Glasgow, Chapman and Hall, New York, USA.
- MAC ARTHUR, R. H. & E. O. WILSON. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MCDADE, L. A., K. S. BAWA, H. A. HESPENHEIDE AND G. S. HARTSHORN. 1994. *La Selva-Ecology and Natural History of a Neotropical Rainforest*. The University of Chicago Press, Ltd., London.
- MACDONALD, I. A. W. AND M. L. JARMAN. 1985. *Invasive Alien Plants in the Terrestrial Ecosystems of Natal, South Africa*. South African National Scientific Programmes Report 118, CSIR, Pretoria, South Africa.
- MACDONALD, I. A. W., THEBAUD, C., STRAHM, W. A., AND D. STRASBERG. 1991. Effects of alien plant invasions on native vegetation remnants on La Réunion (Mascarene Islands, Indian Ocean). *Environmental Conservation* 18: 51-61.
- MIGUET, J-M. 1980. Régénération et reconstitution de forêts naturelles à l'Île de La Réunion. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 34: 3-22.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C. ET F. MOUTOU. 1987. Découverte d'une forme récemment éteinte d'ibis endémique insulaire de l'île de La Réunion : *Borbonibis latipes* nov. gen., nov. sp. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, t.305, série II: 419-423.

- MOURER-CHAUVIRÉ, C., R. BOUR, F. MOUTOU, ET S. RIBES. 1994. *Mascarenotus* nov. gen. (Aves, Strigiformes), genre endémique éteint des Mascareignes et *M. grucheti* n. sp., espèce éteinte de La Réunion. Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, t.318, série II: 1699-1706.
- MUELLER-DOMBOIS, D. AND L. L. LOOPE. 1990. Some unique ecological aspects of oceanic island ecosystems. In J. E. Lawesson, O. Hamann, G. Rogers, G. Reck and H. Ochoa (eds.), Botanical Research and Management in Galapagos, 21-28. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 32.
- MUELLER-DOMBOIS, D. 1981. Some bioenvironmental conditions and the general design of IBP Research in Hawai'i. In D. Mueller-Dombois, K. W. Bridges and H. L. Carson (eds.), Island Ecosystems : Biological Organization in Selected Hawaiian Communities, 3-32. US/IBP Synthesis Series I15, Hutchinson Ross Publishing Company, U.S.A.
- MUELLER-DOMBOIS, D. 1987. Forest dynamics in Hawaii. Trends in Ecology and Evolution 2: 216-231.
- MURRAY, K. G. 1988. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. Ecological Monographs 58(4) 271-298.
- NUNEZ-FARFAN, J. AND R. DIRZO. 1988. Within-gap spatial heterogeneity and seedling performance in a Mexican tropical forest. Oikos 51: 274-284.
- OWADALLY, A. W. 1979. The dodo and the tambalacoque tree. Science 203: 1363-64.
- PARKES, J. P. 1990. Feral goat control in New Zealand. Biological Conservation 54: 335-348.
- PARNELL, J. A. N., Q. CRONK, P. WYSE-JACKSON, AND W. A. STRAHM. 1989. A study of the ecological history, vegetation and conservation management of Ile aux Aigrettes, Mauritius. Journal of Tropical Ecology 5: 355-371.
- PUTZ, F.E., AND S. APPANAH. 1987. Buried seeds, newly dispersed seeds, and the dynamics of a lowland forest in Malaysia. Biotropica 19(4) 326-333.

- PUTZ, F. E. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 64(5): 1069-1074.
- RAICH, J.W. AND N. L. CHRISTENSEN. 1989. Malaysian dipterocarp forest: tree seedling and sapling species composition and small-scale disturbance. *National Geographic Research* 5(3): 348-363.
- RAUNET, M. 1991. Le Milieu Physique et les Sols de l'Ile de La Réunion, Conséquences pour la Mise en Valeur Agricole. CIRAD, Saint-Denis, La Réunion.
- RICK, C. M. AND R. I. BOWMAN. 1961. Galapagos tomatoes and tortoises. *Evolution* 15: 407-417.
- RIERA, B. 1985. Importance des buttes de déracinement dans la régénération forestière en Guyane Française. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 40: 321-329.
- RIVALS, P. 1952. Etude sur la Végétation Naturelle de l'Ile de La Réunion. Thèse, Université de Toulouse, France.
- ROBERT, R. 1985. Géographie de l'Eau à l'Ile de La Réunion. Essai de distribution régionale de l'alimentation et de l'écoulement. Thèse de Doctorat *es-Lettres*, Université de Montpellier III, France.
- SAUNDERS, D. A., R. J. HOBBS AND C. R. MARGULES. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5(1): 18-32.
- SCHERER, A. 1965. Histoire de La Réunion. Que sais-je 1164, Paris, Presses Universitaires de France, 3ème ed. 1989, n°1846.
- SILVERTOWN, J. W. 1987. Introduction to Plant Population Ecology. Longman Scientific & Technical, England.
- SIMBERLOFF, D. 1992. Do species-area curves predict extinction in fragmented forest? *In* T. C. Whitmore and J. A. Sayer (eds.), *Tropical Deforestation and Species Extinction*, 75-90, Chapman & Hall, London, IUCN Cambridge UK.

- SIMBERLOFF, D. 1992. Extinction, survival, and effects of birds introduced to the Mascarenes. *Acta Oecologica* 13(6): 663-678.
- SMATHERS, G. A. AND D. MUELLER-DOMBOIS. 1974. Invasion and Recovery of Vegetation After a Volcanic Eruption in Hawaii. National Park Service Scientific Monograph Series 5.
- SMITH, C. W. 1985. Impact of alien plants on Hawai'i's native biota. *In* C. P. Stone and J. M. Scott (eds.), *Hawai'i's Terrestrial Ecosystems: Preservation and Management*, 180-250. University of Hawaii Press for University of Hawaii Cooperative National Park Resources Studies Unit, Honolulu.
- SMITH, C. W. 1989. Non-Native Plants. *In* C. P. Stone and D. B. Stone (eds.), *Conservation Biology in Hawai'i*, 60-68. University of Hawaii Press, Honolulu.
- STERNER, R. W., C. A. RIBIC AND G. E. SCHATZ. 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology* 74: 621-633.
- STONE, C. P. AND L. L. LOOPE. 1987. Reducing negative effects of introduced animals on native biotas in Hawaii: what is being done, what needs doing, and the role of national parks. *Environmental Conservation* 14(3): 245-258.
- STRAHM, W. 1989. Plant Red Data Book for Rodrigues. WWF Project 3149. IUCN, WWF, Koeltz.
- SWAINE, M. D., LIEBERMANN, D. AND F. E. PUTZ. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology* 3: 359-366.
- TEMPLE, S. A. 1977. Plant-animal mutualism: co-evolution with dodo leads to near extinction of plant. *Science* 197: 885-886.
- TEMPLE, S. A. 1979. Reply to Owadally. *Science* 203: 1364.
- TERBORGH, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica* Special Issue 24(2b): 283-308.

- THÉBAUD, C. 1989. Contribution à l'Etude des Plantes Etrangères Envahissantes à l'Île de La Réunion. Rapport, Conseil Régional de La Réunion.
- THÉBAUD, C. AND D. STRASBERG. 1991. Conservation of plant species and their habitat on the island of La Réunion (Mascarene Islands, Indian Ocean). Project 4543. W.W.F. International.
- THORINGTON, JR., R. W., B. TANNENBAUM, A. TARAK AND R. RUDRAN. 1982. Distribution of trees on Barro Colorado Island : a five hectare sample. *In* E. G. Leigh, Jr., A. S. Rand and D. M. Windsor (eds.), *The Ecology of a Tropical Forest - Seasonal Rhythms and Long-term Changes*, 83-94. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- TILMAN, D. 1988. *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton University Press, USA.
- UHL, C. K. CLARK, N. DEZZEO AND P. MAQUIRINO. 1988. Vegetation dynamics in amazonian treefall gaps. *Ecology* 69(3): 751-763.
- UNESCO, 1978. *Tropical Forest Ecosystems*. UNESCO/UNEP/FAO. UNESCO, Paris.
- USHER, M. B. 1988. Biological invasions of nature reserves: a search for generalisations. *Biological Conservation* 44(1-2): 119-135.
- VAN RIPER III, C., S. G. VAN RIPER, M. L. GOFF AND M. LAIRD. 1986. The epizootiology and ecological significance of malaria in Hawaiian land birds. *Ecological Monographs* 56(4): 327-344.
- VAUGHAN, R. E., AND P. O. WIEHE. 1941. Studies on the vegetation of Mauritius III: the structure and development of the upland climax forest. *Journal of Ecology* (29): 127-160.
- VIETTE, P. 1957. Lépidoptères (excepté les Tordeuses et Géométridés). La faune entomologique de l'île de La Réunion. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar (E)*8: 137-226.

- VITOUSEK, P. M. 1988. Diversity and biological invasions of oceanic islands. *In* E. O. Wilson (ed.), *Biodiversity*, 181-189. National Academy Press, Washington D.C.
- VITOUSEK, P. M. AND L. R. WALKER. 1989. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawai'i: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological Monographs* 59(3): 247-265.
- VITOUSEK, P. M., L. L. LOOPE AND C. P. STONE. 1987. Introduced species in Hawaii: biological effects and opportunities for ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 2(7): 224-227.
- VITOUSEK, P. M., L. L. LOOPE AND H. ADSERSEN. *Islands: Biological Diversity and Ecosystem Function*. Springer-Verlag, Berlin, non publié.
- WALKER, L. R., N. V. L. BROKAW, D. J. LODGE AND R. B. WAIDE. 1991. Ecosystem, Plant, and Animal Responses to Hurricanes in the Carribean. *Biotropica* Special Issue 23(4).
- WALKER, L. R. AND P. M. VITOUSEK. 1991. An invader alters germination and growth of a native dominant tree of Hawaii. *Ecology* 72(4): 1449-1455.
- WEAVER, P. L. 1986. Hurricane damage and recovery in the mountane forests of the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science* 22(1-2): 53-70.
- WHEELWRIGHT, N.T. AND G. H. ORIAN. 1982. Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *American Naturalist* 119(3): 402-413.
- WHEELWRIGHT, N. T. 1988. Fruit-eating birds and bird-dispersed plants in the tropics and temperate zone. *Trends in Ecology and Evolution* 3(10): 270-274.
- WHITMORE, T. C. 1989a. Changes over twenty-one years in the Kolombangara rain forests. *Journal of Ecology* 77: 469-483.
- WHITMORE, T. C. 1989b. Forty years of rain forest ecology 1948-1988 in perspective. *GeoJournal* 19(4): 347-360.

- WHITMORE, T. C. AND J. A. SAYER. 1992. Deforestation and species extinction in tropical moist forests. *In* T. C. Whitmore and J. A. Sayer (eds.), *Tropical Deforestation and Species Extinction*, 1-12. Chapman & Hall, London, IUCN Cambridge UK.
- WHITMORE, T. C. 1990. *An Introduction to Tropical Rain Forests*. Oxford University Press, New York.
- WILSON, E. O. 1988. The current state of biological diversity, *In* E. O. Wilson (ed.), *Biodiversity*, 3-20. National Academy Press, Washington D.C.
- WITMER, M. C. AND A. S. CHEKE. 1991. The dodo and the tambalacoque tree: an obligate mutualism reconsidered. *Oikos* 61(1): 133-137.
- WYSE JACKSON, P. S., Q. C. B. CRONK AND J. A. N. PARNELL. 1988. Notes on the regeneration of two rare mauritian endemic trees. *Tropical Ecology* 29: 98-106.

Chapitre 2

Diversité, structure de taille et agrégation spatiale des arbres dans un hectare de forêt tropicale à La Réunion

DOMINIQUE STRASBERG

Laboratoire de Biologie Végétale,
Université de La Réunion, BP 7151,
97 715 SAINT-DENIS messag Cédex 9
Ile de La Réunion

e-mail STRAS@UNIV-REUNION.FR

Fax: 262 29 47 29

soumis à *Biodiversity and Conservation*

INTRODUCTION

In tropical rain forest, patterns of species richness, size and spatial structure of tree populations are expected to differ between volcanic oceanic islands and continent. Island environments are characterized by geographic isolation and small area effects which strongly limit colonisation and species diversity (Mac Arthur & Wilson 1967; Carlquist 1974). Moreover, tropical island rain forests especially on volcanic islands are much younger than most continental forests (Mueller-Dombois *et al.* 1981). In the Hawaiian Archipelago, the indigenous tropical rain forests are dominated by only two species, *Metrosideros polymorpha* Gaud. (Myrtaceae) and *Acacia koa* A. Gray (Mimosaceae) (Mueller-Dombois & Loope 1990; Wagner, Herbst & Sohmer 1990; Drake & Mueller-Dombois 1993). The humid forest zone at middle elevations (500 m) on Isla Santa Cruz of the Galapagos Islands is composed of monospecific stands of *Scalesia pedunculata* (Asteraceae) which forest dynamics is very similar to *Metrosideros* in Hawaii (Itow & Mueller-Dombois 1988). The depauperate insular tree diversity has also been recorded on the Salomon Islands, where the number of tree species on small plots is not higher than some temperate forests (Whitmore 1989).

Insular forest communities have escaped for a long time from usual continental selective forces like herbivory and trampling by mammals (Janzen 1971; Mueller-Dombois & Loope 1990) but on the other hand they can be submitted to strong regional disturbances like hurricanes. Almost every year, La Réunion is concerned by several tropical depressions circulating in the South West Indian Ocean area at various distance and intensity. Firinga in 1989 was the last intense tropical cyclone with wind speed overpassing 200 km/h that directly affected La Réunion. Both frequent tropical depressions and more occasional intense cyclones influence Mascarene Islands forest communities and may act at the tree population level as described in stunted wind-blown cloud forests (Lawton & Putz, 1988).

Till now there have been very few quantitative ecological studies of insular tropical rain forests, the most documented being on Hawaiian islands (Mueller-

Dombois 1987; Vitousek 1992; Drake & Mueller-Dombois 1993) or e.g. on Puerto Rico (Weaver 1990; Walker *et al.* 1991). In the South-West Indian Ocean area, no diversity study of trees in permanent plots is available except the work of Vaughan & Wiehe (1941) in Mauritius upland forest.

In this study I present results on species diversity, composition structure and spatial distribution of trees, measured on a 1-ha permanent plot of lowland rainforest from the oceanic island of La Réunion which emerged roughly 2 millions years ago, as the result of volcanic activity.

4 questions are addressed :

- How many individuals and how many species coexist in the low altitude tropical rain forest in La Réunion Island?
- What is the relative frequency of the different species?
- What is their size distribution?
- What are their spatial distribution and their scales of spatial structure?

As in the majority of tropical oceanic islands such as Hawaii (Stone & Scott 1985; Vitousek 1988) or St-Helena (Cronk 1989), the original low altitude habitats of the Mascarene Archipelago were destroyed or greatly reduced by the combination of human activities (agriculture, urbanisation) and invasion by introduced species (Cadet 1977; Cheke 1987; Macdonald 1991). At La Réunion, only 1-2 % of the original area of low altitude rain forests remains nowadays (Strasberg & Thébaud unpubl. data). The loss of genuine diversity linked to these rapid changes is considerable in such habitats, even if fragmented areas can subsist.

In the south-east of La Réunion one of the last remnants of low altitude rainforest survives. In these fragments of forest several présence-absence surveys were performed by Cadet (1977) over areas of 200-1000 m², but no data were taken on the distribution of species and their regeneration dynamics were not investigated.

MATERIALS AND METHODS

Study site

La Réunion, the largest of the volcanic islands of the Mascarene Archipelago, is situated 800 km east of Madagascar and rises to an altitude of 3069 m (Fig. 1). The study area is situated at 21°20'S latitude, 55°15'E longitude. It is located in the Natural Reserve of Marelongue, in the south-east of the island on the slopes of the active volcano, Le Piton de La Fournaise (2631 m). Mean annual rainfall is 4 meters and the minimum monthly rainfall (August-September) is comprised between 150 and 200 mm (Cadet & Figier unpubl. data). The mean annual temperature is about 23°C, the minimum monthly mean, 20°C occurring in August and the maximum 26°C, in January or February (Cadet 1977). The average diurnal temperature range is about 6°C. The prevailing wind throughout the year (>200 days/year) is the south-east trade-wind with 40 km/h average speed. In the wet summer season frequent hurricanes blow with variable intensities in the Mascarene area (e.g. 15 censused by Météo France between November 1993 and April 1994 with one passing over La Réunion). For 15 years, three intense tropical cyclones (Hyacinthe, Clotilda, Firinga) with wind burst over 200 km/h have strongly affected La Réunion.

The Marelongue Reserve forms the base of the last band of vegetation in the Mascarenes that is uninterrupted from 100 m altitude to the summit of the volcano, which makes it unique from the point of view of conservation. The reserve stretches from 100 m to 700 m altitude over a total surface area of 68 ha composed of three narrow bands of 18, 13 and 37 ha. This primary forest corridor is flanked by secondary vegetation and sugar cane lands. The studied 1-ha plot is situated at 250 m altitude in the second band of the reserve. The plot slopes between 5 to 8 ° to the south, towards the sea.

The forest at Marelongue has no deciduous species and is classified as being a lowland tropical rainforest (Rivals 1952; Cadet 1977). It is set on pahoehoe basaltic lava flow not yet significantly altered whose age has been estimated by vulcanologists

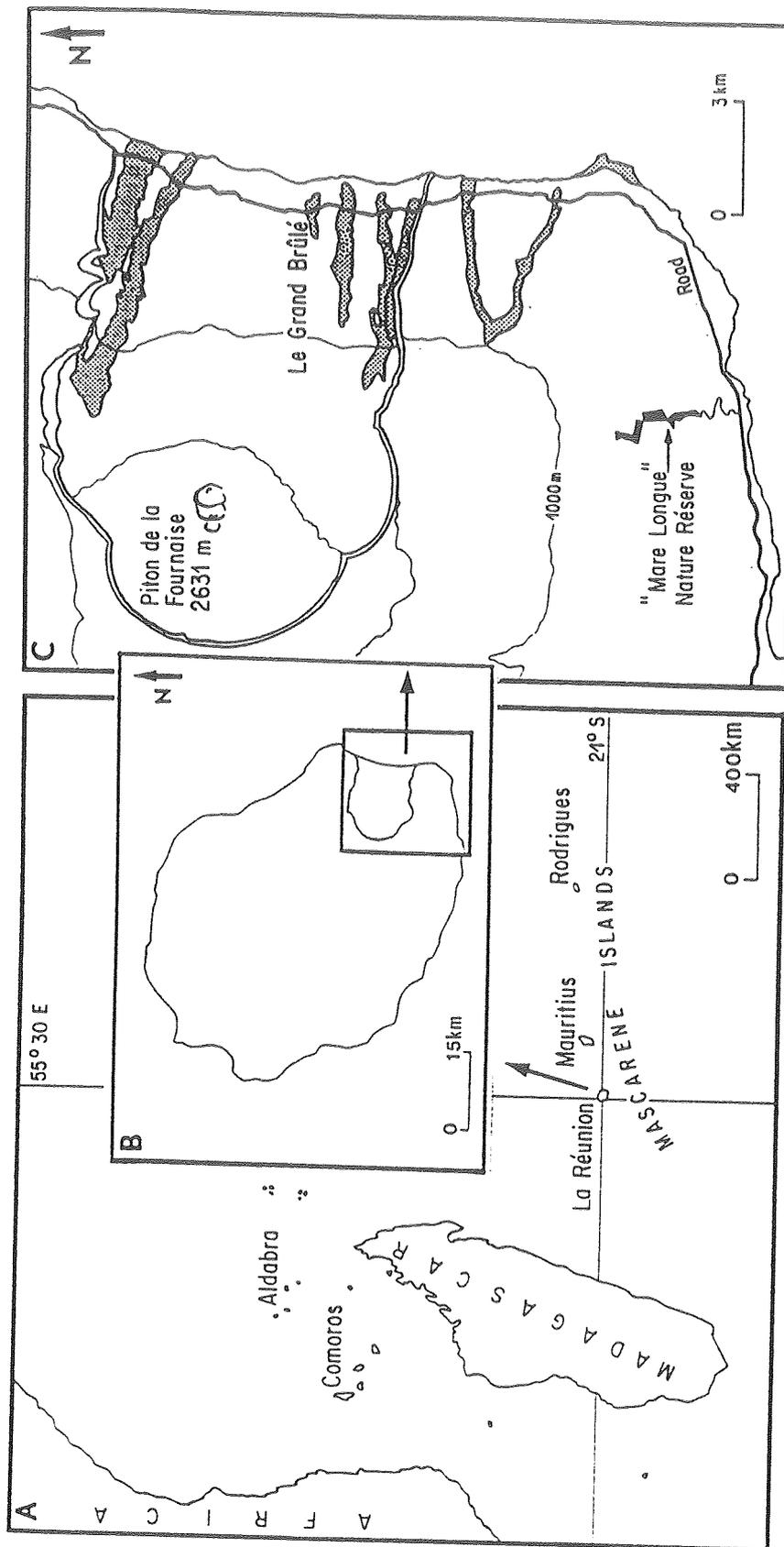


Fig. 1. Location of the study area in Marelongue Nature Reserve (C) on La Réunion (B), Mascarene Islands (A). Stippled areas on map (C) represent the main recent lava flows of the Piton de La Fournaise.

to be between four and six centuries (Bachelery & Lechevalier 1982; Bachelery pers. comm.). Because of volcanic activity and difficulties of access by sea or by land, the south-east area of La Réunion remained uncolonized by man until the end of the eighteenth century (Bory de Saint-Vincent 1804) while the island was occupied in the 1600s. In this area, for historical reasons, several bands of lowland vegetation like Marelongue early became property of the State and were not allocated as concession for agriculture. Moreover, the recent basaltic substrate of Marelongue was not suitable for cropping. The introduced plant species impact in Marelongue is also reduced compared to other lowland areas of the island. On the island, cattle, goats or deers are present but localized in a few places where managed. No pigs or monkeys occur in the La Réunion forests contrary to Mauritius. The main indirect human impact to consider for the forest ecosystems like Marelongue is the extinction of two third of the native vertebrate fauna of the island (Cheke 1987, Johnson & Stattersfield 1990). On La Réunion, a flightless bird was described by the first settlers but it is difficult to know if it was similar to the Dodo from Mauritius. Nevertheless, other land vertebrates now extinct could have played a role in the dispersion of plants with large fleshy fruits, e.g., a large tortoise, a giant skink, one or two flying foxes (Cheke 1987). The question of native plants being adapted for dispersal by animals which are no longer present will be debated in a further paper. Other plants with small fleshy fruits are apparently still dispersed by the native Réunion black bulbul (*Hypsipetes borbonicus*) of which the diet is diverse (fruits, insects, nectar). Native tree species of the study plot, are distributed as follows in dispersal types : 7 wind-dispersed, 22 bird-dispersed, 2 bat-dispersed, and 11 with large fleshy fruits (2.3-6 cm mean length range, 3.6-100.3 g mean weight range) often falling on ground when mature.

Field

The square plot is a hectare of slope set towards the north-south direction. It was divided into 100 subunits of 10 x 10 plots, laid out using a SUUNTO precision

compass, stakes, and tapes. The corners were marked with plastic flaggings. Typically tropical forest inventories vary according among authors, depending on the surface area studied and the minimum measured diameter (Swaine, Liebermann & Putz 1987), although the majority utilise 10 cm dbh (diameter at breast height) as the lower size limit. In this plot, numerous trees of a diameter less than 10 cm reach the canopy and contribute to the forest cover. The 8-10 cm diameter class of trees has therefore been measured. Since the majority of trees are small, measurements of circumference have been used, which is more accurate than that of diameter. For identification and taxonomic purposes, I referred to La Flore des Mascareignes (Bossier *et al.* 1976). Vouchers specimens for the Flora are placed in the Herbarium of La Réunion and the National History Museum in Paris.

From July to September 1990, all trees over 25 cm in circumference (ca. 8 cm in diameter) at breast height were mapped to the nearest meter, measured and identified, in the one-hectare plot.

Statistical methods

For each species, the individuals mapped to the nearest meter were represented on a grid of 100 x 100 points so that spatial distribution could be visualised.

Numerous tests are suggested in the literature to measure the deviation of an observed spatial distribution from a theoretical random (Poisson) distribution (Pielou 1969; Greig-Smith 1983). A method, described in Greig-Smith (1983), has been used to measure the degree of dispersion or aggregation of individuals of each species, based on the comparison of the frequency distributions of quadrats to the Poisson distribution. A non-random distribution is detected if the ratio of variance to mean differs from unity. The significance of the departure of the variance/mean ratio from unity, has been tested by two ways discussed in Greig-Smith (1983) : a t-test and a X² test based on the calculation of an index of dispersion. The tests were repeated for two different sizes of quadrats (10 m x 10 m and 20 m x 20 m), because quadrat size can influence the type of pattern detected.

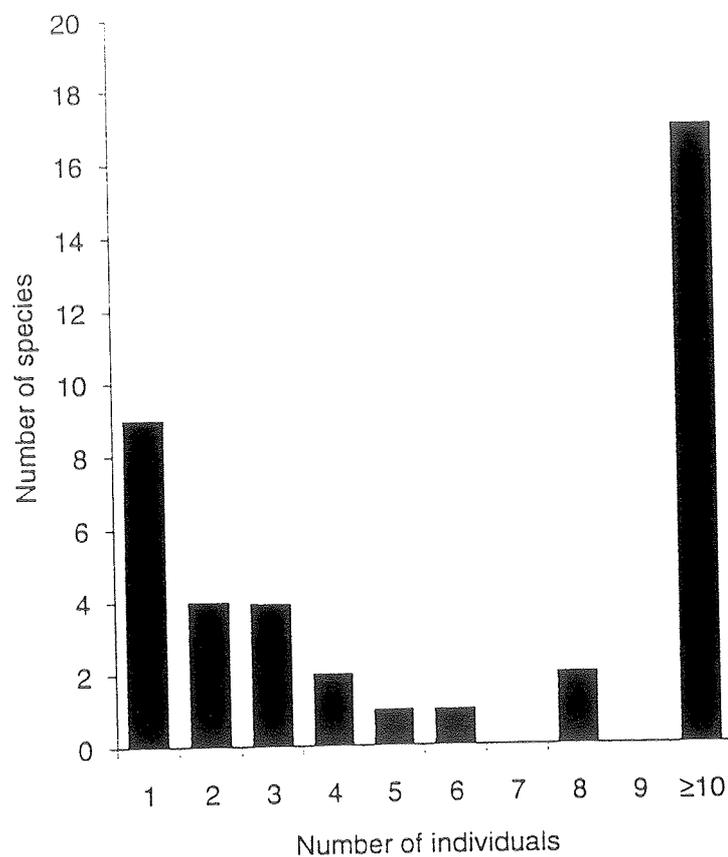


Fig. 2. Number of individuals/species in the 1-ha plot (trees ≥ 10 cm dbh).

Table 2. Number of species, number of individuals, basal area and percentages in a range of diameter-classes on the 1-ha plot at Marelongue.

	Diameter-class (cm)											Total
	8-10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100	>100	
Nb of species	25	33	24	16	11	6	4	9	5	3	4	43
Nb of individuals	191	566	253	112	67	26	11	20	9	5	10	1270
% of individuals	15	45	20	9	5	2	1	2	1	0	1	
Basal area (m ² /ha)	1,21	9,04	12,03	10,53	10,54	5,92	3,79	8,97	4,95	3,41	12,28	82,67
% of total basal area	1	11	15	13	13	7	5	11	6	4	15	

represented by only one species, one genus by two species and one other by four species. No genus is represented by several infra-specific taxa.

In the interior of the island, these 43 species are distributed as follows in the different altitudinal zonation (Rivals 1952; Cadet 1977): ten species are present at all altitudes, thirty three are restricted to low or mid-altitude, of which fifteen are strictly limited to the humid zone (i.e. on the windward slope). The study plot does not contain species characteristic of other vegetation units such as semi-dry forest or high altitude vegetation.

If only trees with diameters of 10 cm or over are considered, three species, the only liana of the plot (*Cnestis glabra*) and two understorey shrubs, are eliminated from the inventory which consequently has 40 species and 1079 individuals (Table 1). These 40 taxa, classified according to their number of individuals greater than 10 cm dbh (Fig. 2), comprise 9 species with 1 individual, 14 species with 2-8 individuals, and 17 species with more than 10 individuals, of which 2 species include 46% of the 1079 individuals.

The species richness, on each 50 x 50 m quarter of the plot, ranges between 27 and 29 species with 294-334 individuals ($gbh \geq 25$ cm) and between 24 and 26 species with 256-286 individuals ($dbh \geq 10$ cm). On the average 10 x 10 m plot, there are 6.7 species ($gbh \geq 25$ cm) and 6.1 species ($dbh \geq 10$ cm). On the average 20 x 20 m plot, 13.5 species ($gbh \geq 25$ cm) and 12.4 species ($dbh \geq 10$ cm) are recorded.

Size structure

According to Table 2, 60 % of the 1270 individuals measured in the plot are distributed among the two first diameter classes (between 8 and 20 cm) and 80 % among the 3 first classes (between 8 and 30 cm). The diameter class comprising the highest number of species is 10-20 cm with 33 species. The five first diameter classes (≤ 50 cm) contribute 53 % of the total basal area that reaches 82.67 m²/ha. In table 2, the maximum value of basal area (12,28 m²/ha) is observed for the highest diameter class (> 100 cm) which accounts for only 1% of individuals and 4 species. The five



Fig. 3. The distribution of circumferences of 4 tree species showing the main different patterns observed in the 1-ha plot (gbh \geq 25 cm).

species with the highest total basal area in the plot contribute to 69% of the total basal area. They include three species, chiefly represented by large individuals, *Nuxia verticillata*, *Agauria salicifolia*, and *Syzygium sp.*, which respectively account for 25, 13 and 6 % of the basal area. The two other species, *Labourdonnaisia calophylloides* and *Antirhea borbonica*, contribute 18 and 6 % of the basal area; they are the most common species of the plot in terms of individuals, of which the majority has small diameters.

Trees with highest diameters on the plot are emergents, reaching 20 meters high, i.e., *Homalium paniculatum*, *Mimusops maxima*, *Sideroxylon borbonicum*, and *Syzygium sp.* Nevertheless, among the largest individuals (>100 cm dbh) occur two species, *Agauria salicifolia* and *Nuxia verticillata*, that usually grow at a maximum height of 12-15 m. The crown height of the forest ranges on average from 8 to 15 m and the upper strata over 20 m high, occurring in mainland rainforests, are absent here (Cadet 1977). The canopy in Marelongue is characterized by sclerophyllous leaves with thick cuticle which concern 2/3 of tree species of the plot. In my sample, leaf size ranges from 2 to 150 cm² with half of species producing leaves between 4 and 10 cm².

Figure 3 shows 4 typical size distribution trends (a, b, c, d) respectively represented by four species, *Tambourissa elliptica*, *Ficus lateriflora*, *Diospyros borbonica*, *Sideroxylon borbonicum*.

a/ Twelve species show a distribution of type a: the individuals are distributed in the smaller circumference classes 25 to 125 cm (Fig. 3a). The distribution of 4 species represented by less than five individuals, is difficult to characterise. Eight species have a clear predominance of trees in the class 25-50 cm.

b/ The distribution of 5 other species also follows a decreasing exponential up to 175 cm but also presents several individuals of large size, around the 225-250 cm class : *Ficus lateriflora* (Fig. 3b), *Doratoxylon apetalum*, *Labourdonnaisia calophylloides* , *Homalium paniculatum* , *Syzygium sp.*

Table 3. Results of X2 test for the spatial distribution of individuals at two scales (sample units of 100 & 400 m2) for 22 tree species found in the 1 ha plot. - NS; * P<0,05; ** P<0,01; *** P<0,001.

Species	Nb. of ind.	100 quadrats of 100 m2		25 quadrats of 400 m2	
		V/M	Clumping	V/M	Clumping
<i>Agauria salicifolia</i>	27	1,11	-	1,85	**
<i>Allophylus cobbe</i>	7	0,94	-	0,75	-
<i>Antirhea borbonica</i>	293	0,99	-	0,63	-
<i>Calophyllum tacamahaca</i>	13	1,03	-	1,05	-
<i>Casearia coriacea</i>	13	1,19	-	1,37	-
<i>Cyathea borbonica</i>	29	9,02	***	8,96	***
<i>Diospyros borbonica</i>	33	1,41	**	1,19	-
<i>Diospyros digyna</i>	20	1,82	***	7,92	***
<i>Doratoxylon apetalum</i>	71	0,92	-	0,67	-
<i>Ficus lateriflora</i>	16	2,24	***	3,11	***
<i>Ficus mauritiana</i>	10	1,31	*	1,04	-
<i>Homalium paniculatum</i>	57	2,49	***	3,65	***
<i>Hyophorbe indica</i>	7	1,23	-	3,73	***
<i>Labourdonnaisia calophylloides</i>	321	1,47	**	1,42	-
<i>Molinea alternifolia</i>	19	1,03	-	1,02	-
<i>Nuxia verticillata</i>	95	0,84	-	0,53	-
<i>Ocotea obtusata</i>	28	1,16	-	1,07	-
<i>Pandanus purpurascens</i>	12	1,39	**	2,63	***
<i>Polyscias repanda</i>	16	1,48	**	2,02	**
<i>Syzygium sp.</i>	79	1,03	-	0,97	-
<i>Tambourissa elliptica</i>	19	0,92	-	1,24	-
<i>Xylopia richardii</i>	33	1,60	***	2,00	**

c/ Conversely, five species show a clear lack of individuals in the 25-50 cm class, *Nuxia verticillata*, *Diospyros borbonica* (Fig. 3c), *Xylopia richardii*, *Ocotea obtusata*, *Molinea alternifolia*.

d/ Eight species are not represented in the 25-50 cm class. Six species, including two *Ficus* stranglers, are represented by only one or two individuals of large size (gbh between 75-275 cm). Two other species, with more individuals, *Agauria salicifolia*, *Sideroxylon borbonicum* (Fig. 3d), also follow this pattern. They are frequent as pioneer on young volcanic flows (Cadet 1977), but show no regeneration in mature forests such as Marelongue.

For 13 species, all the individuals are contained in the first class 25-50 cm. Ten of these species are very frequent in the understorey layer, having a mean height of 2-3 m (Rivals 1952; Cadet, 1977). Some individuals here attain a circumference over 25 cm, their apparent maximum size, and contribute to the arborescent layer. Two other species, monocotyledons (a palm and a screw-pine), also reach a maximum size around 25 cm in circumference, here. One rare species, *Ochrosia borbonica*, is represented by a lone individual, ≤ 50 cm gbh.

Spatial distribution

The spatial structure was examined for 22 species with more than 7 individuals apiece (Table 3). The two significance tests gave exactly the same results except for one species with a higher significance probability of the t test ($P < 0,001$) than that of the X^2 test ($P < 0,01$). Distributions are significantly aggregated ($P < 1\%$), independently of the grid size (100 or 400 m²), for *Cyathea borbonica*, *Diospyros digyna*, *Ficus lateriflora*, *Homalium paniculatum*, *Pandanus purpurascens*, *Polyscias repanda*, and *Xylopia richardii*. This aggregation is detected ($P < 5\%$) only at the 10 x 10 m grid for *Diospyros borbonica*, *Ficus mauritiana*, *Labourdonnaisia calophylloides* and at the level of units of 400 m² for *Agauria salicifolia*, and *Hyophorbe indica*

($P < 1\%$). One species, *Cordemoya integrifolia*, of less than 7 individuals, shows an obvious aggregation with all individuals (4) present in the same 100 m² area.

Among these 23 species studied, 13 show a clumped dispersion. Ten species have a random distribution. No regular distribution is observed. The spatial structures detected, random and aggregated, are illustrated on Figure 4 by the distribution maps of a bird-dispersed species, *Antirhea borbonica* and a wind-dispersed one, *Homalium paniculatum*.

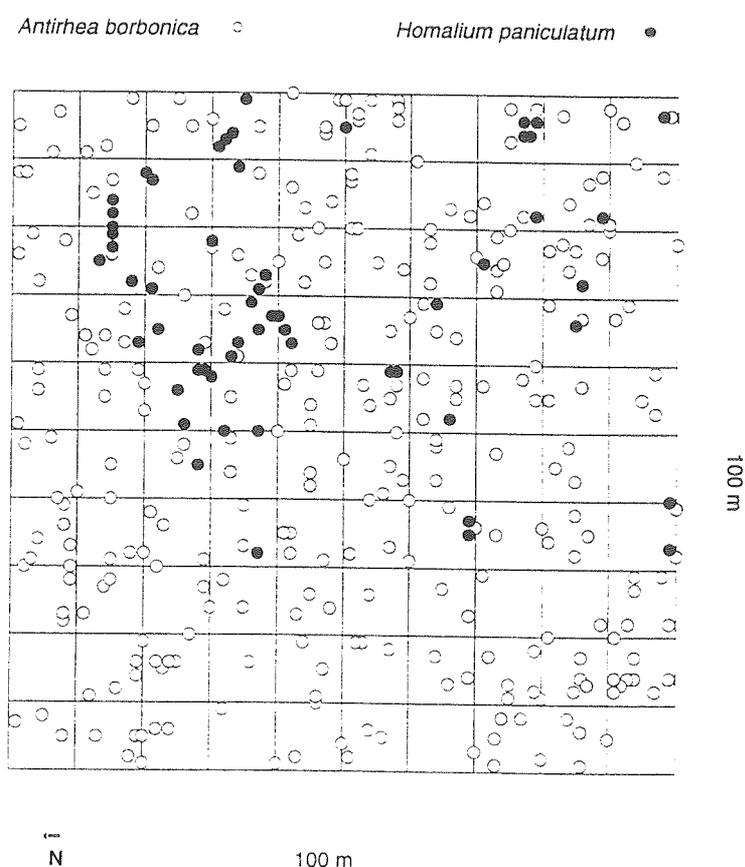


Fig. 4. Spatial structure (clustered versus random) of two tree species in the 1-ha plot, *Antirhea borbonica* (*Rubiaceae*) (bird-dispersed) and *Homalium paniculatum* (*Flacourtiaceae*) (wind-dispersed).

DISCUSSION

Generic richness and geographic distribution

The studied 1 ha sample contains 38 species of indigenous trees with diameters ≥ 10 cm dbh, which are divided into 34 genera. The biogeographical data concerning the origin of genera in the Mascarenes explain the relative generic richness of the Mascarene Archipelago not only by a high immigration of Malagasy or Afro-Malagasy taxa, geographically close (origin of 72% of genera), but also from a remote Indo-pacific or Asiatic source (20% of genera); only 8% of the genera are endemic (Cadet 1977). In the studied habitat, the observed richness cannot be explained by high adaptive radiation in one or several supra-specific taxa as is the case for the exceptional example of *Dipterocarpaceae* in Malaysian forests (Ashton 1988).

Species richness : La Réunion vs continental forests

If one refers to the available inventories for trees over 10 cm diameter in an area of one hectare in other tropical forests, the diversity of the low altitude forest of La Réunion is quite high for a young oceanic island, in comparison with Hawaii (Mueller-Dombois & Loope 1990) for example, but is clearly inferior to that of continental forests. On the mainland, the plots studied by Gentry (1988a) in Peru are the most diverse with 300 species and 580 individuals in a hectare. The forests of South-East Asia are also cited as the most rich in tree species with an average of 120-200 species per hectare (≥ 10 cm dbh). In a Malaysian plain forest, Rollet (1974) counted 246 species (≥ 10 cm dbh) in a hectare. Other sampled plots in Africa or South-America have 60-120 species per hectare (Gentry 1986).

The taxonomic composition of forests in La Réunion can be explained by the relative proximity of Madagascar, which is the origin of 72% of the genera of flowering plants in the Mascarenes.

In the studied plot, the manner in which the individuals are distributed in different species does not follow the classic pattern of floristic diversity described in several continental forests (UNESCO p.95 1978; Longman 1986; Gentry 1988b). The number of species represented by one or two individuals is relatively lower than in continental forests. Two species account for nearly half of the individuals, and the majority of species have intermediate number of individuals. In one hectare, in Sumatra, of 60 tree species (≥ 10 cm dbh), half are represented by one individual, and only one or two species have 20-50 individuals (UNESCO p.95 1978). The same pattern is found in Cameroon where 125 of 230 woody species are represented by one individual and one species accounts for 150 individuals (Letouzey 1968).

Other plant groups of Marelongue Reserve also show a relative high species richness: for example the epiphytes account for 76 species according to Cadet (1977). In this small 68 ha Reserve, Cadet & Figier (unpublished data) censused on 11 presence-absence surveys a total of 228 species of the 700 species of vascular plants indigenous to La Réunion.

Density and Size Structure

The density and basal area of trees measured at Marelongue is much higher than in comparable inventories of continental forests. In a review by Swaine, Liebermann & Putz (1987) of studies of the dynamics of tropical continental forests, including 18 sites situated at low altitude, tree species richness varies from 52 to 141 and densities are between 395 and 734 individuals per hectare, for species over 10 cm dbh. On three permanent plots at La Selva, Liebermann & Liebermann (1987) measured a basal area ranging from 27 to 31 m²/ha for stems ≥ 10 cm dbh, values usually obtained in other mainland rainforests (UNESCO p.135 1978). Results for La Réunion are very similar to data collected by Lorence & Sussman (1988) and Vaughan & Wiehe (1941) in two forests at mid-altitude (550 m) on Mauritius, Macabé forest with 52 species and 1710 individuals ≥ 10 cm dbh/ha, and Brise Fer forest with 29 species and 154 individuals ≥ 10 cm dbh/1000 m². Several authors have already remarked upon the particular

structure of forests of the Mascarene Archipelago; the reduced height of very hard wood trees, small crowns, a root system covering large areas and the scarcity of lianas (Vaughan & Wiehe 1937, 1941; Cadet 1977; Lorence & Sussman 1988). This physiognomy of the Mascarene forests may be approached by that of Madagascar, described by Perrier de La Bâthie (1921), who highlighted several particular features of the Malagasy eastern tropical rainforest: an absence of large emerging trees which are frequent on the continent, irregular diameters, a dense population of trees, a scarcity of lianas and an understorey of large shrubs or small trees.

Lorence & Sussman (1988) cite similar observations concerning the high density of trees in several low altitude insular forests in Puerto Rico, Jamaica and New Caledonia, and suggest that the denser stocking of the forests is an adaptation to resist frequent intense cyclonic winds.

In a situation such as in the Mascarenes, the absence of the stratum of large emerging trees, the reduced canopy cover and the absence of lianas may allow greater entry of light to the understorey and the maintenance of a high density of trees. The characteristics of the plot of lowland rainforest at La Réunion and Mascarene Islands are also quite similar to the structure described for tropical wind-blown cloud forest with high stem density and basal area per hectare, small crowns, and hard wood trees (Lawton & Putz 1988).

The role of the frequency and intensity of cyclones in the maintenance of this structure remains to be demonstrated. In the forests of Puerto Rico, cyclone disturbances cause, in the short term, a large increase in the growth of the understorey and lianas (Brokaw & Grear 1991); in the long term, Weaver (1986) measured at the same site an increase in the diameter and height of trees and a more pronounced dominance of climax species. In the case of La Réunion it is difficult to give a recurrence interval for cyclones and to compare their effects, because of variation in their shape, intensity, impact and the way they are classified. Even when passing far from La Réunion, tropical depressions can strongly modify the local climate, producing considerable increase in rainfall in different areas of the island. Between

1966 and 1991, 57 tropical depressions were censused at a distance of 0-400 km from La Réunion (Météo France, Service Régional de La Réunion).

Another hypothesis is often proposed by foresters, who believe that these forests are composed of trees of low height but high density because of exploitation of the large trees in the past. However, it is difficult to understand why this feature should be restricted to islands.

The structure with a dominance of small diameter stems in the plot is above all due to two species (which account for 46% of the total number of individuals) that have numerous individuals of low diameter : *Labourdonnaisia calophylloides* and *Antirhea borbonica*. However, several species no longer regenerate in the interior of the forest and their girth structure shows the presence of very large individuals only. These large individuals considerably contribute to the high total basal area. This trend is striking for pioneer species that established in the first stages of colonisation of the lava flow, such as *Agauria salicifolia*, *Sideroxylon borbonicum*. The absence or scantiness of young trees is more difficult to explain for large climax trees like, *Mimusops maxima*, *Drypetes caustica*, *Dombeya ciliata*, *Mussaenda landia*. In the same community on Mauritius, Vaughan & Wiehe (1941) observed such patterns. They described these as "abnormalities", in size structure of the large top canopy species i.e. *Mimusops maxima*, *Sideroxylon grandiflorum* DC., *Canarium paniculatum* (Lam.) Benth. ex Engl. in DC.

Several authors have attempted to establish an ecological compartmentalisation of tree species from their size structure and gap dynamics (Rollet 1974; Alexandre 1989; Swaine & Whitmore 1988), but in my study area, the size structure of each species does not allow one to draw direct conclusions about their pattern of recruitment. In the forests of La Réunion, the dynamics of species recruitment and the role of gaps in their regeneration remain poorly known.

Spatial structure

Spatial distribution of tropical trees can be linked with microenvironmental heterogeneity especially edaphic factors (Hubbell & Foster 1986; Ashton 1988). Such a pattern has a low probability of occurring at Marelongue Reserve where the forest grows on a non-altered lava flow, that shows little environmental variation at the scale of one hectare. Nevertheless the lava flow surface is not perfectly smooth and shows many cracks where water, organic matter and nutrients can accumulate. At the scale of each meter square, these cracks produce a substrate physically heterogeneous especially for seed germination and seedling growth. In terms of resources, contrary to nutrient-starved forests, Marelongue grows on a young potentially rich substrate. Besides their nutritional role, cations (Ca^{++} , Mg^{++} , K^+), considerable in basalt, can influence soil structure and organic activity.

In the case of the Marelongue Reserve, 57% (13 species out of 23) of the species common enough to be tested, have an aggregated distribution in the permanent plot. The studied plot shows a high percentage of clustered trees. However, the present study gives only rough features at one scale and for adult trees. A larger area must be examined for comparison with spatial patterns of continental tropical forests where the frequency of clumping appears to be directly proportional to scale (Thorington *et al.* 1982; Sterner *et al.* 1986).

In addition to measurements made on the population of adult trees, observations of several species in the reserve show a high concentration of seedlings near adults and a very low frequency of young plants and juvenile trees away from mature trees. For tree species with fleshy fruits and large seeds, the aggregated distribution could be explained by the disappearance of their dispersers (e.g., flying foxes, birds or reptiles), which experienced a rapid extinction upon the arrival of man, as in many other oceanic islands (Cheke 1987; Johnson & Stattersfield 1990). It would imply for large fleshy fruited species patchy dispersal under adults and patchy survival of seedlings and juvenile trees. Large fleshy fruits concerns only 6 species among the 12

native tree species showing aggregated distribution, other species being wind or bird dispersed. Work is in progress to measure the characteristics of fruits of different indigenous species and the seedling survival of several trees of the low altitude rainforest.

ACKNOWLEDGEMENTS

I thank J. Turpin, J.J. Damour, J.M. Probst, B. Pitou, and the Township from Saint-Philippe who provided help for the fieldwork, as well as the Forest Service for their logistic support. Particular thanks to J. K'bidy, never reluctant to share his knowledge of the forest. The manuscript profited from corrections by H. Adsersen, J. Lepar, C. Thébaud and J.D. Thompson. I am grateful to E.G. Leigh Jr and D. Simberloff for constructive criticism of the manuscript. This study was funded by Conseil Régional de La Réunion, Laboratoire de Biologie Végétale and a grant SRETIE-91206 from the French Ministry of the Environment.

LITERATURE CITED

- ALEXANDRE, D.Y. 1989. Dynamique de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. ORSTOM, Collection Etudes et Thèses, Paris.
- ASHTON, P. S. 1988. Dipterocarp biology as a window to the understanding of tropical forest structure. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19: 347-70.
- BACHELERY, P. AND L. CHEVALIER. 1982. Carte volcano-tectonique du Massif de La Fournaise. Observatoire Volcanologique de la Réunion et Institut de Physique du Globe de Paris, Agm, St Denis, La Réunion.
- BORY DE SAINT-VINCENT, J. B. G. M. 1804. Voyage dans les quatre principales îles des mers d'Afrique fait par ordre du gouvernement pendant les années neuf et dix de la République (1801 et 1802). Buisson, Paris, France: 3 vols. + 1 atlas.
- BOSSER, J., T. CADET, J. GUÉHO, AND W. MARAIS. 1976. Flore des Mascareignes, La Réunion, Maurice, Rodrigues. MSIRI, Mauritius, ORSTOM, Paris, France & Royal Botanical Garden, Kew, UK.
- BROKAW, N. V. L., AND J. S. GREAR. 1991. Forest structure before and after Hurricane Hugo at three elevations in the Luquillo Mountains, Puerto Rico. *Biotropica*. Special Issue, 23: 386-392.
- CADET, T. 1977. La végétation de l'île de La Réunion : Etude Phytoécologique et Phytosociologique. Ph.D. thesis, Université d'Aix-Marseille, France.
- CARLQUIST, S. 1974. *Island Biology*. Columbia University Press, New York.
- CHEKE, A. S. 1987. An ecological history of the Mascarene Islands, with particular reference to extinctions and introductions of land vertebrates. *In* A. W. Diamond (Ed.). *Studies of Mascarene Island Birds*, pp. 5-89. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- CRONK, Q. C. B. 1989. The past and present vegetation of St Helena. *J. Biogeogr.* 16: 47-74.

- DRAKE, D. R. AND D. MUELLER-DOMBOIS. 1993. Population development of rain forest trees on a chronosequence of Hawaiian lava flows. *Ecology* 74: 1012-1019.
- GENTRY, A. H. 1986. Endemism in Tropical versus Temperate Plant Communities. *In* M. E. Soulé (Ed.). *Conservation Biology, the Science of Scarcity and Diversity*, pp. 153-181. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- GENTRY, A. H. 1988a. Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proc. Natl. Acad. Sc.* 85: 156-159.
- GENTRY, A. H. 1988b. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 1-34.
- GREIG-SMITH, P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- HALLÉ, F., R. A. A. OLDEMAN, AND P. B. TOMLINSON. 1978. *Tropical Trees and Forests, An Architectural Analysis*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- HUBBELL, S. P., AND R. B. FOSTER. 1986. Commonness and rarity in a neotropical forest : implications for tropical tree conservation. *In* M. E. Soulé (Ed.). *Conservation Biology, the Science of Scarcity and Diversity*, pp. 205-232. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- ITOW, S. AND D. MUELLER-DOMBOIS. 1988. Population structure, stand-level dieback and recovery of *Scalesia pedunculata* forest in the Galapagos Islands. *Ecol. Res.* 3: 333-339.
- JANZEN, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-492.
- JOHNSON, T. H., AND A. J. STATTERSFIELD. 1990. A global review of island endemic birds. *Ibis* 132: 167-180.
- LAWTON, R. O., AND F. E. PUTZ. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology* 69(3): 764-777.

- LETOUZEY, R. 1968. Etude phytogéographique du Cameroun. Encyclopédie Biologique, Lechevalier, Paris.
- LIEBERMANN, D., AND M. LIEBERMANN. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *J. Trop. Ecol.* 3: 347-358.
- LONGMAN, K. A., AND J. JENIK. 1987. Tropical forest and its environment. 2nd ed. Longman Scientific & Technical, UK.
- LORENCE, D. H., AND R. W. SUSSMAN. 1988. Diversity, density, and invasion in a mauritian wet forest. *In* Proceedings of the AETFAT (Ed.) 11th Plenary Meeting, June 10-14. Modern Systematic Studies in African Botany, pp. 187-204. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 25.
- MAC ARTHUR, R. H., AND E. O. WILSON. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- MACDONALD, I. A. W., C. THEBAUD, W. A. STRAHM, AND D. STRASBERG. 1991. Effects of alien plant invasions on native vegetation remnants on La Réunion (Mascarene Islands, Indian Ocean). *Environ. Cons.* 18: 51-61.
- MUELLER-DOMBOIS, D. 1987. Forest dynamics in Hawaii. *TREE* 2: 216-231.
- MUELLER-DOMBOIS, K. W. BRIDGES, AND H. L. CARSON. 1981. Island ecosystems: biological organization in selected Hawaiian communities. *US/IBP Synth. Ser.* 25.
- MUELLER-DOMBOIS, D., AND L. L. LOOPE. 1990. Some Unique Ecological Aspects of Oceanic Island Ecosystems. *In* J. E. Lawesson, O. Hamman, G. Rogers, G. Reck, and H. Ochoa (Eds.). *Botanical Research and Management in Galapagos*, pp. 21-28. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 32.
- PERRIER DE LA BATHIE, M. H. 1921. La Végétation Malgache. *Annales du Musée Colonial de Marseille*, 9, 1-268.
- PIELOU, E. C. 1969. An introduction to mathematical Ecology. John Wiley Interscience, New York.
- RIVALS, P. 1952. Etude sur la végétation naturelle de l'île de La Réunion. Ph.D. thesis, Université de Toulouse, France.

- ROLLET, B. 1974. L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine. CTFT, Nogent-sur-Marne, France.
- STERNER, R. W., C. A. RIBIC, AND G. E. SCHATZ. 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *J. Ecol.* 74: 621-633.
- STONE, C. P., AND J. M. SCOTT. 1985. Hawaii's Terrestrial Ecosystems : Preservation and Management. Cooperative National Park Resources Studies Unit, University of Hawaii, Honolulu, Hawaii.
- SWAINE, M. D., D. LIEBERMANN, AND F. E. PUTZ. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest : a review. *J. Trop. Ecol.* 3: 359-366.
- SWAINE, M. D., AND T. C. WHITMORE. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forest. *Vegetatio* 75: 81-86.
- THORINGTON, JR., R. W., B. TANNENBAUM, A. TARAK, AND R. RUDRAN. 1982. Distribution of trees on Barro Colorado Island : A five hectare sample. *In* E.G. Leigh, Jr, A. S. Rand, and D. M. Windsor (Eds.). *The Ecology of a Tropical Forest - Seasonal Rhythms and Long-term Changes*, pp. 83-94. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- UNESCO, 1978. Tropical Forest Ecosystems. UNESCO/UNEP/FAO. UNESCO, Paris.
- VAUGHAN, R. E., AND P. O. WIEHE. 1937. Studies on the vegetation of Mauritius I. A preliminary survey of the plant communities. *J. Ecol.* 25: 298-343.
- VAUGHAN, R. E., AND P. O. WIEHE. 1941. Studies on the vegetation of Mauritius III. The structure and development of the upland climax forest. *J. Ecol.* 29: 127-160.
- VITOUSEK, P. M. 1988. Diversity and biological invasions of oceanic islands. *In* E. O. Wilson (Ed.). *Biodiversity*, pp. 181-189. National Academy Press, Washington, D.C.
- VITOUSEK, P. M., G. APLET, D. TURNER, AND J. J. LOCKWOOD. 1992. The Mauna Loa environmental matrix : foliar and soil nutrients. *Oecologia* 89: 372-382.

- WAGNER, W. L., D. R. HERBST, AND S. H. SOHMER. 1990. Manual of the Flowering Plants of Hawai'i. Bishop Museum Special Publication 83, University of Hawaii Press, Bishop Museum Press, Honolulu.
- WALKER, L. R., N. V. L. BROKAW, D. J. LODGE, AND R. B. WAIDE. 1991. Ecosystem, plant, and animal responses to hurricanes in the Carribean. *Biotropica* special issue 23(4): 513-521.
- WEAVER, P. L. 1986. Hurricane damage and recovery in the mountane forests of the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Carib. J. Sci.* 22(1-2): 53-70.
- WEAVER, P. L. AND P. G. MURPHY. 1990. Forest structure and productivity in Puerto Rico's Luquillo Mountains. *Biotropica* 22(1): 69-82.
- WHITMORE, T. C. 1989. Changes over twenty-one years in the Kolombangara rain forests. *J. Ecol.* 77: 469-483.

Chapitre 3

Etude de la mortalité des arbres
en forêt tropicale soumise
aux perturbations cycloniques

INTRODUCTION

The importance of gaps in tropical rainforest dynamics has been widely discussed (Whitmore 1975; Hartshorn 1978; Brokaw 1982; Denslow 1987). The way trees die (i.e. uprooted, snapped or standing) greatly influences gap characteristics (Putz 1983; Hubbell & Foster 1986; Alexandre 1989). The types of damage occurring to trees may partly depend on topography, species characteristics, and tree size.

In regions situated in the hurricane belt, forest vegetation and dynamics are strongly affected by natural disturbances like hurricanes or tropical depressions (Weaver 1986; Boucher 1990; Bellingham 1991). Hurricane effects on vegetation in the Caribbean, described by Brokaw & Walker (1991) and Tanner *et al.* (1991), concern damage to trees ranging from defoliation to large-scale snapping and uprooting of stems.

In the Southwest Indian Ocean, almost every year, several tropical depressions pass near La Réunion. These vary in shape, intensity and effect. In 1989 the intense cyclone Firinga hit La Réunion with average wind bursts over 200 km/h and was later recognised as the strongest hurricane since 1948 (R.E.D.E.T.A.R. 1989). A survey of plant communities 2 weeks after Firinga highlighted a lack of adaptations of alien plants to withstand the effects of the recent cyclone. It was reported that plantations of alien species (e.g. *Cryptomeria* and *Eucalyptus*) had lost most of their foliage and that in some areas their crowns had been snapped off (Macdonald *et al.* 1991). By contrast, little is known about cyclone effects on native forests. More generally the way trees die and the mortality patterns in the Mascarene Islands rainforests have never been described. On La Réunion Island, where cyclones or hurricanes are frequent, one may predict that these disturbances are important in forest dynamics and one expects to observe a large proportion of snapped or uprooted trees in rainforests, especially after cyclone events.

In July 1991, we surveyed and measured all dead trees on a one-hectare permanent plot. This permanent plot was set in July 1990 initially to study tree diversity and structure of the main remnant of lowland rainforest of the island (Strasberg in prep.).

In the present study, the following questions are addressed:

How frequent are dead trees in La Réunion island rain forests?

Which species are they? Are they predictable from live tree stands?

Among dead trees, what are the main types of damage?

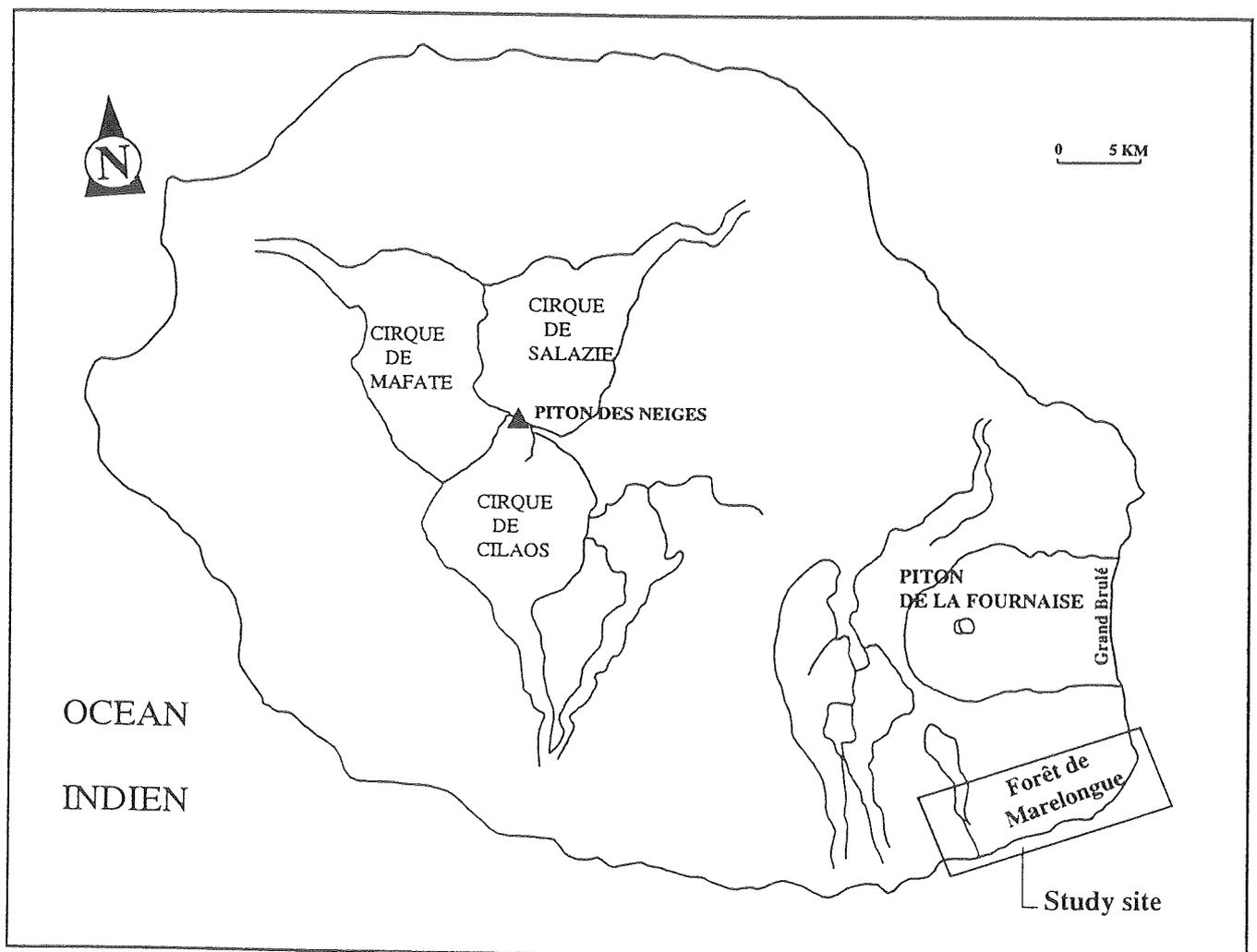


Figure 1. Location of the study site (Forêt de Marelongue) on the southern slopes of the active volcano, Le Piton de La Fournaise at La Réunion.

STUDY AREA

In the last sizeable remnant of low altitude rain forest on La Réunion island, a 1-ha permanent plot was laid out in 1990. This forest area is named Marelongue (Figure 1). A preliminary survey of tree diversity was conducted from July to September 1990 and at least 1270 stems of 43 tree species (gbh \geq 25 cm) were censused in the plot (Strasberg in prep.). This one-hectare of slope is located at 250 m altitude in the lone Natural Reserve of the island comprising 68 ha, designed in three narrow corridors from 100 m to 700 m altitude (Figure 2). The Natural Reserve is situated at 21°20'S latitude and 55°15'E longitude in the Southeast of the island on the slopes of the active volcano, Le Piton de La Fournaise (2631 m). Whereas most lowland rainforest remnants have been logged, this small surface of Marelongue forest has been spared. This piece of lowland rainforest has remained almost intact first, because the forest grows on a recent substrate unsuitable for agriculture and second, because human colonisation was late in this area which is frequently disturbed by volcanic activity (Bory de Saint-Vincent, 1804). The substrate is a non altered basaltic lava flow between four and six centuries old (Bachelery & Lechevalier 1982; Bachelery pers. comm.). Mean annual rainfall is 4 meters and the minimum monthly rainfall (August-September) is between 150 and 200 mm (Cadet & Figier unpubl. data). This Southeast area receives rainfall 200 to 300 days/yr. (Robert 1985). The mean annual temperature is about 23°C. The prevailing wind throughout the year (>200 days/yr.) is the Southeast trade-wind with 30 km/h average speed. Tropical depressions with variable intensities occur in the summer (November to April) (e.g. 15 recorded by Météo France between November 1993 and April 1994 of which 8 classified as cyclones, one hitting La Réunion with slight effects (Hollanda)). Firinga in 1989 was the last intense cyclone with wind bursts over 200 km/h that strongly damaged the island. It devastated more severely the highlands and the Southeast where is located our study plot.

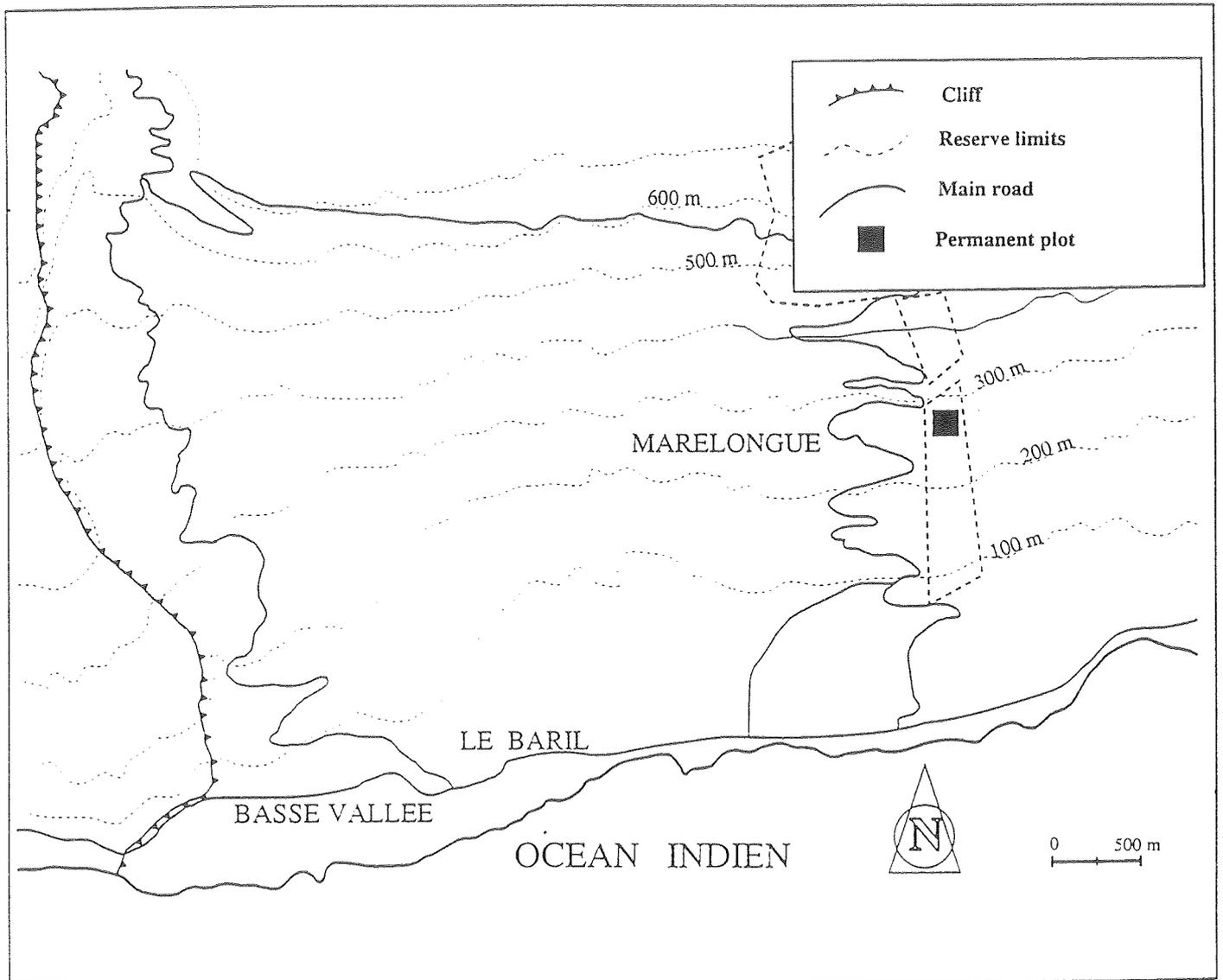


Figure 2. Location of the 1-ha permanent plot in Marelongue Natural Reserve.

METHODS

In July 1991 dead trees and shrubs, including juveniles of height > 1 m, were surveyed in the permanent plot. Girth of dead trees was measured at 1.3 m from the base when available. Trees were mapped in the initial permanent grid (100 x 100 m). We recorded whether each tree was standing, snapped off, or uprooted. The experience of the previous inventory, the low number of species (43 species gbh \geq 25 cm) and the striking bark features of most species allowed us to identify a high fraction of dead trees clearly. For identification and taxonomic purposes, we referred to *La Flore des Mascareignes* (Bossier *et al.* 1976).

Twelve individuals damaged but resprouting or still living were not taken into account. These consisted of a 6 individuals of *Agauria salicifolia*, a native Ericaceae producing large trees. When young, *Agauria salicifolia* often produce sprouts replacing the initial stem if damaged. Old mature individuals comprise one surviving stem starting from a large base, the former stems having fallen consecutively. *A. salicifolia* individuals were considered definitively dead when this last stem fell and the roots produced no more living tissues. *Agauria salicifolia* produce large trunks at the base, slender upper branches and crown, and a poorly developed root system. The largest dead tree in the plot is one individual of *A. salicifolia* reaching 410 cm gbh (ca. 130 cm dbh). Girth measurements were lumped in two diameter classes (0-50 cm; >50 cm dbh) to compare damage types for large and small trees.

RESULTS

A total of 330 dead trees were located in the one hectare plot. Sixty-six individuals, composed of rotten stem remnants < 1m, were excluded from the analysis because measurement or identification were too uncertain. Only 264 individuals were thus taken into account for measurements. They include at least 17 species (Table 1), two palms

Table 1. Observed frequency of dead trees by species and family compared to live trees ≥ 25 cm gbh (girth at breast height).

Species	Family	Number of individuals			
		Dead All sizes	Dead ≥ 25 cm (gbh)	Live ≥ 25 cm (gbh)	Live/ Dead ratio§
<i>Xylopia richardii</i> Boivin ex Baillon	ANNONACEAE	21	20	33	1:0.61
<i>Acanthophoenix rubra</i> (Bory.) Wendl.	ARECACEAE	1	0	0	-
<i>Hyophorbe indica</i> Gaertner	ARECACEAE	1	1	7	-
<i>Calophyllum tacamahaca</i> Willd.	CLUSIACEAE	9	8	13	1:0.62
<i>Cyathea borbonica</i> Desv.	CYATHEACEAE	58	55	29	1:1.90
<i>Cyathea excelsa</i> Swartz.	CYATHEACEAE	2	2	4	-
<i>Diospyros digyna</i> Jacq.	EBENACEAE	2	2	20	-
<i>Agauria salicifolia</i> (Lam.) Hook.f. ex Oliver	ERICACEAE	90	90	27	1:3.33
<i>Homalium paniculatum</i> (Lam.) Benth.	FLACOURTIACEAE	3	3	57	-
<i>Nuxia verticillata</i> Lam.	LOGANIACEAE	11	10	95	1:0.11
<i>Tambourissa elliptica</i> subsp. <i>micrantha</i> D.Lorence	MONIMIACEAE	1	1	19	-
<i>Antirhea borbonica</i> Gmel.	RUBIACEAE	18	6	293	-
<i>Chassalia corallioides</i> (Cordem.) Verdc.	RUBIACEAE	4	0	2	-
<i>Allophylus cobbe</i> (L.) Raeusch	SAPINDACEAE	1	1	7	-
<i>Doratoxylon apetalum</i> (Poir.) Radlk. var. <i>apetalum</i>	SAPINDACEAE	17	17	71	1:0.24
<i>Labourdonnaisia calophylloides</i> Bojer	SAPOTACEAE	6	1	321	-
<i>Sideroxylon borbonicum</i> DC. var. <i>capuroni</i>	SAPOTACEAE	1	1	5	-
Indet. sp.		18	18	-	-
Total of species 17	12 families				
Total of individuals		264	236	1003	

§ ratio number of live / dead trees for species having more than 7 dead individuals (≥ 25 cm gbh).

and two tree fern species, 12 canopy tree species and one understorey shrub (Rubiaceae). Eighteen individuals were found not to belong to the previous 17 species (according to bark features) but remained undetermined. They probably include one or two other species.

Among the 17 species identified among dead trees no new species was found according to the previous inventory of live trees (Strasberg in prep.), except for one palm species, *Acanthophoenix rubra*, represented here by one individual < 25 cm gbh. This native palm species used to be abundant in most of rainforests at La Réunion (Bory de Saint-Vincent 1804) but is systematically snapped off by poachers selling palm hearts for the black market.

The comparison of dead and live trees is available for 16 species and for individuals ≥ 25 cm gbh (Table 1), i.e., 236 individuals among 264 dead trees and 1003 individuals among 1270 live trees. Dead individuals < 25 cm gbh include only 28 individuals with an average diameter of 5 cm. 3/4 of these small sized dead trees consisted of 3 species : *Antirhea borbonica* (Rubiaceae) and *Labourdonnaisia calophylloides* (Sapotaceae), the most abundant tree species of the 1-ha plot totalling 614 live individuals (≥ 25 cm gbh) and *Chassalia corallioides* (Rubiaceae) the dominant shrub of the understorey reaching a density of 58 live individuals (height > 1 m) / 100 m² (Strasberg unpubl. data). While the former three taxa are the most common woody species of the plot, they contribute only 9 % of censused dead trees, mostly as saplings.

Six species contribute 92 % of dead trees (≥ 25 cm gbh), having more than 7 individuals each. They show also a low live:dead individuals ratio (Table 1), *Calophyllum tacamahaca* (1:0.62), *Nuxia verticillata* (1:0.11), *Doratoxylon apetalum* (1:0.24), *Xylopia richardii* (1:0.61), *Cyathea borbonica* (1:1.90), *Agauria salicifolia* (1:3.33). It is difficult to draw conclusions for other species with small numbers of individuals. The size composition of dead trees compared to that of live stands shows different patterns according to the former species (Figure 3). Mortality affects only smaller size individuals of

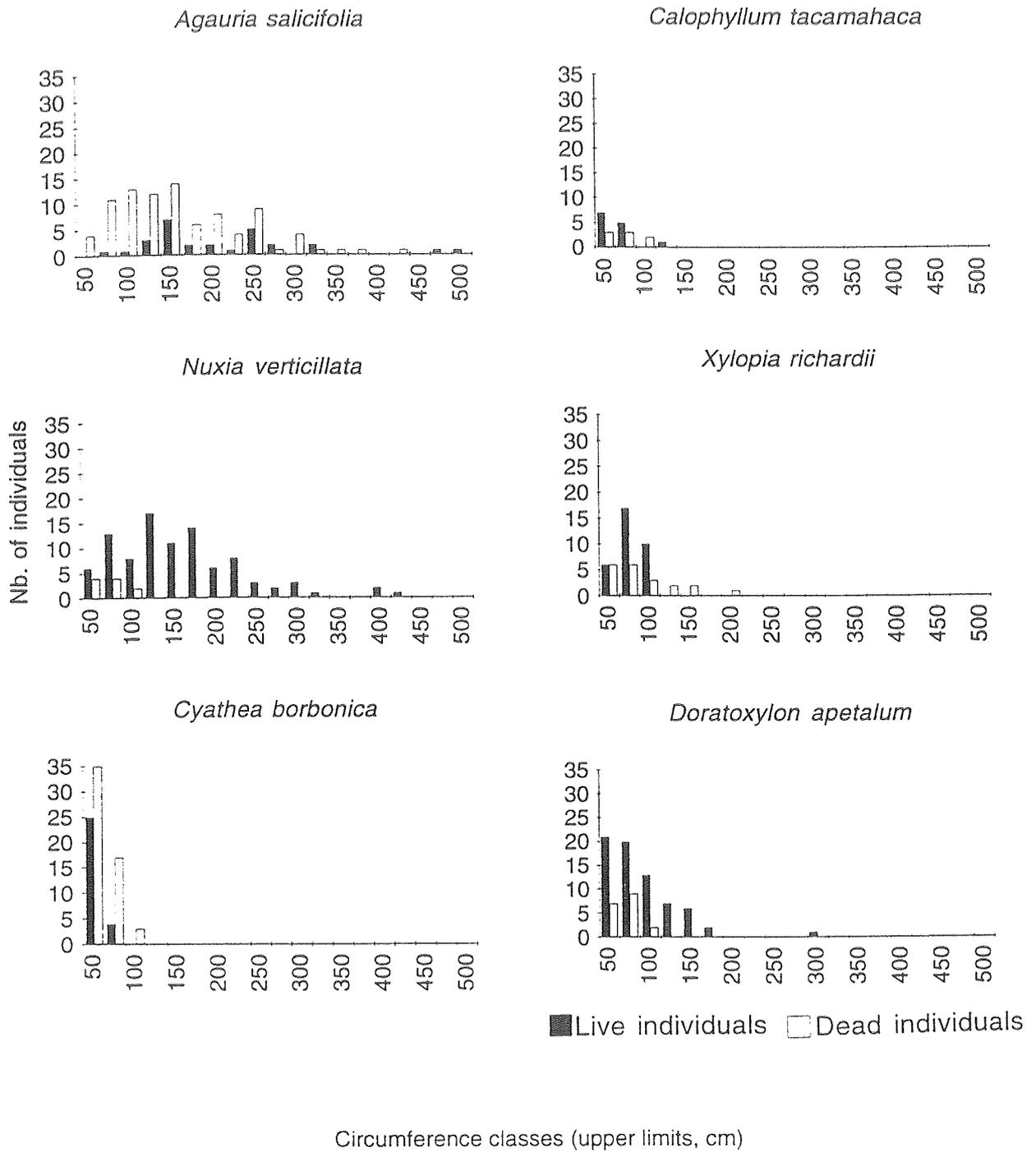


Figure 3. Size composition of dead trees compared to that of live ones for 6 species contributing 92% of dead individuals ≥ 25 cm (girth at breast height) in the plot.

Nuxia verticillata (Loganiaceae) and *Doratoxylon apetalum* (Sapindaceae) which were apparently dominated by large live individuals. Conversely the size of live trees of *Xylopia richardii* (Annonaceae) ranges from 25 to 100 cm and all larger trees up to 200 cm are dead. *Agauria salicifolia* (Ericaceae) and *Cyathea borbonica* (Cyatheaceae) have a predominance of dead individuals whatever the size class. Contrary to *C. borbonica*, *A. salicifolia* live individuals are not represented in the 25-50 cm girth class and the lowest live:dead ratio occurs in the 50-125 cm classes. This species frequent as pioneer on young volcanic lava flows produce no seedling or sapling in mature forests like Marelongue where only persist large individuals reaching up to 1,5 dbh (Cadet 1977; Strasberg pers. obs.). The girth of *Calophyllum tacamahaca* (Clusiaceae) ranges from 25 to 125 cm but this tree shows a lack of live individuals in the 75-100 cm class only composed of dead ones. Such mortality in cohort has been yet reported in the same forest area (Thébaud pers. comm.; O.N.F. 1984).

When ranged by death mode, the 264 censused dead trees show a high proportion of standing trees (61%), 37 % being uprooted and only 2% snapped off (Table 2). Uprooted trees were mapped according to the direction they lay (Figure 4). There is no evidence on the map of a dominant direction in which winds could have blown down the trees. The higher frequency of trunks on the south directions pooled together (S, SE, SW) compared to north ones fit indeed the slope of the plot (ca. 8° S.).

Tree distribution according to their damage can be analysed for three groups differing in their growth biology, distinguished in Table 2 from the other tree species pooled together. *A. salicifolia* and the treeferns are particularly important as they contribute to the high density of dead trees censused in the plot, representing more than half of the 264 dead trees (57%).

The way *Agauria salicifolia* dies strongly differs from other species: 62 individuals are uprooted, 25 standing and 3 snapped off. In the plot all large dead trees (> 50 cm dbh) are produced by *A. salicifolia* except for one individual of *Xylopia richardii*.

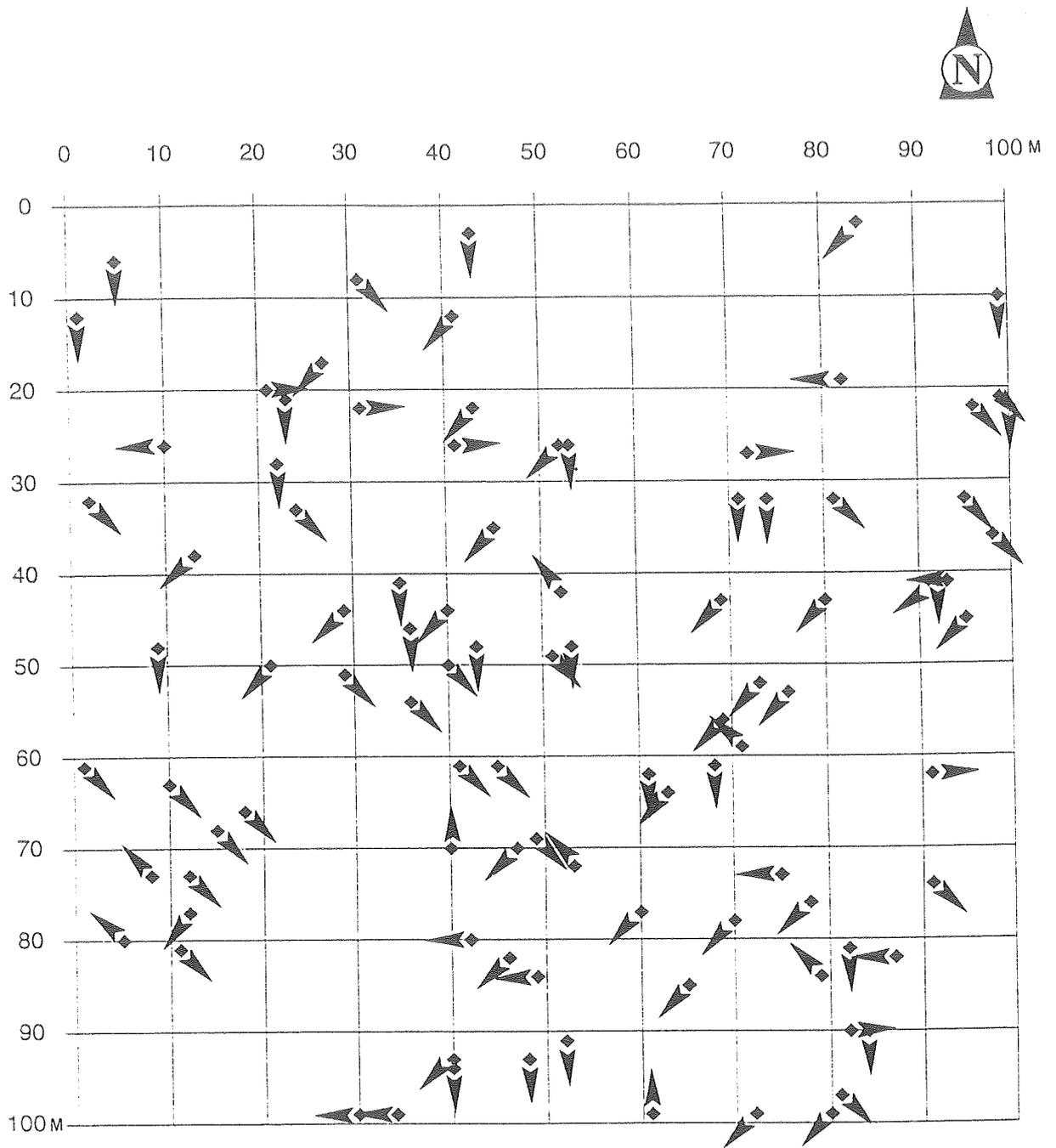


Figure 4. Map of uprooted trees (97 individuals) according to the direction they lay. The 1-ha plot slopes about 8° south.

For *A. salicifolia*, the frequency distribution in the three death modes of large diameter trees (>50 cm dbh) does not significantly differ from that of smaller diameter (≤ 50 cm) ($X^2=4.4$, 2 df; $P<0.05$).

The two palm species, represented here by one individual are too unfrequent to be discussed. Native palms or treeferns can't recover when the single apical meristem is damaged. The edible palm *Acanthophoenix rubra* and the treefern *Cyathea excelsa*, used as horticulture support, are seriously threatened by selective logging that is still very intense in rainforests of La Réunion. This pressure explains their scarcity in the study area and more generally in all rainforests at low and middle elevations.

The other tree fern, *Cyathea borbonica*, because of smaller basal stem diameter, is not damaged by logging and comprises 58 dead individuals in the plot. Contrary to *A. salicifolia*, almost all *Cyathea borbonica* individuals die standing (55 of 58). This distribution could partly explain the overall pattern showing a high proportion of standing dead trees. The same tendency is indeed observed for other tree species lumped together, showing 71% of dead individuals standing, 27% uprooted and 2% snapped off.

Table 2. Observed frequencies of dead trees lumped in 4 taxonomic groups and ranged by three death modes: uprooted, standing, snapped off. For each category, first column gives the total of individuals ≤ 50 cm dbh (diameter at breast height) and second column contains individuals > 50 cm dbh.

Species	Number of individuals					
	Uprooted		Standing		Snapped off	
	≤ 50 cm dbh	> 50 cm dbh	≤ 50 cm dbh	> 50 cm dbh	≤ 50 cm dbh	> 50 cm dbh
<i>Agauria salicifolia</i>	34	28	19	6	1	2
Palms (2 species)	0	0	2	0	0	0
Tree ferns (2 species)	5	0	55	0	0	0
Other trees (12 species)	29	1	80	0	2	0
Total of individuals	68	29	156	6	3	2

DISCUSSION

The survey on one ha of this lowland tree community on La Réunion reveals two very striking features :

- a great number of dead trees on 1-ha surface
- a high proportion of standing dead trees and a very low proportion of snapped trees.

The scarcity of uprooted or snapped off dead trees was not predicted, given the high frequency of tropical depressions and the intensity of more occasional strong cyclones occurring on La Réunion. Between 1966 and 1991, 57 tropical depressions were censused at a distance of 0-400 km from La Réunion (Météo France, Service Régional de La Réunion). It is difficult to give recurrence interval for cyclones and to compare their effects because of variation of their intensity and impact distance and the way they are classified. Variations in hurricane effects are exacerbated by the sharp topography of the island culminating at 3069 m. Since 1980, 3 depressional events are recognised for their major damage to the overall island, but they differed in intensity and were not all classified as intense cyclones (i.e. average maximum wind speed ranging from 165 to 212 km/h), Hyacinthe (1980), Clotilda (1987), Firinga (1989) (Météo France, Service Régional de La Réunion). Our results are confirmed by a rapid survey of tree damage performed in February 1989, two weeks after Firinga, in the upper part of this Natural Reserve at 500 m altitude (Thébaud & Strasberg unpubl. data). On a rough surface of 2 ha and among 50 individuals of which cause of death was identified, 10 % were snapped off, 16 % uprooted and 74 % standing. The canopy cover dropped from 100% to between 50 and 75% but recovered totally in two months.

In this area of the island with high annual rainfall and a few days without rain, wood and litter decomposition is rapid. One may predict that the trees censused, still in

good condition for identification, had a relatively recent death within the last few years (1-10 yrs). Under this hypothesis, the great number of dead trees found on 1 ha suggests a high mortality rate in Marelongue. The size composition of dead trees compared to that of live stands shows no general trend and damaged trees can be smaller dominated individuals or large adults. The small number of young dead trees or saplings (< 25 cm gbh) was found among the 3 species with the highest density of live trees. Sapling death rate may there be density dependent. Mortality patterns greatly vary according to each species. They are above all due to life history traits and dynamics of several particular tree species like, *Agauria salicifolia* and *Cyathea borbonica*, which contribute more than half of dead individuals. *Agauria salicifolia* often produces large diameter trees in many mature forests on the island (<1000 m) but belongs to the first pioneer stage after large scale disturbances like recent lava flows or clearcuts. In the mature forest even in light patches no *A. salicifolia* seeds germinate. The growth mode of *A. salicifolia* includes resprouting that allows it to survive several centuries during community changes from early succession after disturbance. In mature communities like Marelongue rainforest old individuals are progressively replaced by shade-tolerant climax species. *Cyathea* treeferns are more abundant in mountain rainforests of the island where they often dominate the upper layer of the canopy (10 m high). *Cyathea borbonica* also colonise lava flows aged over 100 years after *Agauria salicifolia* formed a dense stand like *Cybotium* treefern under monodominant *Metrosideros* forests in Hawaii (Drake & Mueller-Dombois 1993). In the case of Marelongue forest censused treeferns had low height and the largest individuals (dbh about 30 cm) reach the lower part of the canopy at 8-10 m, dominated by most other tree species. The high frequency of dead treeferns could also be explained by a successional pattern. Contrary to *A. salicifolia*, *Cyathea borbonica* have a short life-cycle and seem to regenerate in light gaps.

Death rates of early successional species suggest that Marelongue forest community is in non-equilibrium. In the plot the high number of dead trees and the way

they are damaged appears to be independent of wind disturbances. We lack quantitative studies before cyclone event to precisely evaluate short term effect of hurricanes on native forests. Whereas *Firinga* effects were strongest in the study area, the most obvious impact on Marelongue forest was defoliation of the canopy. Nevertheless trees may also be indirectly damaged by rainfall effect associated with tropical depressions. In February 1993, one week after exceptional intense rainfall, breakage of large trees saturated with water was observed e.g. for *Agauria salicifolia* of which canopies often support large amounts of epiphytes (Strasberg pers. obs.).

Cyclone effect in the Mascarenes has been invoked as a selective force maintaining the particular structure of the forests (Lorence & Sussman 1988; Strasberg in prep.) comparable to tropical wind-blown cloud forest with low height canopy, high stem density and basal area per hectare, and narrow-crowned, heavy wooded trees (Lawton & Putz 1988). This general structure of these forests rationalises the death modes observed in the present study.

The way trees die in La Réunion rainforest creates short scale disturbances and small dimension gaps. When trees die standing, they progressively loose their main branches and their further fall does not produce large damage to the canopy. The absence of lianas is also a characteristic of Mascarene rainforests (Vaughan & Wiehe 1941; Cadet 1977; Lorence & Sussman 1988). Thus they cannot be involved in multiple tree falls. Besides, the species producing most of uprooted individuals, *Agauria salicifolia*, has a poorly developed root system, and the base of the trunk is only slightly enlarged at the soil level. When it falls it creates no pit and mound and no major canopy opening. Further investigations are needed to measure forest dynamics and the role of these small gaps in different species regeneration.

LITERATURE CITED

- ALEXANDRE, D-Y. 1989. Dynamique de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire, Collection Etudes et Thèses, Paris.
- BACHELERY, P. AND L. CHEVALIER. 1982. Carte volcano-tectonique du Massif de La Fournaise. Observatoire Volcanologique de la Réunion et Institut de Physique du Globe de Paris, Agm, St Denis, La Réunion.
- BELLINGHAM, P. J. 1991. Landforms influence patterns of hurricane damage: evidence from Jamaican Montane forests. *Biotropica*, Special Issue, 23: 427-433.
- BORY DE SAINT-VINCENT, J.B.G.M. 1804. Voyage dans les quatre principales îles des mers d'Afrique fait par ordre du gouvernement pendant les années neuf et dix de la République (1801 et 1802). Buisson, Paris, France: 3 vols. + 1 atlas.
- BOSSER, J., T. CADET, J. GUÉHO, AND W. MARAIS. 1976. Flore des Mascareignes, La Réunion, Maurice, Rodrigues. MSIRI, Mauritius, ORSTOM, Paris, France & Royal Botanical Garden, Kew, UK.
- BOUCHER, D. H., J. H. VANDERMEER, K. YIH, AND N. ZAMORA. 1990. Contrasting hurricane damage in tropical rain forest and pine forest. *Ecology* 71: 2022-2024.
- BROKAW, N. 1982. Treefalls, Frequency, timing and consequences. *In* E.G. Leigh, Jr, A. S. Rand, and D. M. Windsor (Eds.). *The Ecology of a Tropical Forest - Seasonal Rhythms and Long-term Changes*, pp. 101-108. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- BROKAW, N. V. L., AND L. R. WALKER. 1991. Summary of the effects of Caribbean hurricanes on vegetation. *Biotropica*, Special Issue, 23: 442-447.

- CADET, T. 1977. La végétation de l'île de La Réunion : Etude Phytoécologique et Phytosociologique. Ph.D. thesis, Université d'Aix-Marseille, France.
- DENSLOW, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 431-451.
- DRAKE, D. R. AND D. MUELLER-DOMBOIS. 1993. Population development of rain forest trees on a chronosequence of Hawaiian lava flows. *Ecology* 74: 1012-1019.
- HARTSHORN, G. S. 1978. Treefalls and tropical forest dynamics. In P. B. Tomlinson and M. H. Zimmerman (Eds.). *Tropical Trees as Living Systems*, pp. 617-638. Cambridge University Press, Cambridge.
- HUBBELL, S. P., AND R. B. FOSTER. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest.. *In* M. J. Crawley (Ed.). *Plant Ecology*, pp. 77-96. Blackwell Scientific Publications U.K., U.S.A., Australia.
- LAWTON, R. O., AND F. E. PUTZ. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology* 69(3): 764-777.
- LORENCE, D. H., AND R. W. SUSSMAN. 1988. Diversity, density, and invasion in a Mauritian wet forest. *In* Proceedings of the AETFAT (Ed.) 11th Plenary Meeting, June 10-14. *Modern Systematic Studies in African Botany*, pp. 187-204. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 25.
- MACDONALD, I. A. W., C. THEBAUD, W. A. STRAHM, AND D. STRASBERG. 1991. Effects of alien plant invasions on native vegetation remnants on La Réunion (Mascarene Islands, Indian Ocean). *Environ. Cons.* 18: 51-61.
- MIGUET, J-M. 1955. Boisement et régénération des forêts reliques en zone tropicale humide. Les forêts de Saint-Philippe à La Réunion. *Rev. For. Fr.*: 187-200.
- O.N.F. 1984. Forêt soumise de la Coloraie du Volcan. Procès verbal d'aménagement 1984-1988. O.N.F., Direction Régionale de La Réunion.

- PUTZ, F. E. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer tree species on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 64: 1069-1074.
- R.E.D.E.T.A.R. 1989. Le cyclone tropical "Firinga". Etude hydrologique générale. Direction de l'Agriculture et de la Forêt, Département de la Réunion, France.
- ROBERT, R. 1985. Géographie de l'eau à l'île de La Réunion. Essai de distribution régionale de l'alimentation et de l'écoulement. Thèse de Doctorat es-Lettres, Université de Montpellier III, France.
- STRASBERG, D. (in prep.). Diversity, size composition, and spatial aggregation among trees on a one-hectare rainforest plot at La Réunion.
- TANNER, E. V. J., V. KAPOS, AND J. R. HEALEY. 1991. Hurricane effects on forest ecosystems in the Caribbean. *Biotropica*, Special Issue, 23: 513-521.
- VAUGHAN, R. E., AND P. O. WIEHE. 1941. Studies on the vegetation of Mauritius III. The structure and development of the upland climax forest. *J. Ecol.* 29: 127-160.
- WEAVER, P. L. 1986. Hurricane damage and recovery in the mountane forests of the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Carib. J. Sci.* 22(1-2): 53-70.
- WHITMORE, T. C. 1975. Tropical Rain Forests of the Far East. Clarendon Press, Oxford.

Chapitre 4

Dynamique de la végétation sur les coulées volcaniques du Piton de La Fournaise (Ile de La Réunion, Océan Indien).

INTRODUCTION

Les coulées volcaniques constituent un environnement privilégié pour l'étude des successions primaires principalement sur les îles océaniques, comme à Hawaii (Vitousek *et al.* 1983, 1988; Vitousek and Walker 1989; Drake and Mueller-Dombois 1993, Stemmerman 1993), aux Galapagos (Huttel 1992), au Japon, (Tsuyusaki 1987, 1989), ou au Krakatau (Whittaker *et al.* 1989), mais aussi sur le continent au Mont St-Hélène (Wood and Del Moral 1987, Halpern, 1988, 1989, Halpern *et al.* 1990), au Mexique (Rejmanek *et al.* 1982) ou en Afrique équatoriale (Lebrun 1959, Leonard 1959). Ces travaux diffèrent fortement selon le type de volcanisme étudié et selon les méthodes utilisées.

La recolonisation par la végétation des coulées basaltiques de type scoriacé ou cordé est souvent analysée à un instant donné ou pendant un court laps de temps (Maccaughey 1917, Robyns 1932; Doty 1967, Jackson 1971). Dans le cas où des coulées d'âges différents sont analysées, il n'est pas toujours évident que les conditions de milieu soient comparables. Les coulées étudiées peuvent être situées à des altitudes différentes (Léonard 1959), sur des îles différentes (Huttel 1992), recevoir des précipitations variant du simple ou double (Skottsberg 1941; Atkinson 1970, Huttel 1992), ou être exposées à des régimes de vents locaux contrastés (Lebrun 1959). L'homogénéité des conditions de milieu est pourtant nécessaire pour assurer la qualité des reconstitutions de la succession (Drury and Nisbet 1973, Lepart et Escarré 1983).

Dans l'île de La Réunion, la région du Grand Brûlé, sur les pentes du volcan actif du Piton de La Fournaise, offre des conditions favorables à l'étude des successions primaires sur coulées volcaniques. Le Piton de la Fournaise est un des volcans les plus actifs au monde avec un taux moyen de production de laves élevé (10 millions de m³/an entre 1930 et 1980) et des éruptions fréquentes (depuis 80 ans, en moyenne une éruption tous les 18 mois) (Bachelery 1981). La plupart d'entre elles ont lieu dans l'espace relativement restreint d'une

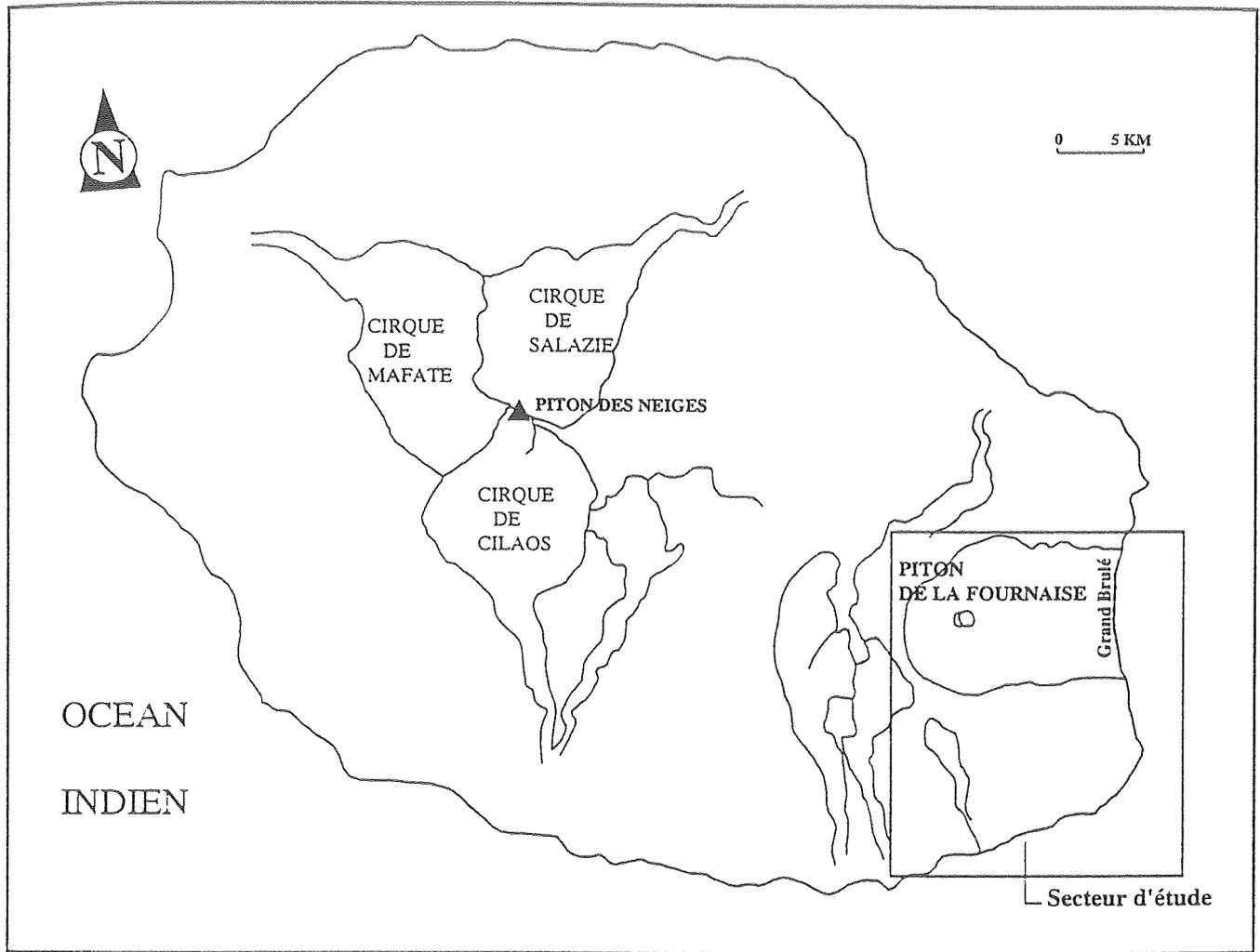


Figure 1. Ile de La Réunion - Localisation du secteur d'étude

caldeira de 8 km de base, fortement inclinée vers l'est. Les éruptions génèrent un réseau de coulées de faible largeur (250 à 750 m), orientées dans la même direction. Depuis 1930, 4 éruptions de plus grande ampleur ont produit des coulées datées avec précision, allant de 1500 m d'altitude jusqu'à la mer.

Comme les précipitations sont très élevées presque toute l'année, la dynamique de la végétation est rapide. Il est donc possible de réunir des données fiables permettant une analyse fine des processus de succession.

Nous chercherons plus particulièrement à répondre aux questions suivantes:

- Quels traits biologiques permettent aux espèces de s'installer sur les champs de lave? A quel moment?
- Y a-t-il comme à Hawaii (Skottsberg 1941, Drake and Mueller-Dombois 1993) des espèces présentes dès la recolonisation des laves et qui le restent sur les coulées les plus anciennes?
- Les différences de capacité de dissémination et les interactions entre espèces (compétition, facilitation) jouent-elles un rôle important dans la succession?
- Quelles sont les variations de la succession en fonction de l'altitude c'est à dire en fonction d'un gradient de précipitation ou de température?

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La zone d'étude

La zone d'étude est située au Sud Est de La Réunion, sur les pentes du Piton de La Fournaise, volcan actif de type hawaïen, ayant pris naissance il y a 500 000 ans sur les flancs du Piton des Neiges, volcan aujourd'hui éteint (Figure 1). Depuis 5000 ans la plupart des coulées basaltiques du Piton de La Fournaise s'écoulent dans une zone d'effondrement ou caldeira ouverte à l'Est sur la mer (Bachelery 1981). La topographie du versant Est de la caldeira présente de fortes pentes (entre 10 et 30%). Ce secteur reçoit des précipitations

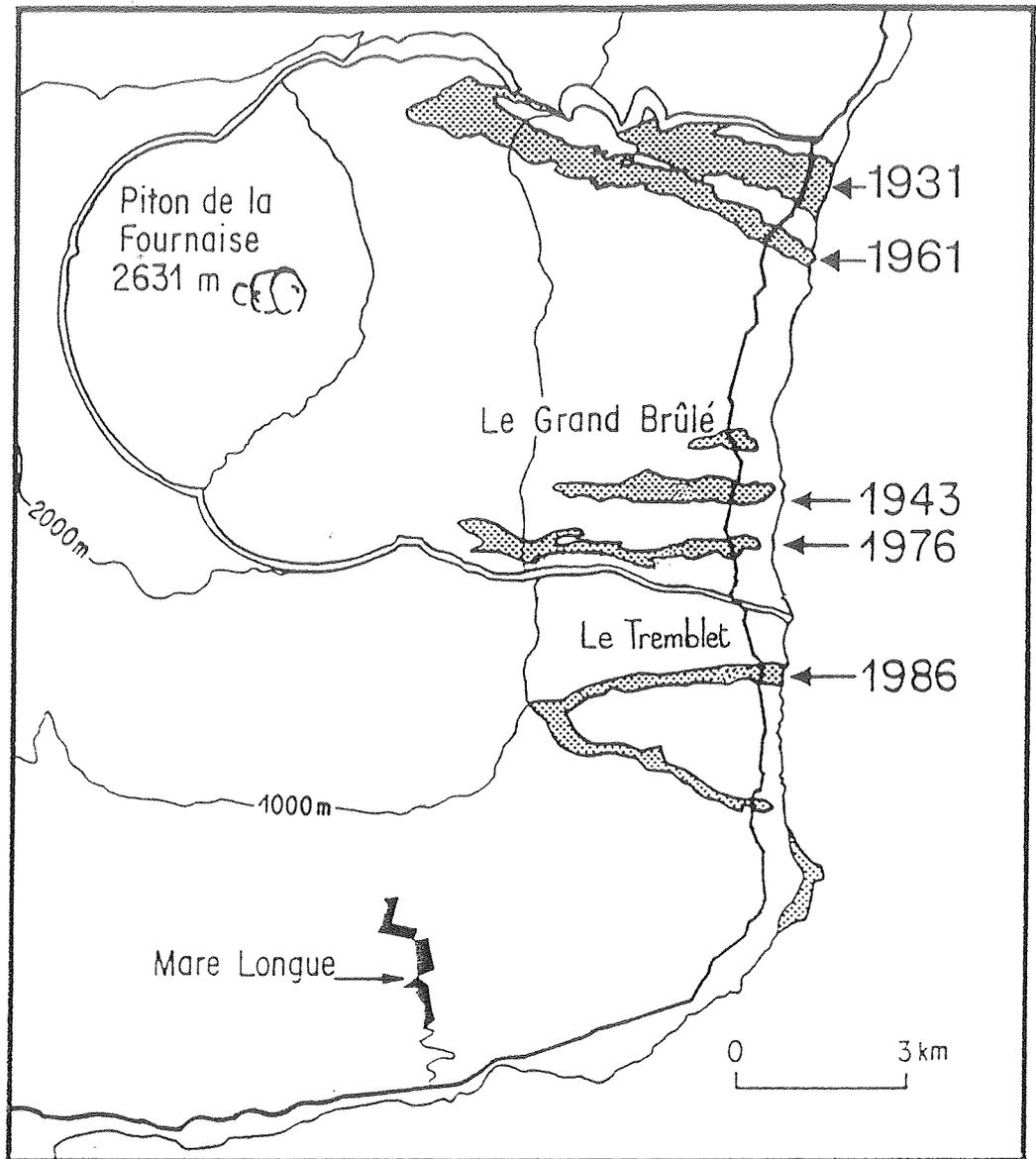


Figure 2. Localisation de la chronoséquence (14, 29, 47, 59 ans) étudiée dans la caldéra du Piton de La Fournaise. Les sites de référence hors de la caldéra (coulée 1986, Forêt de Marelongue et du Tremblet) sont aussi indiqués sur la carte.

moyennes annuelles de 4 à 6 mètres (Robert, 1986, période 1958-1980) avec de grandes variations intra et inter annuelles . Dans cette région le nombre moyen annuel de jours de pluies est de l'ordre de 250 jours (Cadet 1977, Robert 1985) et le nombre de mois peu pluvieux (<100 mm) est de l'ordre de 0 ou 1 (Raunet 1990).

Les contraintes d'échantillonnage

La distribution spatiale des coulées historiques du volcan est particulière : 95% d'entre elles depuis 300 ans sont localisées dans la caldeira de 8 * 13 km en forme de U ouverte à l'est sur la mer (Stieljes 1986).

Dans ce secteur de surface réduite, il est difficile de trouver une coulée ancienne qui ne soit pas en partie recouverte par un réseau de coulées récentes. Ce recoupement des coulées est exacerbé en altitude par 2 facteurs : les émissions de laves partant du sommet sont plus rapprochées dans le temps; elles s'écoulent généralement entre 2600 et 1000 m d'altitude sur les fortes pentes du dôme. La topographie de ce secteur permet un nappage sur de plus grandes largeurs. Cette configuration des coulées ainsi que les difficultés d'accès et de repérage limitent fortement l'étude d'une chronoséquence au delà de 1000 m d'altitude.

A plus basse altitude, malgré les descriptions historiques de certaines éruptions (Bory de Saint-Vincent 1804, Lacroix 1936) il est difficile de localiser avec précision un évènement volcanique parmi un réseau dense de coulées souvent antérieures à 1900, non datées avec certitude et parfois fortement perturbées par des interventions humaines. A cause de ces difficultés, nous n'avons pas intégré dans l'étude de la chronoséquence les coulées anciennes de la partie basse de la caldeira. Néanmoins des coulées émises hors de la caldeira et datées de plusieurs siècles peuvent servir de point de comparaison.

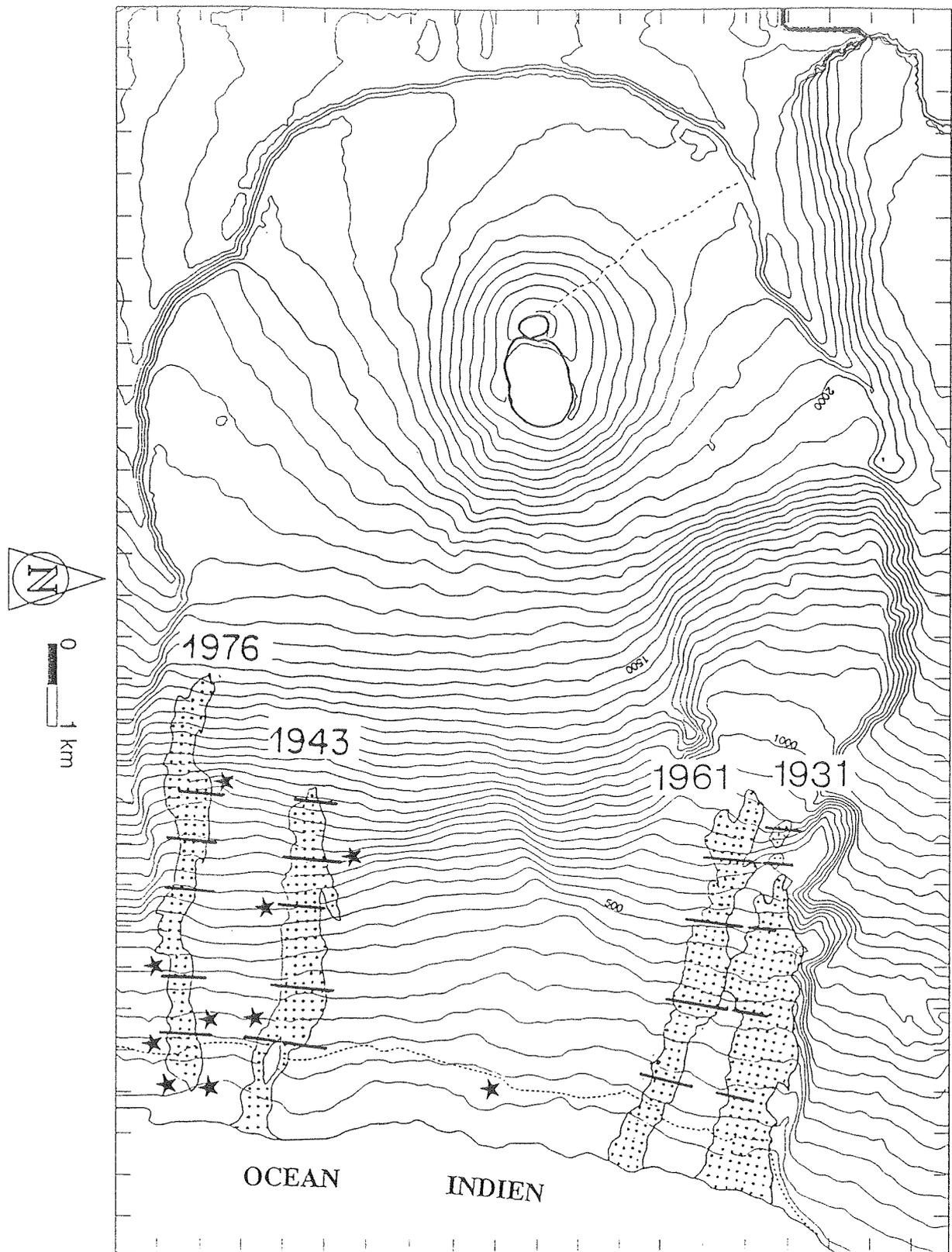


Figure 3. Carte topographique de la caldéra et emplacement des transects échantillonnés sur les 4 coulées 1976, 1961, 1943 et 1931 entre 0 et 1000 m d'altitude. ★ Localisation des relevés complémentaires dans 10 îlots de végétation (kipukas) sur des coulées datant de 100 à 400 ans.

Méthodes

Nous avons sélectionné une chronoséquence composée de coulées clairement repérables sur le terrain, datées et non interrompues par d'autres épisodes volcaniques sur un gradient de 0 à 1000 m d'altitude (Figure 2). La chronoséquence est constituée des 4 coulées 1976, 1961, 1943, 1931, respectivement âgées de 14, 29, 47, 59 ans en juillet 1990, à l'époque de l'étude. La texture des coulées de 29 et 59 ans est de type a'a, celle des deux autres coulées est mixte (a'a et pahoehoe).

Dans cette chronoséquence un transect a été établi d'un bord à l'autre de chaque coulée (Figure 3). Le long du transect, toutes les plantes ont été recensées dans au moins 5 parcelles de 10 m * 10 m espacées en moyenne d'une cinquantaine de mètres. Ce protocole a été répété à quatre classes d'altitude depuis le niveau de la mer jusqu'à 1000 m. Dans chaque relevé les plantes ont été comptées et rangées dans quatre classes de hauteur (0-0,25 m; 0,25-1 m; 1-4 m; > 4 m). Dans certaines parcelles les plantules très denses ont été dénombrées sur 20% de la surface. Pour les espèces dénombrables, nous avons calculé leur abondance totale ou leur densité moyenne dans des groupes de relevés construits sur différents critères. Sur le terrain, la mesure du nombre d'individus a été privilégiée, les mesures de recouvrement n'apportant pas d'information significative en particulier pour les espèces ligneuses qui sont souvent représentées par de jeunes individus et contribuent faiblement au recouvrement.

Parmi les 96 espèces inventoriées (Annexe 1), 11 espèces de la strate herbacée et lichenique atteignant de très forte densités et se propageant souvent végétativement, ont été caractérisées par leur recouvrement. Ces espèces constituent l'essentiel du recouvrement de la végétation sur les coulées comprises entre 1900 et 1986. Certains relevés n'ont pu être réalisés à cause de l'inaccessibilité des sites (1931) ou du recouvrement par une coulée récente (1961 en altitude).

Dix relevés réalisés dans des kipukas (Figure 3), présents à proximité des zones étudiées et plusieurs inventaires floristiques (Cadet & Figier, non publié; Dupont, 1990; Strasberg, en

prep.) des forêts situées sur les pentes bordant la caldeira (Marelongue, Le Tremblet, Figure 2) seront utilisés comme élément de comparaison entre la végétation sur substrat ancien et celle des coulées.

Méthodes statistiques

Les 89 relevés caractérisés par les présences-absences des 53 espèces présentes dans plus de deux relevés ont été ordonnés grâce à l'analyse canonique des correspondances ou ACC (Ter Braak, 1986; Chessel et al., 1987; Lebreton et al. 1991). L'ACC permet d'analyser la relation entre la répartition des espèces et des variables environnementales en prenant en compte la dissymétrie entre ces deux ensembles : les variations observées des variables du milieu sont supposées expliquer la répartition des espèces (Lebreton et al. 1991). Par rapport à l'analyse des correspondances classique (AFC), l'ACC permet de contraindre les axes d'une analyse factorielle des correspondances à être une combinaison linéaire de variables environnementales. Elle est efficace lorsque les variables sont catégoriques (Lebreton et al. 1988) et robuste lorsque le nombre de leurs modalités est faible par rapport à celui des relevés (Ter Braak, 1986) ce qui est ici réalisé. Une présentation des avantages de l'ACC dans le domaine de l'écologie est donnée par Palmer (1993).

Chaque relevé est décrit par trois variables, l'âge de la coulée (quatre dates), l'altitude (0-200, 200-400, 400-700, 700-1000 m) et la distance du relevé à une lisière codée comme variable logique (près (moins d'une cinquantaine de mètres) ou loin d'une coulée ancienne). Les effets des variables sur la répartition des plantes sont mesurés en calculant le rapport entre la trace de l'ACC contrainte par les variables et celle de l'AFC; la performance relative de la réduction des variables à un axe de l'ACC peut être mesurée par le rapport entre la valeur propre et la trace de l'ACC. Les variables ont été analysées de manière combinée pour mesurer le degré de dépendance de la répartition des espèces par rapport aux variables du milieu mesurées. D'autres ACC ont ensuite été réalisées pour analyser indépendamment

l'effet de l'âge de la coulée ou celui de l'altitude du relevé qui sont toujours prépondérants; l'effet de l'âge sachant l'altitude et celui de la distance sachant l'âge et l'altitude ont aussi été mesurés.

Les 89 relevés caractérisés par le recouvrement des 11 espèces à forte densité de la strate herbacée et lichenique, ont été soumis à des analyses en composantes principales réalisées selon le même principe (ACPVI).

RÉSULTATS

Recouvrement

Les lichens, les mousses et les fougères constituent l'essentiel du recouvrement de la végétation des quatre coulées. Des mousses minuscules sont imbriquées dans les taches de lichen. Comme elles étaient non quantifiables à l'échelle d'observation, leur recouvrement a été incorporé à celui du lichen.

Tableau 1. Résultats de l'ACP normée et des différentes ACPVI. Le rapport entre la trace de l'ACPVI contrainte par les 3 variables et celle de l'ACP normée permet de mesurer les effets des variables sur la répartition des plantes. Pour un axe donné, la variance expliquée par une ou plusieurs variables est mesurée par le rapport entre la valeur propre et la trace de l'ACPVI.

Facteurs	Nb. variables	Trace	Valeurs propres	
			Axe 1	Axe 2
ACP	11	11,00	2,30	1,50
Age+Alt+Dist	11	3,98	1,96	0,83
Age	4	2,66	1,85	0,52
Alt	4	1,43	0,77	0,48
Alt/Age	4	1,26	0,81	0,29
Dist/Age+Alt	2	0,08	0,07	

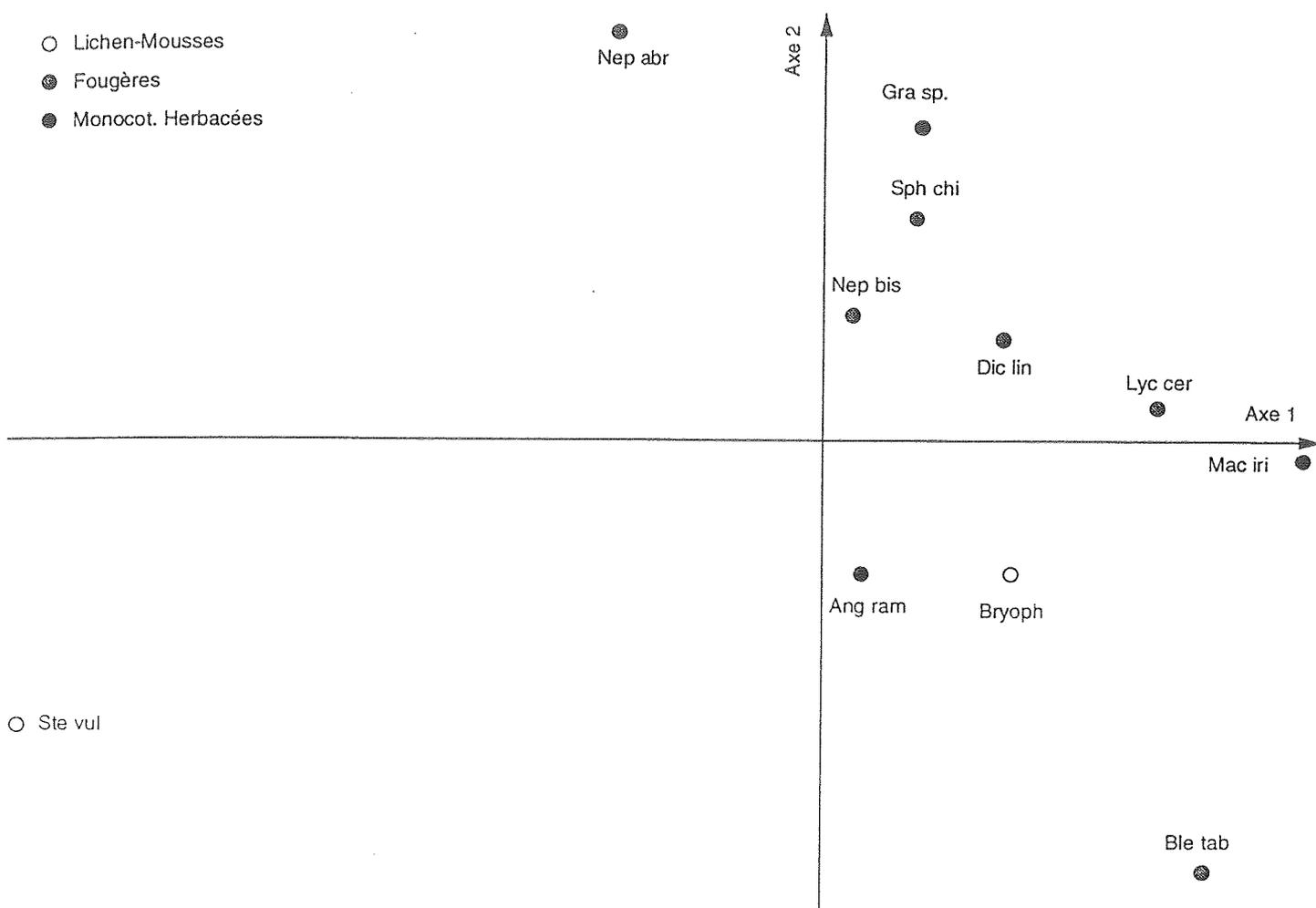


Figure 4. ACPVI (Age + Alt + Dist). Les trois variables Age, Altitude, Distance, expliquent 36% de la variance (inertie totale de l'AFC). L'âge de la coulée explique 80% de la variance de l'axe 1. Les effets de l'altitude sont relativement indépendants de ceux de l'âge. L'altitude explique bien la répartition des espèces sur l'axe 2.

Le tableau 1 résume les résultats de l'ACP normée et des différentes ACPVI. Les trois variables retenues expliquent 36% de la variance. Ce chiffre relativement faible est sans doute dû à l'impact de quelques espèces ayant un fort recouvrement dans un petit nombre de relevés. Lorsqu'on considère seulement l'axe 1 (Figure 4), les trois variables expliquent 85% de la variance. C'est l'âge de la coulée qui est le facteur prépondérant (80% de la variance de l'axe 1) pour expliquer la répartition des espèces qui s'opposent sur cet axe : *Stereocaulon vulcani* et *Nephrolepis abrupta* d'une part et *Blechnum tabulare* et *Machaerina iridifolia* d'autre part. Ces 4 espèces représentent 90% du recouvrement au sol mesuré sur les 4 coulées. L'altitude a une action moindre sur le recouvrement; ses effets sont relativement indépendants de ceux de l'âge : la trace de l'ACPVI réalisée sous la contrainte de l'altitude sachant l'âge est du même ordre de grandeur que celle de l'ACPVI réalisée sous la contrainte de l'altitude. L'altitude explique bien la répartition des espèces sur l'axe 2 et oppose nettement *Blechnum tabulare* à *Dicranopteris linearis* et *Nephrolepis biserrata*. La distance n'a pas d'effet clairement identifiable.

La figure 5 présente pour chaque classe d'altitude et pour chaque coulée, le recouvrement moyen des 4 espèces les plus abondantes (représentant 90% du recouvrement au sol mesuré sur les 4 coulées) : *Stereocaulon vulcani*, *Nephrolepis abrupta*, *Machaerina iridifolia*, *Blechnum tabulare*.

Le recouvrement du lichen *Stereocaulon vulcani* est maximal sur la coulée de 1976 (en moyenne 80%). Il décroît nettement avec l'âge des coulées surtout à partir d'une quarantaine d'années. Cette tendance se répète quelle que soit la classe d'altitude.

Le recouvrement de *Nephrolepis abrupta* est maximum à basse altitude. Son recouvrement est presque nul au dessus de 400m. *Nephrolepis abrupta* est surtout fréquente sur les coulées 1931 et 1961 sans doute en relation avec la nature du substrat (a'a).

Le recouvrement de *Blechnum tabulare*, fougère considérée comme caractéristique des habitats de haute altitude (Cadet, 1977), suit une tendance inverse. Sur les quatre coulées,

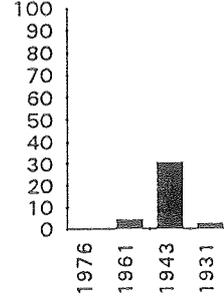
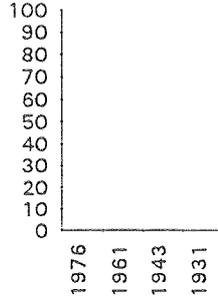
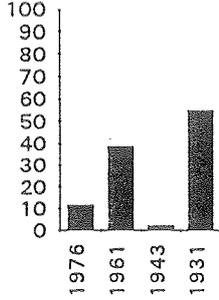
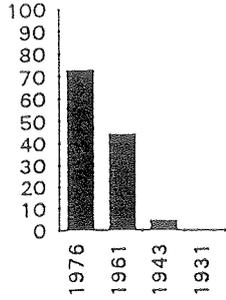
Stereocaulon

Nephrolepis

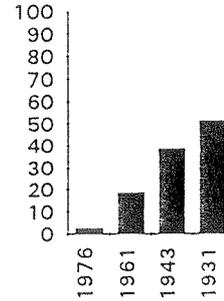
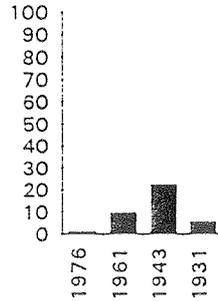
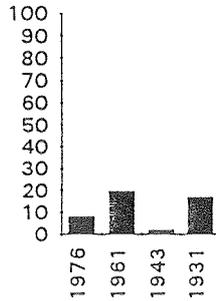
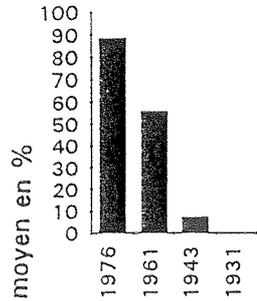
Blechnum

Machaerina

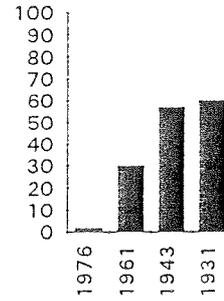
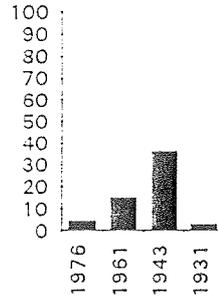
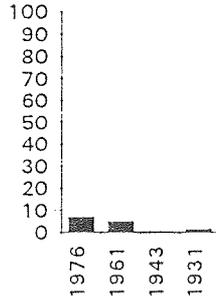
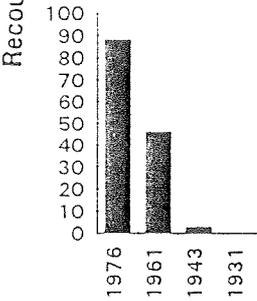
Altitude 0 - 200 m



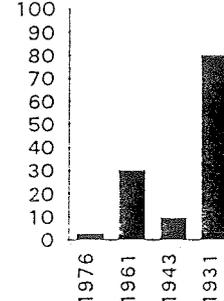
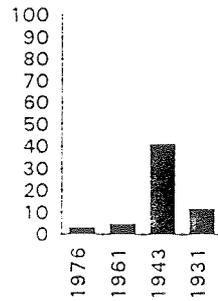
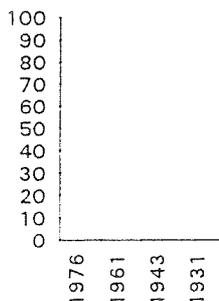
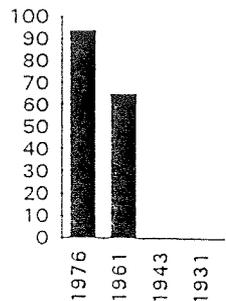
Altitude 200 - 400 m



Altitude 400 - 700 m



Altitude 700 - 1000 m



Date des coulées

Figure 5. Recouvrement moyen par quadrat pour chaque classe d'altitude et pour chaque coulée, des 4 espèces les plus abondantes : *Stereocaulon vulcani*, *Nephrolepis abrupta*, *Machaerina iridifolia*, *Blechnum tabulare*.

son recouvrement est très faible à basse altitude (moins de 1%) mais augmente nettement dès la classe d'altitude 200-400 m. Son recouvrement est maximum (41%) à 700-1000 m sur la coulée 1943. Cette dominance ne se maintient pas sur la coulée de 1931 où son recouvrement est inférieur à 10% quelle que soit la classe d'altitude considérée. Sur cette coulée, les plus grands individus de *Blechnum tabulare* ont apparemment atteint leur durée de vie maximum et subissent une forte mortalité.

De manière générale, le recouvrement de *Machaerina iridifolia* augmente avec l'âge des coulées : sur la coulée 1976, les individus de *M. iridifolia* sont épars et de petite taille (<0,5 m), sur les coulées plus anciennes, ils forment un couvert difficilement franchissable atteignant jusqu'à 2 m de hauteur. Ce couvert augmente avec l'altitude sauf sur la coulée 1943 où il est faible entre 700 et 1000 m d'altitude.

D'autres espèces ont un recouvrement important (>10%) dans quelques relevés. A basse altitude, sur un relevé de 1931, une graminée exotique *Stenotaphrum dimidiatum* atteint un recouvrement de 37,5 %. Entre 200 et 400 m d'altitude *Dicranopteris linearis* colonise les coulées avec un recouvrement moyen de 14% sur 1943 et 23% sur 1931. En altitude, la moitié du recouvrement de la végétation sur la coulée de 1943 est due à la présence de plusieurs espèces de mousses hygrophiles dont un *Sphagnum*.

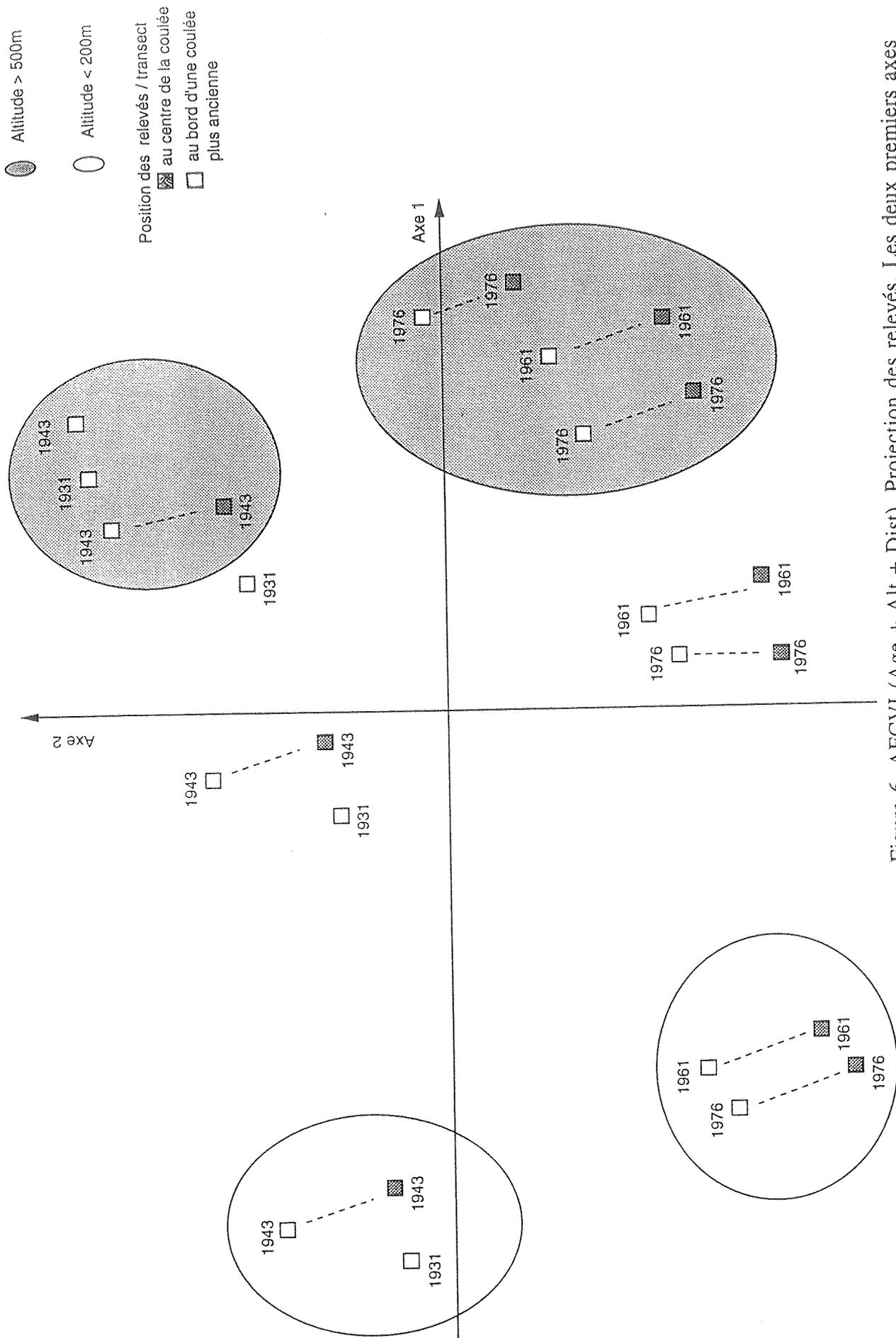


Figure 6. AFCVI (Age + Alt + Dist). Projection des relevés. Les deux premiers axes contribuent à 67% de l'inertie totale de l'analyse (AFC). L'altitude explique 82% de la variance de l'axe 1. L'axe 1 oppose les relevés de basse altitude à ceux d'altitude moyenne et élevée (> 500 m).

Répartition des espèces selon l'altitude et selon l'âge des coulées

Tableau 2 : Résultats de l'AFC normée et des différentes AFCVI.

Facteurs	Nb. variables	Trace	Valeurs propres	
			Axe 1	Axe 2
AFC	53	2,50	0,44	0,22
Age+Alt+Dist	11	0,81	0,37	0,17
Alt	4	0,49	0,36	0,08
Age	4	0,30	0,18	0,07
Age/Alt	4	0,28	0,17	0,06
Dist/Age+Alt	2	0,03	0,03	

Les deux premiers axes de l'ACC (Age + Altitude + Distance) contribuent à 67% de l'inertie totale de l'analyse (tableau 2); ils représentent, par ailleurs, 80% de l'inertie extraite par les deux premiers axes de l' AFC. Ces trois variables traduisent bien la répartition des espèces. L'altitude est la variable prépondérante : la valeur propre associée au premier axe de la CCA (Altitude) est voisine de celle de l'ACC réalisée avec les trois variables. L'axe 1 (Figure 6) oppose les relevés de basse altitude à ceux d'altitude moyenne et élevée (au-dessus de 500 m). Les relevés d'altitude moyenne et élevée ne sont pas nettement séparés sur le graphique. L'âge joue un rôle plus faible et paraît indépendant de l'altitude : la trace de l'ACC (Age/Altitude) est presque égale à celle de l'ACC (Age). L'âge explique bien l'axe 2 de l'ACC réalisée sur les trois variables dans laquelle l'opposition entre les deux coulées les plus jeunes et les deux plus anciennes est manifeste. Sur la figure 7, l'axe 1, dont nous avons noté la correspondance avec l'altitude, oppose 2 groupes d'une vingtaine d'espèces :

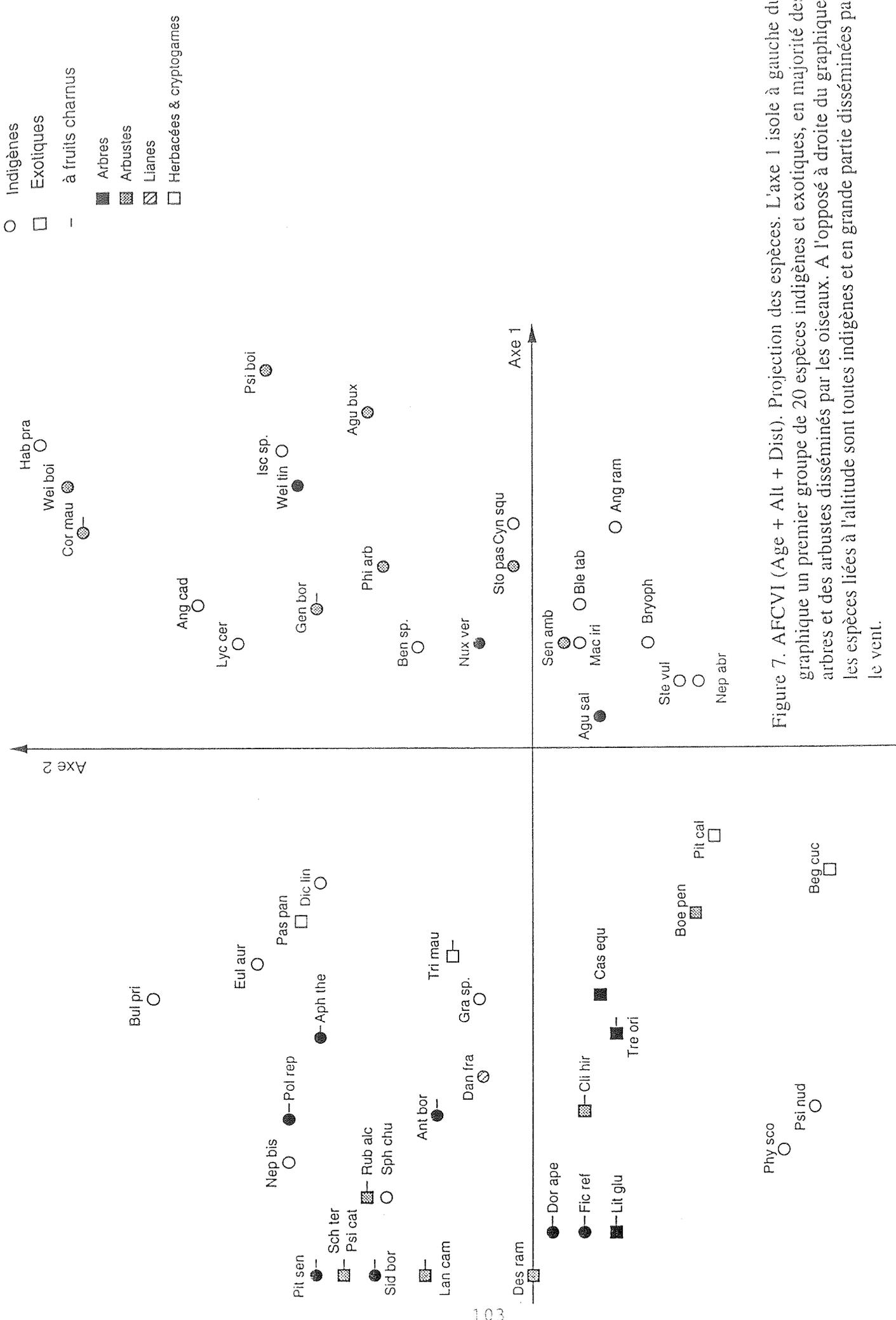


Figure 7. AFCVI (Age + Alt + Dist). Projection des espèces. L'axe 1 isole à gauche du graphique un premier groupe de 20 espèces indigènes et exotiques, en majorité de arbres et des arbustes disséminés par les oiseaux. A l'opposé à droite du graphique les espèces liées à l'altitude sont toutes indigènes et en grande partie disséminées par le vent.

A gauche du graphique, un premier groupe de 20 espèces liées aux relevés de basse altitude comporte une majorité d'arbres (7 espèces indigènes et 2 espèces introduites). Tous ces arbres produisent des fruits charnus potentiellement disséminés par les oiseaux.

Dans ce même groupe, la strate arbustive est exclusivement composée d'espèces introduites au nombre de 6, disséminées pour 5 d'entre elles par les oiseaux. Les 4 espèces appartenant à la strate herbacée sont des fougères indigènes. Une seule espèce lianescente apparaît : *Danais fragrans*, Rubiacée indigène anémochore.

A l'opposé à droite du graphique, les espèces liées à l'altitude sont toutes indigènes et la plupart disséminées par le vent. Les arbustes sont bien représentés dans ce groupe avec 6 anémochores dont 3 Composées, 2 Ericacées, 1 Cunoniacée (*Weinmannia boiviniana*) et 2 ornithochores (*Cordyline mauritiana*, *Geniostoma borbonicum*). Deux espèces d'arbres (*Weinmannia tinctoria*, *Nuxia verticillata*) s'y ajoutent. Elles sont anémochores et fréquentes dans tous les habitats de l'île. Parmi les 9 herbacées terrestres, 4 espèces d'orchidées sont représentées. Une orchidée épiphyte (*Angraecum cadetii*) vient compléter ce groupe.

L'axe 2 (Figure 7) oppose 26 espèces liées aux coulées 1943 ou 1931, dont 15 espèces ligneuses, arbres ou arbustes (en haut du graphique), à 6 espèces dont 5 herbacées liées aux coulées 1976 ou 1961 (en bas du graphique). Parmi les 6 espèces les plus liées aux coulées âgées selon l'axe 2 on observe 2 arbustes, *Weinmannia boiviniana*, *Cordyline mauritiana*, 2 herbacées terrestres *Habenaria praealta*, *Lycopodiella cernua* et 2 orchidées épiphytes, *Bulbophyllum prismaticum*, *Angraecum cadetii*. A l'extrême, en bas du graphique, on observe un *Begonia* exotique, 4 fougères (*Psilotum nudum*, *Pityrogramma calomelanos*, *Nephrolepis abrupta*, *Phymatodes scolopendria*), et *Boehmeria penduliflora*, Urticacée ligneuse exotique. Ces dernières espèces sont fréquentes comme pionnières sur les laves très récentes mais se maintiennent rarement sur les coulées plus anciennes. On constate l'absence d'arbres et d'arbustes (à l'exception de *B. penduliflora*) : ceux-ci peuvent être pionniers mais

Tableau 3. Présence - absence des espèces supplémentaires sur les coulées anciennes

Coulée 1600		Altitude 50 - 300 m			
Num. relevé		90	92	93	105
<i>Angraecum mauritianum</i>	Orchidaceae	X			
<i>Bertiera borbonica</i>	Rubiaceae	X			
<i>Boehmeria macrophylla</i>	Urticaceae			X	
<i>Bulbophyllum incurvum</i>	Orchidaceae	X			
<i>Calophyllum tacamahaca</i>	Clusiaceae				X
<i>Casearia coriacea</i>	Flacourtiaceae	X			X
<i>Chassalia corallioides</i>	Rubiaceae	X	X	X	
<i>Cnestis glabra</i>	Connaraceae				X
<i>Ctenitis sp.</i>	Aspidiaceae	X	X		
<i>Dracaena reflexa</i>	Liliaceae		X		
<i>Erythroxylum laurifolium</i>	Erythroxylaceae	X	X		
<i>Hyophorbe indica</i>	Arecaceae	X	X		
<i>Jumellea sp.</i>	Orchidaceae	X	X		
<i>Labourdonnaisia calophylloides</i>	Sapotaceae	X		X	X
<i>Memecylon confusum</i>	Melastomaceae				X
<i>Mussaenda arcuata</i>	Rubiaceae	X			
<i>Ocotea obtusata</i>	Lauraceae	X		X	X
<i>Ophioglossum pendulum</i>	Ophioglossaceae	X		X	
<i>Pandanus purpurascens</i>	Pandanaceae	X			X
<i>Pleopeltis excavata</i>	Polypodiaceae	X			
<i>Rubus rosifolius</i>	Rosaceae		X		
<i>Syzygium cymosum</i>	Myrtaceae		X	X	X
<i>Tabernaemontana mauritiana</i>	Apocynaceae	X			

Coulée (1850 à 1899)		Altitude 50-300 m		500-800 m	
Num. relevé		91/94/112	95	106	109
<i>Arnottia mauritiana</i>	Orchidaceae				X
<i>Blechnum attenuatum</i>	Blechnaceae		X		
<i>Chassalia corallioides</i>	Rubiaceae			X	
<i>Ctenopteris argyrata</i>	Grammitidaceae		X		
<i>Cyathea excelsa</i>	Cyatheaceae		X		
<i>Euodia obscura</i>	Rutaceae		X		
<i>Senecio penicillatus</i>	Asteraceae		X		
<i>Trichomanes meifolium</i>	Hymenophyllaceae		X		

leur cycle de vie leur permet de persister sur des substrats plus anciens et ils tendent à occuper le centre du graphique.

Bien que correspondant à une très faible inertie (Tableau 1), les effets de la variable distance sont décelables en projetant les états des trois variables sur l'ensemble des relevés (Figure 6). Pour une même coulée et une même altitude, 2 catégories de relevés se retrouvent dissociées : le ou les relevés situés à proximité d'une coulée plus ancienne se séparent de ceux qui en sont éloignés (relevés du centre de la coulée et relevés réalisés sur des coulées entourées de coulées plus jeunes.). Cette ségrégation se répète sans exception pour chaque classe d'altitude et chaque coulée.

Dans la caldeira, plusieurs îlots de végétation datant d'au moins une centaine d'années ont été épargnés par les coulées récentes. Ces zones particulières isolées par les champs de laves sont aussi fréquentes sur l'île d'Hawaii où elles sont communément appelées kipukas. 10 relevés complémentaires ont été effectués dans les kipukas situés en bordure des zones d'étude. Les difficultés d'accès ont limité l'échantillonnage à de petites surfaces (40 à 100 m²) qui permettent seulement de rendre compte de l'état de la végétation. Ces relevés concernent à basse altitude (100-200 m) 4 îlots d'au moins 4 siècles et 4 d'une centaine d'années complétés par 2 relevés à 700 m d'altitude. L'échantillonnage en bordure des coulées dans les 10 kipukas a permis de recenser 92 espèces sur une surface totale de 740 m². 30 de ces espèces sont absentes de la chronoséquence étudiée (Tableau 3) (1931 à 1976). Elles comprennent 11 herbacées dont 10 épiphytes et une terrestre exotique et 19 ligneux (9 arbres, 7 arbustes et 3 lianes) dont 15 à fruits charnus.

Les pentes qui ceinturent la caldeira sont constituées par un substrat basaltique plus ancien (4700 à 29 000 ans) recouvert par endroit par des coulées historiques. Ces coulées anciennes parfois peu altérées, supportent une végétation de type forêt tropicale humide sempervirente

Fréquence des types biologiques sur les coulées

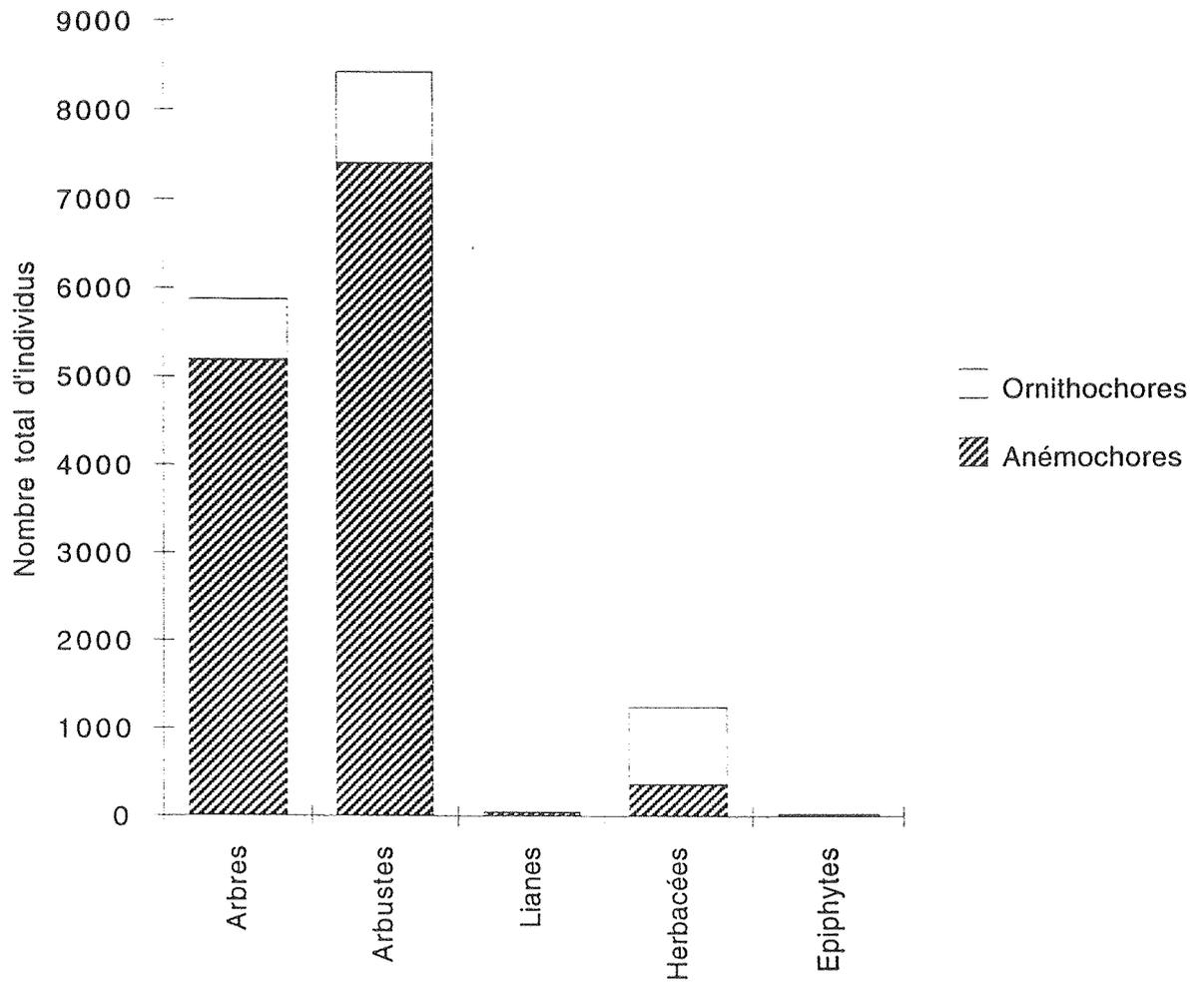


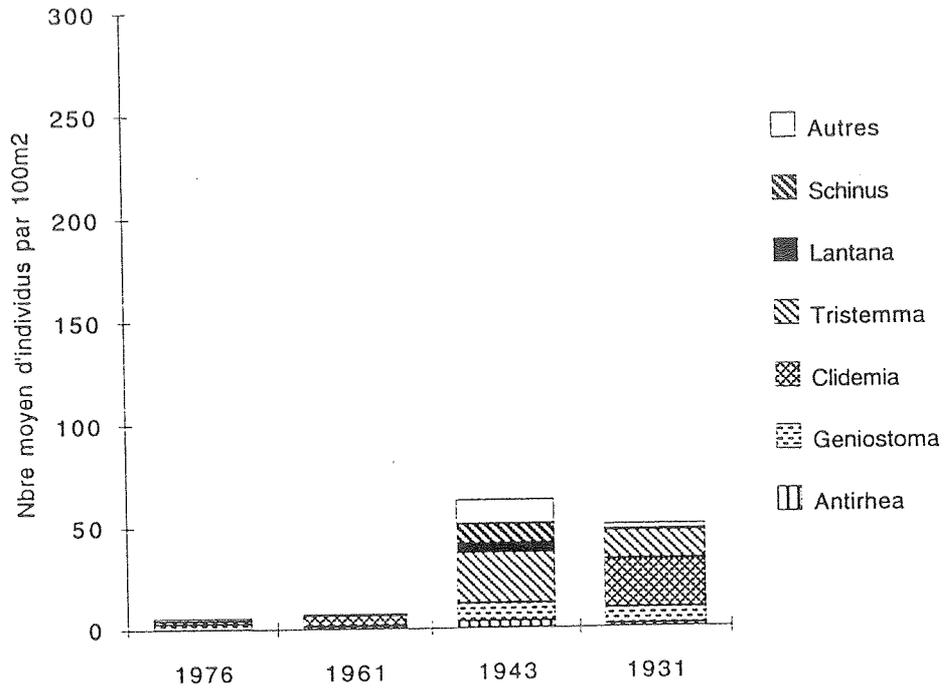
Figure 8. Distribution du nombre d'individus par type biologique (arbre, arbuste, liane, herbacée terrestre, herbacée épiphyte) pour les 89 relevés des 4 coulées (1976, 1961, 1943, 1931). Le nombre d'individus ornithochores et anémochores est présenté pour chaque type biologique.

beaucoup plus diversifiée que sur les coulées historiques de la caldeira. Les inventaires réalisés par Cadet et Figier (non publié) dans une de ces forêts à Marelongue entre 100 et 700 m d'altitude ont mis en évidence une richesse spécifique de 228 espèces de plantes vasculaires indigènes dont 80 espèces d'épiphytes, environ 50 espèces d'herbacées terrestres (Fougères et Orchidées) une quarantaine d'arbres et autant d'arbustes. Au niveau des arbres la même richesse spécifique a été obtenue dans une parcelle de 1 ha avec 41 espèces indigènes composant la canopée (Strasberg chapitre 2). Sur ces 41 espèces, 15 sont déjà présentes sur les 4 coulées récentes étudiées. Sur les 26 autres espèces absentes de la chronoséquence, 23 produisent des fruits charnus dont 11 ne peuvent être disséminés par la faune de vertébrés actuelle. Un inventaire récent entre 200 et 800 m d'altitude de la forêt du Tremblet, bordant le rempart sud de la caldeira comprend pratiquement la même richesse floristique que Marelongue, avec une richesse spécifique équivalente de 218 espèces de plantes vasculaires (Dupont 1990).

Densité des espèces par type biologique, mode de dissémination et origine (indigène vs introduite).

La figure 8 présente pour l'ensemble des 4 coulées étudiées la distribution du nombre d'individus par type biologique à l'exclusion des espèces étudiées en recouvrement. Les ligneux sont représentés par un beaucoup plus grand nombre d'individus que les herbacées sur l'ensemble des coulées étudiées. Parmi eux, les arbustes sont un peu plus fréquents que les arbres, les lianes étant très rares (3 pour 1000). Pour chaque type biologique est représentée la part des deux modes de dissémination les plus souvent observés : anémochorie ou ornithochorie. D'autres modes de dissémination (barochorie, épizoochorie) ont une fréquence quasiment nulle et concernent 2 légumineuses exotiques, ayant respectivement 2 et 9 individus.

Densité des ornithochores



Densité des anémochores

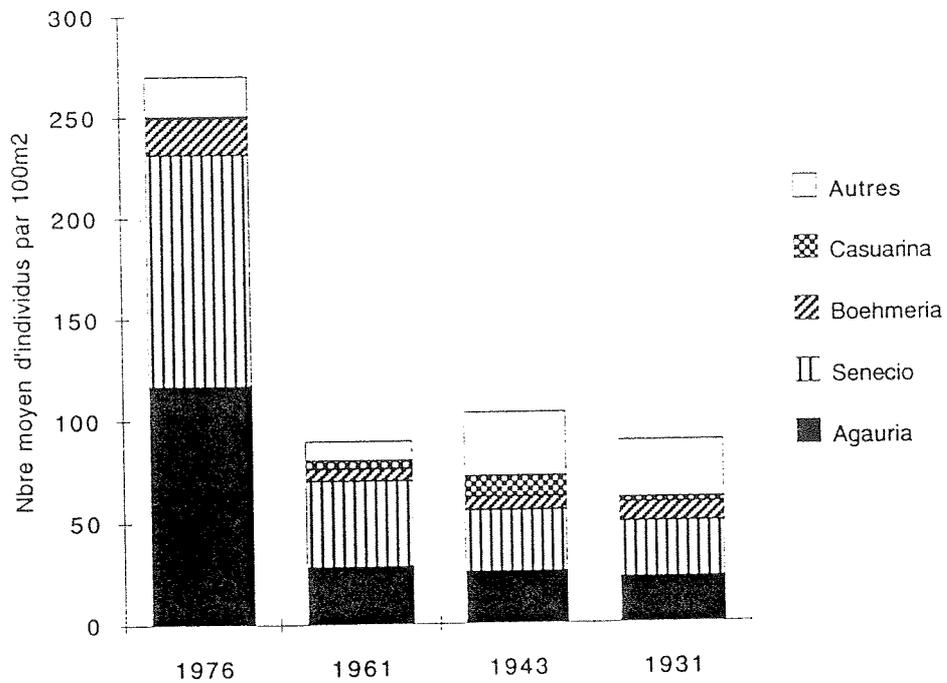


Figure 9. Densité d'individus par quadrat (100 m²) selon l'âge des coulées et pour chacun des deux modes de dissémination, ornithochorie et anémochorie. La part des espèces les plus abondantes sur chaque coulée est figurée sur les histogrammes.

La plupart des individus installés sur les coulées sont anémochores, ce mode de dissémination étant dominant chez les arbustes et les arbres. C'est aussi le mode exclusif de dissémination des herbacées épiphytes. A l'inverse, on dénombre beaucoup d'individus d'espèces ornithochores dans le groupe des herbacées terrestres. L'essentiel des individus à fruits charnus se répartit équitablement entre les herbacées et les arbustes. Leur effectif est moindre chez les arbres et n'est que de 2 individus dans le groupe des lianes.

Pour chacun des modes de dissémination (anémochorie-ornithochorie), la figure 9 permet de comparer la densité des individus sur les quatre coulées étudiées. Les espèces les plus abondantes figurent dans chaque histogramme.

Sur toute la chronoséquence, les espèces anémochores sont plus nombreuses que les ornithochores (66 espèces contre 28). Les anémochores atteignent une abondance de 13050 individus (83%) sur les 15639 individus dénombrés sur les 4 coulées. Dans ce groupe les plantes indigènes comprennent 53 espèces et contribuent à 89% de l'abondance des anémochores. La dominance de ce mode de dissémination sur les coulées est aussi très marquée au niveau de la densité des individus (Figure 9). Cette densité présente un pic maximum de plus de 250 individus par relevé de 100 m² sur la coulée la plus jeune 1976. Elle diminue de deux à trois fois sur les coulées 1961, 1943 et 1931.

Dans le cas des anémochores, quelques espèces ont toujours les densités les plus fortes. Il s'agit principalement de deux espèces indigènes : un arbre, *Agauria salicifolia* (Ericacée) et un arbuste, *Senecio ambavilla* (Composée). Deux espèces introduites (*Boehmeria penduliflora* et *Casuarina equisetifolia*) sont abondantes, mais leurs densités sont beaucoup plus faibles que celles des indigènes. La chute de densité des anémochores entre 1976 et 1961 est très marquée pour *S. ambavilla* et *A. salicifolia*, et moindre pour *B. penduliflora*. A l'opposé *C. equisetifolia*, très peu présent sur 1976 voit sa densité augmenter sur 1961 et surtout sur 1943; elle diminue ensuite sur 1931.

Tableau 4. Présence - absence des espèces herbacées indigènes sur les coulées étudiées

		1976	1961	1943	1931
HERBACEES TERRESTRES					
Phanérogames					
<i>Benthamia spiralis</i>	<i>Orchidaceae</i>	X	X	X	X
<i>Cynorkis squamosa</i>	<i>Orchidaceae</i>	X	X	X	
<i>Eulalia aurea</i>	<i>Poaceae</i>			X	
<i>Habenaria citrata</i>	<i>Orchidaceae</i>				X
<i>Habenaria praealta</i>	<i>Orchidaceae</i>			X	
<i>Ischaemum sp.</i>	<i>Poaceae</i>		X	X	X
<i>Machaerina iridifolia</i>	<i>Cyperaceae</i>	X	X	X	X
<i>Phajus tetragonus</i>	<i>Orchidaceae</i>			X	
<i>Poaceae sp.</i>	<i>Poaceae</i>		X		
<i>Satyrium rosellatum</i>	<i>Orchidaceae</i>				X
Ptéridophytes					
<i>Blechnum tabulare</i>	<i>Blechnaceae</i>	X	X	X	X
<i>Dicranopteris linearis</i>	<i>Gleicheniaceae</i>			X	X
<i>Lindsea ensifolia</i>	<i>Lindseaceae</i>			X	
<i>Lycopodiella cernua</i>	<i>Lycopodiaceae</i>			X	X
<i>Nephrolepis abrupta</i>	<i>Davalliaceae</i>	X	X	X	X
<i>Nephrolepis biserrata</i>	<i>Davalliaceae</i>			X	
<i>Ochropteris pallens</i>	<i>Pteridaceae</i>			X	
<i>Phymatodes scolopendria</i>	<i>Polypodiaceae</i>	X	X	X	
<i>Psilotum nudum</i>	<i>Psilotaceae</i>	X	X	X	
<i>Selaginella sp.</i>	<i>Selaginellaceae</i>			X	
<i>Sphenomeris chinensis</i>	<i>Lindseaceae</i>			X	X
Nbre d'espèces absentes de 1976-61					12
TOTAL ESPECES		7	9	18	10

Tableau 4 (suite). Présence - absence des espèces herbacées indigènes sur les coulées étudiées

	1976	1961	1943	1931
HERBACEES EPIPHYTES				
Phanérogames				
<i>Angraecum bracteosum</i>				X
<i>Angraecum cadetii</i>			X	X
<i>Angraecum costatum</i>			X	
<i>Angraecum pectinatum</i>			X	
<i>Angraecum ramosum</i>	X	X	X	X
<i>Angraecum striatum</i>			X	
<i>Bulbophyllum prismaticum</i>			X	X
<i>Bulbophyllum sp.</i>				X
<i>Bulbophyllum variegatum</i>			X	
Ptéridophytes				
<i>Elaphoglossum sp.</i>				X
<i>Grammitis obtusa</i>				X
<i>Humata repens</i>			X	
<i>Huperzia squarrosa</i>		X		
<i>Hymenophyllum inaequale</i>				X
<i>Xiphopteris serrulata</i>				X
Nbre d'espèces absentes de 1976-61				13
TOTAL ESPECES				
	1	2	8	9

Les 11 autres espèces ligneuses anémochores totalisent un nombre réduit d'individus dans le site d'étude. Contrairement aux espèces précédentes leurs populations sont majoritairement installées sur les coulées de 1943 et 1931 (Tableau 5).

Un autre groupe biologique représentant la moitié des espèces herbacées indigènes anémochores est limité aux coulées plus anciennes (Tableau 4) : il comprend exclusivement des orchidées et des fougères dont 13 espèces épiphytes mais aussi 12 espèces terrestres dont 4 espèces d'orchidées croissant habituellement dans le sous bois des forêts humides de l'île, comme *Habenaria citrata*, *H. praealta*, *Phajus tetragonus* et *Satyrium rosellatum*. Ces espèces apparaissent généralement dans un seul relevé avec un effectif faible (de 1 à 5 individus).

Les espèces ornithochores ont une densité qui augmente nettement en fonction de l'ancienneté des coulées; leur densité passe de moins de 10 individus/100m² sur 1976 et 1961, à plus de 50 individus/100 m² sur la coulée 1943. Cette forte densité est légèrement atténuée dans le cas de 1931.

A la différence des anémochores, les plantes introduites sont dominantes en densité dans le groupe des ornithochores. Elles représentent 83% du nombre total d'individus ornithochores recensé sur les 4 coulées alors qu'elles ne comptent que 11 espèces sur les 28 ornithochores. Il n'y a pas non plus une ou deux espèces nettement dominantes mais un groupe d'au moins 7 espèces qui contribuent fortement à la densité totale. D'une coulée à une autre, ce sont des espèces différentes qui ont la plus forte densité, en particulier dans le cas des espèces exotiques : *Psidium cattleianum*, *Schinus terebenthifolius* et *Lantana camara*, abondantes sur 1943, sont quasiment absentes des autres coulées. La plus forte densité sur 1931 est due à *Clidemia hirta*, abondante aussi sur 1961 mais absente de 1943 et 1976. Les espèces indigènes, bien qu'ayant des densités plus faibles (<10 individus/100 m²), sont présentes dans les 4 coulées, *Antirhea borbonica* a une densité maximale sur 1943, *Geniostoma borbonicum* plus abondant, est présent sur 1976 et se maintient sur 1961, 1943 et 1931.

Tableau 5. Présence - absence des espèces ligneuses sur les 4 coulées étudiées

1976 1961 1943 1931

ORNITHOCHORES		1976	1961	1943	1931
Indigènes					
<i>Anthirea borbonica</i>	Rubiaceae	X	X	X	X
<i>Aphloia theiformis</i>	Flacourtiaceae			X	X
<i>Cordyline mauritiana</i>	Liliaceae			X	X
<i>Doratoxylon apetalum</i>	Sapindaceae	X		X	X
<i>Ficus lateriflora</i>	Moraceae			X	
<i>Ficus mauritiana</i>	Moraceae			X	
<i>Ficus reflexa</i>	Moraceae	X	X	X	
<i>Ficus rubra</i>	Moraceae			X	
<i>Gaertnera vaginata</i>	Rubiaceae			X	
<i>Geniostoma borbonicum</i>	Loganiaceae	X	X	X	X
<i>Molinea alternifolia</i>	Sapindaceae			X	
<i>Piper pyrifolium</i>	Piperaceae			X	
<i>Pittosporum senacia</i>	Pittosporaceae			X	
<i>Polyscias repanda</i>	Araliaceae			X	
<i>Scaevola taccada</i>	Goodeniaceae			X	
<i>Sideroxylon borbonicum</i>	Sapotaceae			X	
<i>Smilax anceps</i>	Liliaceae			X	
TOTAL ESPECES		4	3	17	5
Exotiques					
<i>Ardisia crenata</i>	Myrsinaceae			X	
<i>Clidemia hirta</i>	Melastomaceae		X	X	X
<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae		X	X	X
<i>Litsea glutinosa</i>	Lauraceae	X	X	X	X
<i>Premna corymbosa</i>	Verbenaceae		X		
<i>Psidium cattleianum</i>	Myrtaceae			X	X
<i>Rubus alceifolius</i>	Rosaceae			X	X
<i>Schinus terebenthifolius</i>	Anacardiaceae			X	X
<i>Syzygium cumini</i>	Myrtaceae			X	
<i>Trema orientalis</i>	Ulmaceae	X		X	X
TOTAL ESPECES		2	4	9	7

Tableau 5 (suite). Présence - absence des espèces ligneuses sur les 4 coulées étudiées

		1976	1961	1943	1931
ANEMOCHORES					
Indigènes					
<i>Agauria buxifolia</i>	<i>Ericaceae</i>	X		X	
<i>Agauria salicifolia</i>	<i>Ericaceae</i>	X	X	X	X
<i>Cyathea borbonica</i>	<i>Cyatheaceae</i>			X	
<i>Danais fragrans</i>	<i>Rubiaceae</i>	X	X	X	
<i>Forgesia racemosa</i>	<i>Escalloniaceae</i>				X
<i>Helichrysum heliotropifolium</i>	<i>Asteraceae</i>			X	
<i>Hypericum lanceolatum</i>	<i>Clusiaceae</i>				X
<i>Nuxia verticillata</i>	<i>Loganiaceae</i>	X	X	X	X
<i>Philippia arborescens</i>	<i>Ericaceae</i>	X	X	X	X
<i>Phyllanthus phillyreifolius</i>	<i>Euphorbiaceae</i>			X	X
<i>Psiadia boivini</i>	<i>Asteraceae</i>	X	X	X	
<i>Senecio ambavilla</i>	<i>Asteraceae</i>	X	X	X	X
<i>Stoebe passerinoides</i>	<i>Asteraceae</i>	X	X	X	X
<i>Weinmannia boiviniana</i>	<i>Cunoniaceae</i>			X	X
<i>Weinmannia tinctoria</i>	<i>Cunoniaceae</i>	X		X	X
TOTAL ESPECES		9	7	13	10
Exotiques					
<i>Boehmeria penduliflora</i>	<i>Urticaceae</i>	X	X	X	X
<i>Casuarina equisetifolia</i>	<i>Casuarinaceae</i>	X	X	X	X
<i>Desmodium ramosissimum</i>	<i>Fabaceae</i>		X	X	X
<i>Macrotyloma axillare</i>	<i>Fabaceae</i>		X		
TOTAL ESPECES		2	4	3	3

Alors que le nombre d'individus par quadrat diminue sensiblement avec l'âge de la coulée (surtout entre 1976 et les autres années), le nombre d'espèces augmente nettement lorsqu'on passe des deux coulées les plus jeunes aux deux coulées les plus anciennes. Les ligneux, qui sont largement dominants en densité d'individus par quadrat, représentent pratiquement la moitié du nombre total d'espèces (47) (Annexe 1). Leur richesse spécifique (Tableau 5) atteint 17 à 18 espèces sur les coulées récentes 1976 et 1861 puis augmente fortement à partir de la coulée 1943 qui comprend 42 espèces. La richesse spécifique sur la coulée 1931 échantillonnée seulement dans 10 quadrats, n'est pas prise en compte. L'augmentation du nombre d'espèces avec l'âge est surtout marquée pour les ligneux indigènes à fruits charnus qui passent de 3 à 17 espèces entre 1961 et 1943.

Fréquence des classes de taille d'*Agauria salicifolia* par coulée (Figure 10)

La densité de plantules d'*Agauria salicifolia* (individus de hauteur inférieure à 0.25 m) chute brutalement entre 1976 et 1961 et devient nulle à partir de 1931. Celle des plantes de 0.25 à 1 m de hauteur diminue plus progressivement. Les individus de cette taille disparaissent après 1931. Sur 1976, l'installation dense de jeunes individus dépend de la dissémination des graines à partir des adultes situés sur les coulées adjacentes. Mais déjà sur ce substrat de 14 ans, certains individus d'*Agauria* fructifient. On peut supposer que les plantules observées sur 1961 et 1943 sont d'installation récente et que les individus plus grands sont issus du stock initial de plantules présent antérieurement à des densités équivalentes de celles de la coulée 1976. Cependant il est difficile de relier chronologiquement les changements de densité des cohortes entre ces différentes coulées sans observation directe et sans expérimentation.

Sur les substrats de plus 100 ans les individus de plus de 4 m deviennent dominants avec en moindre proportion des arbres de 1 à 4 m.

Agauria salicifolia

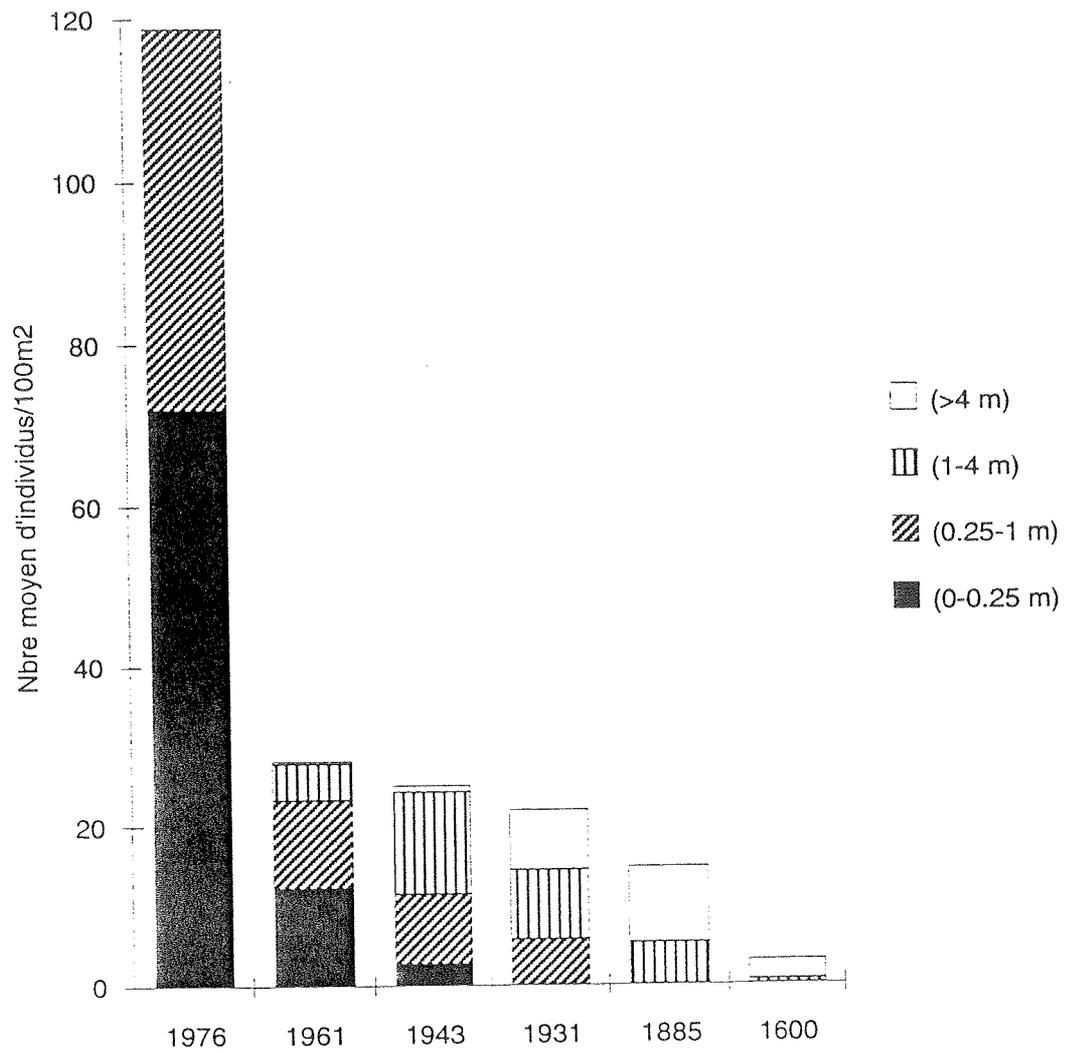


Figure 10. Variation selon l'âge des coulées, des densités d'*Agauria salicifolia* par classe de hauteur. Les coulées anciennes >1800 , correspondent à l'échantillonnage réalisé dans les îlots de végétation en bordure des coulées et en dehors de la caldéra.

DISCUSSION

L'installation sur les coulées et le patron général de succession.

Le lichen et les mousses sont incontestablement les premiers colonisateurs des coulées très récentes. Après seulement 4 années comme sur la coulée 1986, leur recouvrement peut atteindre entre 50 et 100% si la pluviométrie est élevée (4-6 m/an). Les fougères et quelques espèces de phanérogames à dissémination anémochore s'installent rapidement en utilisant de manière privilégiée les fissures. C'est notamment le cas de plusieurs espèces ligneuses comme *Agauria salicifolia* (Ericacée), *Senecio ambavilla* ou *Stoebe passerinoides* (Composées). A ces premiers stades entre 4 et 14 ans, ces types biologiques différents (fougères, arbres, arbustes) arrivent en même temps et massivement sur les coulées de laves récentes qui ne sont pas encore totalement recouvertes par les lichens et les mousses. Il ne se dégage pas nettement de processus de succession au niveau de la composition des espèces.

Alors que les modèles conventionnels de la succession (Drury and Nisbet 1973) et certaines études sur coulées basaltiques (Robyns 1932, Léonard 1959, Sastre et Fiard 1986) relatent une arrivée tardive des ligneux faisant suite à l'installation massive des herbacées, on assiste ici à une dominance de certaines espèces ligneuses dès les premiers stades de colonisation. L'installation pionnière des ligneux sur les coulées à La Réunion correspond assez bien aux patrons de succession primaire discutés par Grubb (1987) qui relie le type de substrat à la biologie des espèces pionnières. Ce dernier met en évidence que les substrats rocheux, limitants en eau et en éléments nutritifs, favorisent nettement les espèces colonisatrices à long cycle de vie. Par ailleurs, Grubb (1986) fournit plusieurs exemples de la prédominance des arbres aux premiers stades de la succession primaire dans des régions du monde à forte pluviométrie comme en Nouvelle-Zélande où les éboulis sont colonisés par *Metrosideros*

umbellata et *Weinmannia racemosa*. Ce dernier genre comporte aussi deux espèces d'arbre, pionnières sur les coulées étudiées.

La colonisation rapide et massive des coulées du Grand Brûlé par les ligneux anémochores est comparable à la succession volcanique sur l'île d'Hawaii sur des coulées géologiquement similaires et dans des conditions climatiques équivalentes. Sur le versant Est du Mauna Loa, les premiers stades successionnels se caractérisent par l'apparition du lichen *Stereocaulon vulcani* après 4 ans, suivie rapidement par l'installation de *Metrosideros polymorpha* (Myrtacée), arbre pionnier endémique (Mueller-Dombois 1987). Les graines de *Metrosideros polymorpha* (similaires à celles d'*A. salicifolia*) sont largement disséminées par le vent et peuvent s'installer sur des coulées de moins de 20 ans (Drake 1992). A 1200 m d'altitude, *M. polymorpha* atteint un maximum de 25 000 plantules/ha sur une coulée de 137 ans et maintient une densité de plus de 3000 plantules/ha sur une coulée de 400 ans (Drake and Mueller-Dombois 1993). A partir d'une coulée récente, la forêt tropicale humide à Hawaii se développe jusqu'à un stade plus ou moins en équilibre au bout de 400 ans et demeure dominée par *Metrosideros polymorpha* avec une forte densité de fougères arborescentes (genre *Cibotium*) en sous-bois (Atkinson 1970, Drake and Mueller-Dombois 1993).

Par contre, lors du développement de la végétation sur les coulées à La Réunion, les ligneux pionniers anémochores ne demeurent pas les espèces dominantes comme dans les habitats similaires à Hawaii et leur densité de plantules devient nulle sur les coulées de plus de 50 ans. Les plantes zoochores, essentiellement des arbres et arbustes disséminés par les oiseaux, arrivent tardivement dans la succession étudiée et augmentent en densité à partir de la coulée de 47 ans. Cette augmentation est beaucoup plus rapide pour les espèces introduites. Les conditions de milieu des coulées plus récentes (1976 et 1961) semblent limiter fortement l'installation des plantes à fruits charnus non seulement dans le cas des espèces indigènes mais aussi des espèces introduites. Plusieurs études de succession sur les coulées volcaniques dans d'autres régions ont déjà montré l'importance de l'anémochorie

dans la première étape d'installation des pionnières puis l'arrivée ultérieure des plantes zoochores disséminées par la faune (Lebrun 1959, Keay 1951, Huttel 1992). En plus des ligneux ornithochores, un groupe d'espèces herbacées indigènes apparaît aussi tardivement sur les coulées étudiées et généralement avec un effectif faible. Ce sont presque exclusivement des orchidées et des fougères dont la majorité sont épiphytes et colonisent les troncs des premiers arbres ou arbustes installés.

La succession primaire analysée sur un pas de temps court présente une richesse spécifique importante pour un substrat neuf et pour une situation insulaire. Malgré l'âge très jeune des coulées étudiées (maximum 59 ans), la richesse spécifique atteint 96 espèces dans l'échantillonnage réalisé (surface cumulée <1ha). Les ligneux qui représentent la moitié du nombre total d'espèces jouent encore là un rôle important dans la communauté végétale des coulées volcaniques. La richesse spécifique des ligneux atteint 17 à 18 espèces sur les coulées récentes de 14 et 29 ans puis augmente fortement à partir de la coulée de 47 ans qui en comprend 42. Cette augmentation du nombre d'espèces est surtout marquée pour les ligneux indigènes à fruits charnus qui passent de 3 à 17 espèces.

Alors qu'à Hawaii les forêts humides à maturité sont dominées par une espèce d'arbre, à La Réunion les forêts tropicales humides de basse altitude sur des coulées de 4 siècles comportent en moyenne 40 espèces d'arbres et atteignent une richesse totale de plus de 200 espèces dont 80 épiphytes. Dans la zone d'étude, quand l'âge des coulées volcaniques augmente, les communautés végétales deviennent non seulement plus riches en nombre d'espèces mais aussi plus complexes au niveau de leur structure. Cette dernière se caractérise notamment par une strate dominante de faible hauteur (10-15 m) comprenant une majorité d'espèces à fruits charnus. Au moins 11 de ces espèces ne peuvent être disséminées par la faune de vertébrés actuelle. La dissémination peut constituer un facteur limitant dans la recolonisation des coulées par les espèces "tardives" de la succession. De plus, dans la chronoséquence étudiée les ligneux à fruits charnus augmentant en densité avec l'âge des

coulées sont largement dominés par les espèces exotiques. Il est alors peu probable que les communautés végétales indigènes à basse altitude puissent désormais se reconstituer après les perturbations volcaniques.

Les interactions entre espèces, les modifications du milieu et la succession.

La prédominance des facteurs physiques dans le site étudié pourrait laisser croire que les populations de plantes se juxtaposent spatialement et se succèdent de manière indépendante. Aucune plante vasculaire ne colonise massivement des coulées dénudées sans lichen en surface. La composition chimique initiale du basalte à La Réunion varie peu d'une coulée à une autre et présente une grande richesse en minéraux. Par exemple sur 1976, elle est approximativement de 47% SiO₂, 15% Al₂O₃, 11% Fe₂O₃-FeO, 7% MgO, 12% CaO, 3% Na₂O (Bachelery 1981). Cette composition chimique est très proche de celle des coulées d'Hawaii (Vitousek *et al.* 1992) ou des Galapagos (Huttel 1992). Comme dans toutes les successions primaires l'azote est la principale ressource limitante du sol alors que les autres éléments sont relativement abondants (Tilman 1986). A La Réunion, aucune espèce indigène fixatrice d'azote n'intervient dans les premiers stades de la succession primaire, particularité aussi mentionnée à Hawaii (Vitousek & Walker, 1989). Il serait intéressant de savoir si l'azote, élément manquant, peut être apporté par les algues bleues symbiotiques du lichen *Stereocaulon vulcani*. Le développement de la strate bryolichenique en surface permet en tout cas un début d'altération du basalte et une accumulation de particules minérales et organiques dans les fissures (obs. pers.).

Cet ensemble d'interactions lichen-substrat ne peut que favoriser la croissance des premières plantes installées et améliorer les conditions d'installation des nouvelles plantules. D'autre part la couverture de lichen réduit la part de rayonnement absorbé par la surface de la coulée, régulant la température du substrat.

Même si les modifications du milieu par le lichen ne conditionnent pas l'installation des premières plantes vasculaires, elles accélèrent la vitesse de succession en augmentant le nombre de sites favorables à l'installation et en fournissant les premiers éléments nutritifs. Il serait intéressant de savoir si un début de sol apparaît dans les interstices de la lave et à partir de quel âge de coulée. Il est possible que la plupart des plantes vasculaires s'installent seulement après la formation de ces micro-zones d'accumulation de matières organiques et minérales. Mais avant de voir dans ces zones l'édification d'un sol, l'observation de ces fissures montre que ce sont les rares sites où l'eau circule plus lentement et peut être disponible pour les végétaux en particulier les plantules en phase de développement.

La plupart des plantes zoochores (26 espèces), arrivent tardivement dans la succession étudiée et augmentent en densité à partir de la coulée 1943. Les conditions de milieu des coulées récentes 1976 et 1961 semblent limiter fortement l'installation des plantes à fruits charnus non seulement dans le cas des espèces indigènes mais aussi des espèces introduites. Des plantules ont été plusieurs fois observées sur la coulée 1976 mais elles meurent souvent rapidement après des périodes de sécheresse (obs. pers.). L'installation des ornithochores montre une très forte hétérogénéité spatiale qui se traduit par une concentration des jeunes arbres ou arbustes à fruits charnus au pied des arbres anémochores déjà développés comme *Agauria salicifolia* ou *Casuarina equisetifolia*. Ces premiers grands arbres émergeant au milieu des coulées (1961 à 1931) servent de perchoirs aux oiseaux disséminateurs (obs. pers.) qui ont à traverser ces habitats ouverts. Ce patron se retrouve aussi sur des coulées très récentes (4 ans), sous des arbres morts calcinés par la coulée ou encore au pied de monticules dûs au micro-relief de la lave.

Cet effet perchoir déjà documenté dans d'autres situations (Debussche *et al.* 1982, 1985) n'est pas le seul facteur expliquant la distribution hétérogène des ornithochores. Ces sites d'installation présentent un environnement différent du reste de la coulée : ombrage (des

arbres adultes), accumulation d'éléments fins, humidité plus grande, fixation d'azote par *Frankia* dans les racines de *Casuarina equisetifolia* (Schwintzer and Tjepkema 1990). De plus, certains de ces sites semblent aussi montrer une plus forte densité d'autres plantes non ornithochores. L'échelle de l'étude ne permet pas de hiérarchiser plus précisément ces effets d'agrégation spatiale. Sur les coulées basaltiques de plusieurs îles des Galapagos, où les contraintes hydriques sont très prononcées, Huttel (1992) décrit une telle hétérogénéité avec une installation par tache dans les zones plus exposées aux vents humides.

Même si la fréquence des espèces anémochores "tardives" comme les épiphytes est très faible, leur installation est nettement liée au développement de la première strate arborescente par *Agauria salicifolia* en particulier sur les coulées 1931 ou 1943. Sur ces dernières coulées, en altitude, la fougère *Blechnum tabulare* qui peut atteindre une taille adulte importante (> 10 cm de diamètre à 1,3 m) permet aussi l'installation en épiphytes de plusieurs espèces d'orchidées mais aussi de plantules d'arbres ou d'arbustes anémochores comme *Weinmannia tinctoria*, *Stoebe passerinoides* qui se développent sur les stipes (sur 8 relevés 1943-1931 à 700 m, 40 individus épiphytes recensés de 7 espèces, sur différents stipes).

Les plantes anémochores sont dominantes en nombre d'espèces présentes mais aussi en densité d'individus sur les coulées du Piton de la Fournaise. Ce fait est dû à l'abondance des ligneux comme *Agauria salicifolia*, *Senecio ambavilla*, et *Stoebe passerinoides*. Néanmoins l'installation de ces espèces n'est pas continue au long de la succession mais concerne la courte période des premiers stades de colonisation des coulées récentes comme 1976-1961. Cette courte fenêtre de régénération (Johnstone 1986) des espèces indigènes dominantes s'observe aussi chez l'espèce introduite *Boehmeria penduliflora* qui produit avec la même abondance, le même type de graines qu'*Agauria salicifolia* (poids de 100 graines de l'ordre du mg).

Au cours de la succession, la forte augmentation du recouvrement par les fougères et une Cypéracée aboutit à une saturation des sites d'installation potentiels des ligneux pionniers (c.a.d. les interstices entre les blocs de lave). Seuls les arbres et arbustes installés suffisamment tôt et émergeant de la strate herbacée se maintiennent sur les coulées les plus âgées (1943, 1931). Cependant, quelques plantules parviennent à s'installer en épiphytes sur les stipes de *Blechnum tabulare*, comme il a été signalé précédemment. La chute de densité des ligneux anémochores et l'arrêt du recrutement peuvent aussi s'expliquer par des relations de compétition avec les espèces herbacées à croissance rapide comme *Nephrolepis abrupta* ou *Machaerina iridifolia*.

Déterminisme des facteurs abiotiques

L'ordination des espèces et des relevés montre une structuration des communautés pionnières selon le facteur altitude et secondairement selon l'âge des coulées. Les arbres pionniers à basse altitude se raréfient très vite sur le gradient d'altitude. Ce sont des arbustes indigènes, en particulier des Composées, qui s'installent massivement sur les coulées en altitude ainsi que des espèces habituellement épiphytes; plusieurs espèces de mousses dont des sphaignes apparaissent au sol ou à la base des arbustes. Sur les sols beaucoup plus anciens, dans le reste de l'île, la limite altitudinale entre ces deux communautés végétales se situe environ à 1000 m (Cadet 1977) alors que sur les coulées dans la caldeira ces mêmes groupes d'espèces changent à partir de 400 m. Ce glissement à plus basse altitude des communautés végétales caractéristiques des forêts de montagne met en évidence l'importance des perturbations à grande échelle dans la structuration des communautés végétales de l'île. Les niveaux de perturbation ont été peu pris en compte par les précédents travaux phytosociologiques où l'accent a été mis sur la prédominance des facteurs climatiques (Rivals 1952, Cadet 1977).

L'effet important de l'altitude laisserait supposer que des changements de composition et d'abondance des espèces surviennent à plus haute altitude, au delà de 1000 m. Les relevés réalisés ponctuellement dans la même caldeira à 1900 m d'altitude ainsi qu'un survol en hélicoptère n'ont montré aucune différence avec les communautés recensées entre 400 et 1000 m.

Le facteur altitude influence la composition floristique des communautés sur les coulées mais agit aussi sur la vitesse de colonisation. Cet effet est observable dès les premiers stades. La vitesse d'installation du lichen semble liée indirectement à l'altitude. En effet sur les coulées plus récentes que 1976, comme 1986, où il représente la seule espèce pionnière, il atteint déjà un recouvrement de 100% entre 700 et 1000 m d'altitude et forme un tapis de plusieurs cm de hauteur, alors qu'à plus basse altitude il forme quelques taches éparses sur les blocs de basalte et atteint seulement quelques mm d'épaisseur. A moyenne altitude (600 m) le lichen couvre toute la surface de la coulée 1981.

Les variations d'altitude dans la zone d'étude induisent des changements marqués des conditions climatiques, en particulier, le régime de précipitations. En altitude par exemple, la colonisation rapide du lichen, l'installation massive des épiphytes sur les blocs de lave sont probablement liées aux précipitations élevées du site mais aussi à l'enneigement important qui diminue la demande évaporative. L'effet des précipitations sur la vitesse de colonisation des lichens a été montré sur d'autres coulées volcaniques, à Hawaii (Skottsberg 1941, Jackson 1971), aux Galapagos (Huttel 1992), ou au Zaïre (Lebrun 1959).

A l'échelle de l'île, Cadet (1977) a aussi souligné le rôle prédominant du facteur température dans la répartition géographique des différentes communautés végétales. Sur les coulées, ce facteur semble expliquer la distribution d'espèces limitées à basse altitude comme *Nephrolepis abrupta*, *Dicranopteris linearis*. Le développement des mousses comme les sphaignes en altitude peut dépendre des conditions d'humidité mais aussi de la température.

Il est aussi probable que dans la chronoséquence étudiée les effets indirects du climat modifient l'altération des laves et les cycles nutritifs.

A l'échelle de l'ensemble des coulées récentes du grand Brûlé l'effet du type de lave scoriacé ou cordé n'apparaît pas comme un facteur prépondérant dans la composition des espèces ou la vitesse de colonisation. Peu de coulées sont en fait nettement cordées, elles sont souvent mixtes comme 1943 ou 1976. A Hawaï certains auteurs n'ont pas observé de différence entre les coulées a'a ou pahoehoe (Doty 1967), alors que d'autres travaux ont mentionné une colonisation du lichen plus rapide sur les laves scoriacées (Skottsberg 1941, Jackson 1971). Les effets du substrat a'a ou pahoehoe sont probablement estompés par la fréquence et l'importance des précipitations dans la région du Grand Brûlé à La Réunion. Néanmoins dans la zone d'étude, la vitesse de colonisation d'une espèce de fougère semble supérieure sur les coulées a'a. *Nephrolepis abrupta* forme un couvert plus dense sur les coulées 1931 et 1961 nettement scoriacées (a'a). Cette fougère se propage essentiellement par des rhizomes sur plusieurs mètres de longueur. La structure en blocs des coulées scoriacées permet probablement un développement rapide des rhizomes de *Nephrolepis abrupta*.

La chronoséquence étudiée ne contient pas de coulée de même âge, différentes par la nature du substrat et ne permet donc pas de réellement tester cet effet. Cependant à une échelle plus fine, sur la coulée 1977 à l'extérieur de la caldeira, l'état de fissuration des laves semble jouer un rôle au niveau de la composition floristique de la végétation (Chevènement 1990).

Les effets liés aux perturbations humaines: l'installation des plantes exotiques à basse altitude.

La répartition spatiale des plantes à fruits charnus est loin d'être régulière dans la chronoséquence. Elles sont nettement limitées à basse altitude en abondance et en nombre d'espèces. Les exotiques montrent en particulier une stochasticité dans leur distribution sur

les coulées (chaque coulée a une espèce différente très dominante). La présence à proximité des coulées récentes de zones perturbées par l'homme et fortement envahies par les plantes exotiques peut contribuer à cette répartition spatiale des plantes à fruits charnus (Macdonald 1991). C'est le cas de la végétation en bordure de la route traversant le Grand Brûlé et de plusieurs îlots forestiers, anciennement cultivés, qui constituent des sources de semenciers.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ATKINSON, I. A. E. 1970. Successional trends in the coastal and lowland forest of Mauna Loa and Kilauea volcanoes, Hawaii. *Pacif. Sci. Hawaii*, 24: 387-400.
- BACHELERY, P. 1981. Le Piton de La fournaise (Ile de La Réunion), Etude Volcanologique, Structurale et Pétrologique. Thèse 3ème cycle, Université de Clermont-Ferrand.
- BIOMECO version 3.9. Software of statistical ecology for PC. LEBRETON J.D., ROUX M., BANCO G & Reboulet A.M., CEFÉ/CNRS, Montpellier, France.
- BORY DE SAINT-VINCENT, J.B. 1804. Voyage dans les quatre principales îles des mers australes d'Afrique, Paris, an XIII, 3 volumes.
- CADET, T. 1977. La végétation de l'île de La Réunion : Etude Phytoécologique et Phytosociologique. Thèse de Doctorat, Université d'Aix-Marseille, France.
- CHEssel, D., LEBRETON, J.D. et YOCCOZ, N. 1987. Propriétés de l'analyse canonique des correspondances; une illustration en hydrobiologie. *Revue de statistique appliquée* XXXV: 55-72.
- CHEVENNEMENT, R. 1990. La colonisation végétale d'un champ de lave de La Réunion. *C. R. Soc. Biogéogr.* 66(2): 47-63.
- DEBUSSCHE, M., J. ESCARRE, and LEPART, J. 1982. Ornithochory and plant succession in Mediterranean abandoned orchards. *Vegetatio* 48: 255-266.
- DEBUSSCHE, M., J. LEPART, et MOLINA, J.. 1985. La dissémination des plantes à fruits charnus par les oiseaux : rôle de la structure de la végétation et impact sur la succession en région méditerranéenne. *Acta Oecologica, OÉcol. Gener.*, 6(1): 65-80.
- DOTY, M.S. 1967. Contrast between the pioneer populating process on land and shore. *Bulletin of the Southern California Academy of Science* 66: 175-194.
- DRAKE, D. R. 1992. Seed dispersal of *Metrosideros polymorpha* (Myrtaceae): a pioneer tree of Hawaiian lava flows. *American Journal of Botany* 79: 1224-1228.

- DRAKE, D. R., and MUELLER-DOMBOIS, D. 1993. Population development of rain forest trees on a chronosequence of Hawaiian lava flows. *Ecology* 74(4): 1012-1019.
- DRURY, W. H., and NISBET, I. C. T. 1973. Succession. *Journal of the Arnold Arboretum* 54: 331-368.
- DUPONT, J. 1990. Forêt du Tremblet, Commune de Saint-Philippe. Inventaire de Zones Naturelles d'Intérêts écologique, Faunistique, Floristique. Ministère de l'Environnement - Secrétariat Faune-Flore. La Réunion.
- GRUBB, P. J. 1986. The ecology of establishment. - In: BRADSHAW, A.D., D.A. GOODE AND THORP, E. (eds.), *Ecology and design in landscape*. British Ecological Society, Symposium Vol. No. 24. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- GRUBB, P. J. 1987. Some generalizing ideas about colonization and succession in green plants and fungi. - In: GRAY A.J., M.J. CRAWLEY AND EDWARDS, P.J.(eds.), *Colonization, succession and stability*. British Ecological Society, Symposium Vol. No. 26. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- HALPERN, C. B. 1988. Early successional pathways and the resistance and resilience of forest communities. *Ecology* 69(6): 1703-1715.
- HALPERN, C. B. 1989. Early successional patterns of forest species : interactions of life history traits and disturbance. *Ecology* 70(3):704-720.
- HALPERN, C. B., P. M. FRENZEN, J. E. MEANS, and FRANKLIN, J. F. 1990. Plant succession in areas of scorched and blown-down forest after the 1980 eruption of Mount St. Helens, Washington. *J. of Veget. Science* 1: 181-194.
- HUTTEL, C. 1992. *Vegetacion en coladas de lava*. Vol. 1 ORSTOM, Fundacion Charles Darwin para las islas Galapagos, Quito.
- JACKSON, T.A. 1971. A study of the ecology of pioneer lichens, mosses and algae on recent Hawaiian lava flows. *Pacif. Sci. Hawaii*, 25(1) : 22-32.
- JOHNSTONE, I. M. 1986. Plant invasion windows: a time-based classification of invasion potential. *Biol. Rev.* 61: 369-394.

- KEAY, R. W. J. 1959. Lowland vegetation on the 1922 lava flow, Cameroons Mountain, J. Ecol. 47: 25-29.
- LACROIX, A. 1936. Le volcan actif de l'île de La Réunion et ses produits. Gauthier-Villars, Paris.
- LEBRETON, J.D., CHESSEL, D., RICARDOT-COULET, M. et YOCCOZ, N. 1988. L'analyse des relations espèces milieu par l'Analyse Canonique des Correspondances. II. Variables de milieu qualitatives. *Acta oecologica, Oecologia generalis* 9: 137-151.
- LEBRETON, J.D., SABATIER, R., BANCO, G. and BACOU, A.M. 1991. Principal component and correspondence analysis with respect to instrumental variables: an overview of their role in studies of structure-activity and species-environment relationships. - In: DEVILLERS, J. and KARCHER, W. (eds), *Applied multivariate analysis in SAR and environmental studies*. Kluwer, Dordrecht.
- LEBRUN, J. 1959. Sur les processus de la colonisation végétale des champs de lave des Virunga (Congo Belge). *Bull. Acad. Roy. Belg.*, 15(8): 759-776.
- LEONARD, A. 1959. Contribution à l'étude des laves du volcan Nyamuragira par les végétaux. *Vegetatio*, 7(4) : 250-258.
- LEPART, J. et ESCARRE, J. 1983. La succession végétale, mécanismes et modèles: analyse bibliographique. *Bull. Ecol.* 14(3): 133-178.
- MACCAUGHEY, V. 1917. Vegetation of Hawaiian lava flows. *Botanical Gazette* 64: 386-420.
- MACDONALD, I. A. W., C. THEBAUD, W. A. STRAHM, and STRASBERG, D. 1991. Effects of alien plant invasions on native vegetation remnants on La Réunion (Mascarene Islands, Indian Ocean). *Environ. Cons.* 18: 51-61.
- MUELLER-DOMBOIS, D. 1987. Forest dynamics in Hawaii. *TREE* 2: 216-231.
- PALMER, M.W. 1993. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology*, 74: 2215-2230.

- RAUNET, 1991. Le milieu physique et les sols de l'île de La Réunion, conséquences pour la mise en valeur agricole. CIRAD, St-Denis, la Réunion.
- REJMANEK, M., R. HAAGEROVA and HAAGER, J. 1982. Progress of plant succession on the Paricutin volcano: 25 years after activity ceased. *Am. Midl. Nat.* 108, 194-198.
- RIVALS, P. 1952. Etude sur la végétation naturelle de l'île de La Réunion. Thèse de Doctorat, Université de Toulouse, France.
- ROBERT, R. 1985. Géographie de l'eau à l'île de La Réunion. Essai de distribution régionale de l'alimentation et de l'écoulement. Thèse de Doctorat es-Lettres, Université de Montpellier III, France.
- ROBERT, R. 1986. Climat et hydrologie à l'île de La Réunion, étude régionale de l'alimentation et de l'écoulement. Thèse d'Etat, Université de Montpellier.
- ROBYNS, W. 1932. La colonisation végétale des laves récentes du volcan Rumoka. *Inst. Roy. Col. Belg. Sect. Sc. Nat. Med.* 1(1) 1-33 + 11 fig.
- SASTRE, C., et FIARD, J.P. 1986. Evolution de la flore terrestre de la Montagne Pelée (Martinique) après les éruptions du XXème siècle. Mise en évidence de bio-indicateurs volcaniques. *C.R. Soc. biogéogr.* 62(1):19-42.
- SCHWINTZER, C. R., and TJEPKEMA, J. D. 1990. The biology of *Frankia* and actinorhizal plants. Academic Press, Inc., San Diego.
- SKOTTSBERG, C. 1941. Plant succession on recent lava flows in the island of Hawaii. Göteborgs Kungliga Vetenskaps och Vitter hets-samhälles Handlingar Sjätte föliden, series B, Band 1, number 8.
- STEMMERMAN, L., and IHSLE, T. 1993. Replacement of *Metrosideros polymorpha*, 'Ohi'a, in Hawaiian Dry Forest Succession. *Biotropica*, 25(1):36-45.
- STIELJES, L. 1986. Coulées historiques du Piton de La fournaise (île de La réunion, Océan Indien). Notice explicative et carte (1/25 000), BRGM, Orléans.
- STRASBERG, D. (in prep.). Diversity, size composition, and spatial aggregation among trees on a one-hectare rainforest plot at La Réunion.

- TER BRAAK, C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67, 1167-1179.
- TILMAN, 1986. Resources, Competition and the Dynamics of Plant Communities. - In: CRAWLEY, M. J. (ed.), *Plant ecology*. Blackwell Sc. Pub., Oxford, London, UK.
- TSUYUSAKI, S. 1987. Origin of plants on the volcano Usu, northern Japan, since the eruptions of 1977 and 1978. *Vegetatio* 73: 53-58.
- TSUYUSAKI, S. 1989. Analysis of revegetation dynamics on the volcano Usu, northern Japan, deforested by 1977-1978 eruptions. *Am. J. Botany* 76(10) 1468-1477.
- VITOUSEK, P. M., P. A. MATSON, and TURNER, D. R. 1988. Elevational and age gradients in hawaiian montane rainforest: foliar and soil nutrients. *Oecologia* 77: 565-570.
- VITOUSEK, P.M. and WALKER, L.R. 1989. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological Monographs* 59(3): 247-265.
- VITOUSEK, P.M., G. APLET, D. TURNER, and LOCKWOOD, J.J. 1992. The Mauna Loa environmental matrix : foliar and soil nutrients. *Oecologia* 89: 372-382.
- VITOUSEK, P.M., K. VAN CLEVE, N. BLAKRISHNAN and MUELLER-DOMBOIS, D. 1983. Soil development and nitrogen turnover in Montane rainforest soils in Hawaii. *Biotropica* 15 (4) 268-274
- WHITTAKER R., BUSH M. B., and RICHARDS, K. 1989. Plant recolonization and vegetation succession on the Krakatau islands, Indonesia. *Ecol. Monogr.*, 59(2) 59-123.
- WOOD, D.M. and DEL MORAL, R. 1987. Mechanisms of early primary succession in subalpine habitats on Mount St. Helens. *Ecology*, 68(4) 780-790.

Annexe 1. Liste des espèces des coulées selon leur famille, distribution (indigène (i); exotique (e)), type biologique (arbre (A); arbuste (a); liane (L); Herbacée terrestre (Ht), épiphyte (He)), mode de dissémination (anémochore (a); ornithochore (o); épizoochore (e); barochore (b)), abondance (nombre total d'individus dans 89 relevés), fréquence (présence sur les 4 coulées). * espèces comptées en recouvrement.

ESPECE	FAMILLE	Dist.	Type	Diss.	Ab.	Fr.
<i>Agauria buxifolia</i>	ERICACEAE	i	a	a	186	2
<i>Agauria salicifolia</i>	ERICACEAE	i	A	a	4674	4
<i>Angraecum bracteosum</i>	ORCHIDACEAE	i	He	a	3	1
<i>Angraecum cadetii</i>	ORCHIDACEAE	i	He	a	4	2
<i>Angraecum costatum</i>	ORCHIDACEAE	i	He	a	2	1
<i>Angraecum pectinatum</i>	ORCHIDACEAE	i	He	a	3	1
<i>Angraecum ramosum</i>	ORCHIDACEAE	i	He	a	*	4
<i>Angraecum striatum</i>	ORCHIDACEAE	i	He	a	1	1
<i>Antirhea borbonica</i>	RUBIACEAE	i	A	o	145	4
<i>Aphloia theiformis</i>	FLACOURTIACEAE	i	A	o	22	2
<i>Ardisia crenata</i>	MYRSINACEAE	e	a	o	1	1
<i>Begonia cucullata</i> var. <i>spatulata</i>	BEGONIACEAE	e	Ht	a	15	4
<i>Benthamia spiralis</i>	ORCHIDACEAE	i	Ht	a	66	4
<i>Blechnum tabulare</i>	BLECHNACEAE	i	Ht	a	*	4
<i>Boehmeria penduliflora</i>	URTICACEAE	e	a	a	897	4
<i>Bryophytes</i>		i	-	a	*	2
<i>Bulbophyllum prismaticum</i>	ORCHIDACEAE	i	He	a	3	2
<i>Bulbophyllum</i> sp.	ORCHIDACEAE	i	He	a	1	1
<i>Bulbophyllum variegatum</i>	ORCHIDACEAE	i	He	a	1	1
<i>Casuarina equisetifolia</i>	CASUARINACEAE	e	A	a	433	4
<i>Clidemia hirta</i>	MELASTOMACEAE	e	a	o	370	1
<i>Conyza sumatrensis</i>	ASTERACEAE	e	Ht	a	1	1
<i>Cordyline mauritiana</i>	LILIACEAE	i	a	o	37	2
<i>Crassocephalum rubens</i>	ASTERACEAE	e	Ht	a	1	1
<i>Cyathea borbonica</i>	CYATHEACEAE	i	A	a	4	1
<i>Cynorkis squamosa</i>	ORCHIDACEAE	i	Ht	a	45	3
<i>Danais fragrans</i>	RUBIACEAE	i	L	e	44	3
<i>Desmodium ramosissimum</i>	FABACEAE	e	a	e	9	2
<i>Dicranopteris linearis</i>	GLEICHENIACEAE	i	Ht	a	*	2
<i>Doratoxylon apetalum</i>	SAPINDACEAE	i	A	o	16	3
<i>Elaphoglossum</i> sp.	LOMARIOPSIDACEAE	i	He	a	2	1
<i>Erigeron karwinskyanus</i>	ASTERACEAE	e	Ht	a	5	1
<i>Eulalia aurea</i>	POACEAE	i	Ht	a	15	1
<i>Ficus lateriflora</i>	MORACEAE	i	A	o	1	1
<i>Ficus mauritiana</i>	MORACEAE	i	A	o	3	1
<i>Ficus reflexa</i>	MORACEAE	i	A	o	19	2
<i>Ficus rubra</i>	MORACEAE	i	A	o	1	1
<i>Forgesia racemosa</i>	ESCALLONIACEAE	i	a	a	3	1
<i>Gaertnera vaginata</i>	RUBIACEAE	i	A	o	10	1
<i>Geniostoma borbonicum</i>	LOGANIACEAE	i	A	o	398	4
<i>Grammitis obtusa</i>	GRAMMITIDACEAE	i	He	a	2	1
<i>Habenaria citrata</i>	ORCHIDACEAE	i	Ht	a	1	1
<i>Habenaria praealta</i>	ORCHIDACEAE	i	Ht	a	5	1
<i>Helichrysum heliotropifolium</i>	ASTERACEAE	i	a	a	2	1
<i>Humata repens</i>	DAVALLIACEAE	i	He	a	1	1

<i>Huperzia squarrosa</i>	LYCOPODIACEAE	i	He	a	3	1
<i>Hymenophyllum inaequale</i>	HYMENOPHYLLACEAE	i	He	a	2	1
<i>Hypericum lanceolatum</i>	CLUSIACEAE	i	a	a	1	1
<i>Ischaemum sp.</i>	POACEAE	i	Ht	a	56	3
<i>Lantana camara</i>	VERBENACEAE	e	a	o	144	3
<i>Lindsea ensifolia</i>	LINDSEACEAE	i	Ht	a	2	1
<i>Litsea glutinosa</i>	LAURACEAE	e	A	o	22	4
<i>Lycopodiella cernua</i>	LYCOPODIACEAE	i	Ht	a	*	2
<i>Machaerina iridifolia</i>	CYPERACEAE	i	Ht	a	*	4
<i>Macrotyloma axillare</i>	FABACEAE	e	L	b	2	1
<i>Molinea alternifolia</i>	SAPINDACEAE	i	A	o	1	1
<i>Nephrolepis abrupta</i>	DAVALLIACEAE	i	Ht	a	*	4
<i>Nephrolepis biserrata</i>	DAVALLIACEAE	i	Ht	a	*	1
<i>Nuxia verticillata</i>	LOGANIACEAE	i	A	a	61	4
<i>Ochropteris pallens</i>	PTERIDACEAE	i	Ht	a	1	1
<i>Paspalum paniculatum</i>	POACEAE	e	Ht	a	37	1
<i>Phajus tetragonus</i>	ORCHIDACEAE	i	Ht	a	2	1
<i>Philippia arborescens</i>	ERICACEAE	i	a	a	200	4
<i>Phyllanthus phillyreifolius</i>	EUPHORBIACEAE	i	a	a	9	2
<i>Phymatodes scolopendria</i>	POLYPODIACEAE	i	Ht	a	7	3
<i>Piper pyrifolium</i>	PIPERACEAE	i	L	o	2	1
<i>Pittosporum senacia</i> var. <i>senacia</i>	PITTOSPORACEAE	i	A	o	16	1
<i>Pityrogramma calomelanos</i>	HEMIONITIDACEAE	e	Ht	a	27	4
<i>Poaceae sp.</i>	POACEAE	i	Ht	a	*	1
<i>Polyscias repanda</i>	ARALIACEAE	i	A	o	6	1
<i>Premna corymbosa</i>	VERBENACEAE	e	a	o	2	1
<i>Psiadia boivini</i>	ASTERACEAE	i	a	a	62	3
<i>Psidium cattleianum</i>	MYRTACEAE	e	a	o	141	1
<i>Psilotum nudum</i>	PSILOTACEAE	i	Ht	a	49	3
<i>Pycraeus polystachyus</i>	CYPERACEAE	e	Ht	a	1	1
<i>Rhyncheletrum repens</i>	POACEAE	e	Ht	a	3	1
<i>Rubus alceifolius</i>	ROSACEAE	e	a	o	55	1
<i>Satyrium rosellatum</i>	ORCHIDACEAE	i	Ht	a	2	1
<i>Scaevola taccada</i>	GOODENIACEAE	i	a	o	4	1
<i>Schinus terebenthifolius</i>	ANACARDIACEAE	e	a	o	267	1
<i>Selaginella sp.</i>	SELAGINELLACEAE	i	Ht	a	5	1
<i>Senecio ambavilla</i>	ASTERACEAE	i	a	a	5047	4
<i>Sideroxylon borbonicum</i> var. <i>capuroni</i>	SAPOTACEAE	i	A	o	9	1
<i>Smilax anceps</i>	LILIACEAE	i	L	o	1	1
<i>Sphenomeris chinensis</i>	LINDSEACEAE	i	Ht	a	*	2
<i>Stachytarpheta indica</i>	VERBENACEAE	e	Ht	a	6	1
<i>Stenotaphrum dimidiatum</i>	POACEAE	e	Ht	a	2	1
<i>Stereocaulon vulcani</i>		i	_	a	*	3
<i>Stoebe passerinoides</i>	ASTERACEAE	i	a	a	984	4
<i>Syzygium cumini</i>	MYRTACEAE	e	A	o	1	1
<i>Trema orientalis</i>	ULMACEAE	e	A	o	13	3
<i>Tristemma mauritiana</i>	MELASTOMACEAE	e	Ht	o	882	4
<i>Vernonia cinerea</i>	ASTERACEAE	e	Ht	a	11	1
<i>Weinmannia boiviniana</i>	CUNONIACEAE	i	a	a	12	2
<i>Weinmannia tinctoria</i>	CUNONIACEAE	i	A	a	19	3
<i>Xiphopteris serrulata</i>	SELAGINELLACEAE	i	He	a	1	1

Chapitre 5

Effets des invasions par les plantes introduites
sur les communautés végétales indigènes
à La Réunion (Iles Mascareignes, Océan Indien).

publié dans **Environmental Conservation**

Effects of Alien Plant Invasions on Native Vegetation Remnants on La Réunion (Mascarene Islands, Indian Ocean)

by

IAN A.W. MACDONALD, MSc (Natal)

Senior Research Officer, Percy FitzPatrick Institute of African Ornithology,
University of Cape Town, Rondebosch 7700, South Africa,

CHRISTOPHE THÉBAUD*, Agr. Ing. (France)

Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive Louis Emberger,
CNRS, BP 5051, F-34033 Montpellier Cedex, France,

WENDY A. STRAHM,

WWF/IUCN, Project Leader, Forestry Quarters, Black River, Mauritius,

&

DOMINIQUE STRASBERG, Agr. Ing. (France)

Laboratoire de Biologie Végétale, Université de La Réunion,
F-97490 Ste Clotilde, Ile de La Réunion, France.

INTRODUCTION

Since their 'discovery' by Europeans early in the sixteenth century, the Mascarene Islands (Fig. 1a) have experienced the rapid transformation of native ecosystems and extinction of endemic species (Cheke, 1987a) that characterize the recent history of almost all occupied tropical oceanic islands (Perry, 1984; Moors, 1985; Stone & Scott, 1985; Vitousek, 1988). In the case of the island of La Réunion (Figs 1b and 2), almost all the native forests which covered the lowlands (altitude < 500 m above sea-level) have been converted to other, Man-made, communities (Cadet, 1980; Cheke, 1987a). However, sizeable remnants of native plant communities occur on the slopes of the volcanoes at higher altitudes (Doumenge & Renard, 1989). The conservation value of the native vegetation remnants is high: of some 675 taxa of flowering plants that are known to be native to La Réunion, about 225 (33%) are endemic to the island and a further 145 (22%) to the Mascarene Islands (Strahm, in press). With Mauritius and Rodrigues by now so extensively altered that most of their native biotas are already extinct or severely threatened (Cheke, 1987a; Strahm, in press), the survival of relatively intact Mascarene ecosystems depends on adequate conservation in La Réunion (Doumenge & Renard, 1989; Dupont *et al.*, 1989).

The native vegetation of tropical oceanic islands has been shown to be heavily invaded by a wide range of introduced plant species, *e.g.* in the Hawaiian (Smith, 1985) and Galápagos (Schofield, 1989) archipelagos, and in Mauritius (Lorence & Sussman, 1986). Several of the plant species that have been introduced to these islands are capable of invading apparently undisturbed ecosystems and, accordingly, reduce the conservation value of what are otherwise protected areas (*e.g.* *Syzygium jambos* in Hawaii (Smith, 1985) and *Cinchona succirubra* in Galápagos (Macdonald *et al.*, 1988a). In many

cases, the threat posed by these invasive species has been considered so serious that expensive control operations have been initiated (Brockie *et al.*, 1988).

In the case of La Réunion, several authorities have listed the main species of invasive introduced plants (*e.g.* Lavergne, 1978; Cadet, 1980), and in some instances have attempted to elaborate their ecology and impacts on native communities, *e.g.* Cadet (1974) for the invaders of the high-altitude heathlands. Lavergne (1978) listed 16 species as being a threat on the island, and indicated that the status of a further 12 species warranted careful monitoring. By contrast, Miguet (1980) considered that only *Rubus alceifolius* and *Solanum auriculatum* posed any threat to the functioning of the island's native forests. None of those Authors had carried out any quantitative surveys of introduced plants invading native ecosystems, so that these priority determinations must be considered subjective. As at least 460 species of introduced vascular plants have established breeding populations on La Réunion (Thébaud, 1989), and as there are widely differing views on the threat which the various species pose to native communities, it was considered necessary that some quantification of the problem be attempted.

Accordingly, during February 1989, we carried out field surveys of introduced species that had become established in native community remnants throughout the island. The data collected during this reconnaissance survey were used to establish relative priority ratings for the different species, using the approach developed during the South African national contribution (*e.g.* Macdonald & Jarman, 1985) to the SCOPE project on the Ecology of Biological Invasions (*see* Usher *et al.*, 1988).

METHODS

Visual assessments of abundance ratings (*see* Table II) were made for alien plant species that had been identified along transects through the various plant communities (Table I and Figs 2 & 3). The sampling system followed that used during a similar survey in Namibia

* To whom all correspondence, including requests for reprints, should be addressed. — Ed.

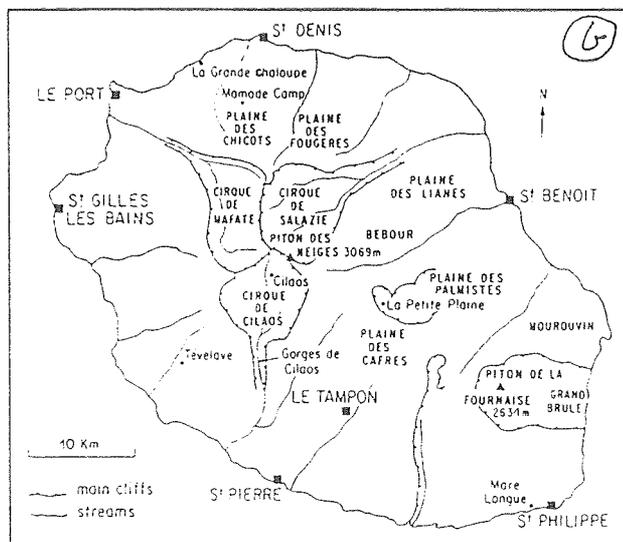
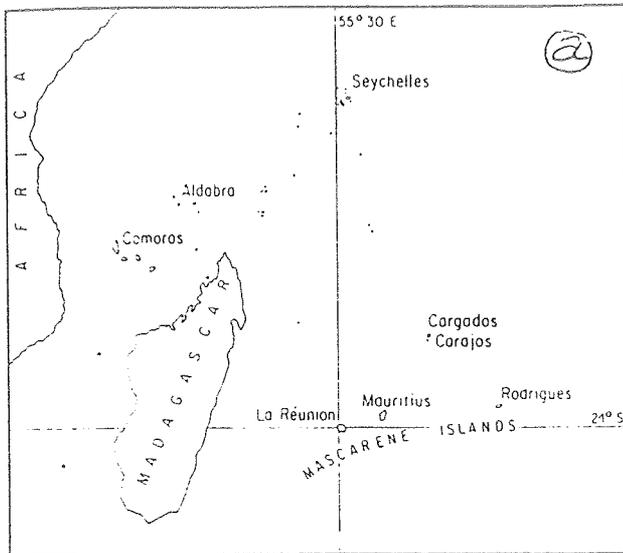


FIG. 1a. Map showing the location of the Mascarene Islands. La Réunion lies approximately 800 km east from the nearest point on Madagascar, which indicates the scale. 1b. Sketch-map of La Réunion indicating the main features and localities including those cited in the text.

(Macdonald & Nott, 1987), but was extensively modified (Table II). Sampling was carried out on foot, using 100 m sampling units. The length of each transect was determined by pacing, and the path-length surveyed was accordingly approximate. Although the approximate nature of the sample lengths is considered undesirable, it is our contention that this will not have markedly influenced the results obtained. Given the very rugged nature of the terrain and the dense vegetation-cover, no more-exact approach was feasible.

As walking through La Réunion vegetation is generally very difficult owing to its dense physiognomy, almost all the 'transects' were confined to roads, tracks, and paths. Wherever possible, samples were collected away from roads, and these data were then compared with samples taken along adjacent access routes to determine the biases introduced by this sampling method.

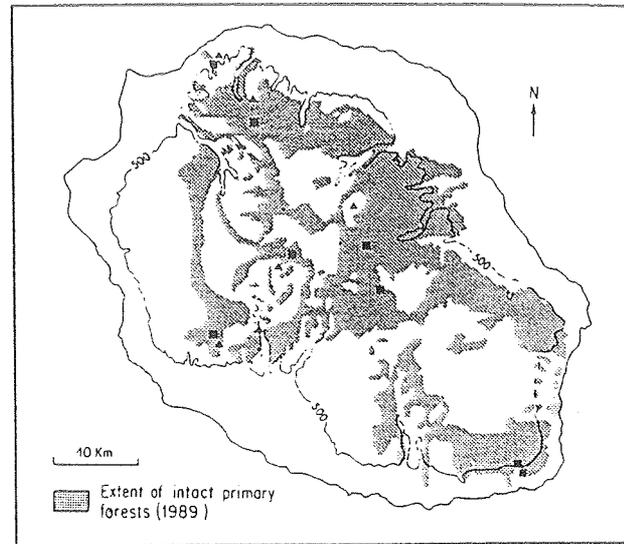


FIG. 2. The location of alien plant survey 'transects' and the extent of primary forest remnants on the island of La Réunion. Symbols indicate 'transects' located in primary forest (■) and in Man-disturbed (▲) areas. The thin line delimits the land over 500 m.

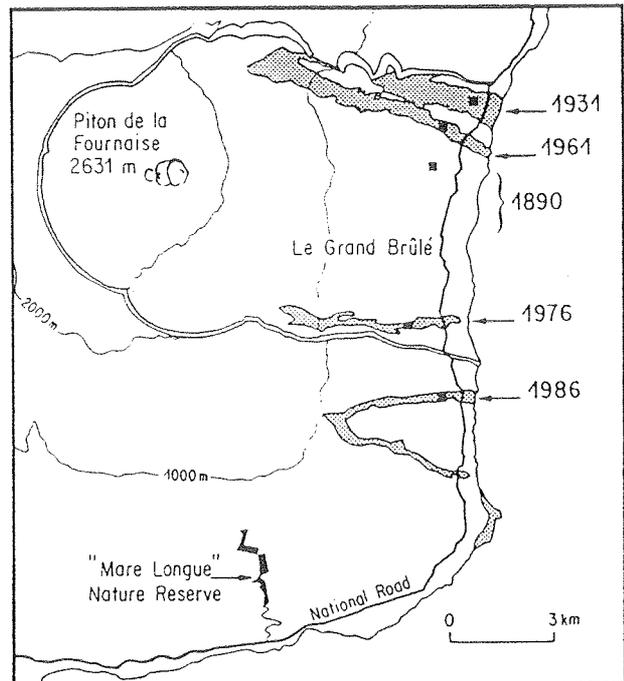


FIG. 3. The location of alien plant survey 'transects' on recent lava-flows in the Grand Brûlé area.

It was not considered undesirable to use 'transects' along access routes, as these provide corridors for the establishment of aliens within native vegetation remnants and this latter phenomenon was itself a subject of our study.

The data were analysed as follows: The *frequency* of occurrence (F) was calculated for each species as being the number of sections in which the species was recorded, divided by the total number of sections in a transect or group of transects. The *abundance* of a species (A)

TABLE I.
Location, Rainfall, Altitude, and Vegetation-type, of 'Transects' Surveyed During This Study (for location of places see Fig. 1b).

Sample	Location	Annual Rainfall (m)	Altitude (m)	Vegetation type
a) Primary Forests with No or Little Human Disturbance				
1	Path to Plaine des Chicots, above Mamode Camp	2-3	1200-1800	Montane rain-forest (mixed evergreen) with <i>Acacia heterophylla</i> -dominated formations at higher altitudes
2	Grande Chaloupe valley	1-2	350-600	Tropical semi-dry forest
3	Petite Plaine	3	1200-1250	Montane rain-forest (mixed evergreen)
4	Bébour	5-6	1400	Montane rain-forest (mixed evergreen)
5	Forest above Tévelave	2-3	1100-1300	Montane rain-forest (mixed evergreen)
6	Mare Longue Nature Reserve, lower portion	4	120-160	Lowland rain-forest (mixed evergreen)
7	Mare Longue Nature Reserve, upper portion	4-5	450-550	Lowland rain-forest (mixed evergreen)
8	Cilaos (lower slopes of the Piton des Neiges)	2-3	1380-1780	Montane rain-forest (mixed evergreen)
b) Human-disturbed Sites				
A	Plaine des Chicots	2-3	1080-1200	<i>Cryptomeria</i> plantation
B	Grande Chaloupe valley	1-2	600	Tropical semi-dry forest
C	Bébour	4-5	1550	<i>Acacia heterophylla</i> plantation
D	Forest above Tévelave	2-3	1100-1300	Montane rain-forest (mixed evergreen)
E	Cilaos	2-3	1250-1300	Mostly <i>Cryptomeria</i> plantation and some montane rain-forest
F	Gorges de Cilaos	2-3	430-1200	Cultivated land and secondary forest
G	Grand Brûlé			
	-1931-flow	4-5	100	Road-verge community in lava flow area
	-1976-flow	4-5	100	<i>idem</i>
c) Volcanic Succession at Grand Brûlé				
I	1890-flow - Aha*	4-5	150-350	Lava flows
II	1931-flow - Aha			
III	1961-flow - Aha			
IV	1976-flow - mixed Pahoehoe*/Aha			
V	1986-flow - Aha			

* Aha and Pahoehoe qualify two kinds of basaltic olivine lavas, each one characterized by its surface aspect.

TABLE II
The Abundance Ratings (A) Used in the Transect Surveys.

Rating	Plants per 100 m segment
3	1
4	2-4
5	5-9
6	10-19
7	20 or more but not forming dominant component of the vegetation
8	Species codominant along the entire segment
9	Species forming a virtually continuous, almost monospecific stand along the entire segment

was calculated as the sum of the abundance ratings recorded on a transect divided by the number of sections in which the species was recorded. The *Importance Value* (IV) for a species was the product of its frequency and abundance ($F \times A$).

The priority ranking was based on an importance index (I), which was calculated as:

$$I = A/2 + B/2 + 2C + D + E.$$

The five parameters A to E were the rankings of each species as regards (A) the current extent of invasions of

primary habitats, (B) the difficulty with which the species can be controlled, (C) the potential extent of invasions of primary habitats, (D) the rate of spread, and (E) the ecological impact on the area invaded. [For a fuller description of the index and the rationale underlying the differential weighting of the parameters, see Macdonald & Jarman (1984, 1985).] We used a *Delphi* approach to minimize the effects of a single observer's biases in making the more subjective of these rankings. After our survey, one of us suggested the initial rankings and these were then independently evaluated and, where it was felt necessary, adjusted by the other three Authors. The ranks given to each species for each parameter by the four Authors were then summed, and the value of this sum was used to determine the final rank, *i.e.* the smallest summed value was ranked first, the next smallest second, and so on. Some of the detailed approaches adopted in making these rankings are presented together with the results obtained. The plant nomenclature follows Bosser *et al.* (1976-87 and in prep.).

RESULTS AND DISCUSSION

Invasions into Primary Forest Communities

The primary forest remnants surveyed were still mainly dominated by indigenous species and maintained

what is, presumably, their original vegetation structure. However, there were some notable exceptions. In the Plaine des Chicots rain-forest, large gaps on valley slopes were completely dominated by the shrub *Boehmeria macrophylla*, while those associated with paths on ridge-crests were dominated by creeper tangles of *Rubus alceifolius*. Dense stands of *Hedychium gardnerianum* covered the ground-layer of sections of this forest.

In La Grande Chaloupe semi-dry forest, riparian vegetation had been almost completely replaced by *Syzygium jambos*. Below an 80 m waterfall (where human access is impossible both from above and from below), the steeply sloping sides and the valley floor had been transformed by several alien plant species, e.g. *Furcraea foetida*, *Leucaena leucocephala*, and *Hiptage benghalensis* on the steep slopes, and *Rubus alceifolius*, *Lantana camara*, *Solanum auriculatum*, and *Colocasia esculenta*, on the valley bottom. *Furcraea foetida* and *Psidium cattleianum* thickets were becoming established on the steep erosion-slopes below the main road which cuts across the top of the valley.

In the Tévelave forest, the slopes were generally very steep and there patches of forest had been replaced by alien thickets, once again of *Boehmeria macrophylla*, *Lantana camara*, and *Rubus alceifolius*. The replacement of the forest understorey over large areas by *Hedychium gardnerianum* was common in this forest, particularly in the vicinity of tracks and along streams. The steep rocky cliff-faces held extensive patches of *Erigeron karwinskianus*.

The three montane forests sampled were generally in better condition than those mentioned previously. At Petite Plaine, the forest had been little altered by alien plants, a low-density stand of established *Psidium cattleianum* being possibly the most serious invasion. This low density was not being maintained by active control measures. With the damage to the indigenous plant canopies that had resulted from Cyclone Firinga (29 January 1989), light-penetration into this forest was much higher at the time of the survey than was normal. *Solanum auriculatum*, occurring as scattered reproductive individuals at the time of our survey, might well be favoured by this natural phenomenon, as we observed a great deal of seedling emergence. However, these emergences were mainly located in small patches along trails where the ground-layer was disturbed by trampling, or in the understorey where it had recently been cleared for tourism.

The Bébou forest had very dense infestations of *Fuchsia magellanica* along the main path and tracksides. As this species was present in dense tangles which were radically altering the physiognomy of the vegetation and actually shading out the ground-layer, we cannot agree with Cheke's assertion (1987b p. 309) that this species is a 'non-pathogenic' invader of these forests. It was not possible to determine how far into the undisturbed forest this infestation extended. However, the discovery of a dense patch (c. 600 m²) of this species on a steep valley-side well inside the Cilaos forest, indicates that *F. magellanica* is quite capable of penetrating and transforming undisturbed high-altitude forests. Both the Petite Plaine and Cilaos forests had moderately high densities of *Fuchsia boliviana* (scattered individuals of which were also present in the Plaine des Chicots). Although

this species was not seen totally to transform the forest and its understorey, it was obviously still spreading.

In the Cilaos forest, the most serious alien-plant-invasion observed was that of *Ligustrum robustum*. This invasion is evidently fairly recent, as the species was first collected in 1969 (voucher specimen in La Réunion herbarium) and was not mentioned by either Cadet (1980) or Cheke (1987a, 1987b) in their accounts which are based on field-work conducted up to 1977 and 1975, respectively. Our observations indicate that, in the immediate vicinity of the village of Cilaos (1,000 m altitude), *L. robustum* has been invading *Cryptomeria* plantations for at least the last 20 years. Further up the Piton des Neiges slope, the invasion seems to be approximately 10-years old in a disturbed patch of native forest at an altitude of 1,100 m.

Ligustrum robustum was fairly common to about 1,300 m in intact forest, the highest-situated plant observed in the area being a sapling at an altitude of 1,400 m. The indications are that this invasion is still in its early stages. Unfortunately, another extensive infestation of very recent origin was recently observed in the Salazie area (W.A. Strahm & C. Thébaud, pers. obs.), but was not visited during this survey, which reduces the chances of eradicating the species entirely.

In Mauritius, *L. robustum* is considered one of the island's worst weeds (Cheke, 1987a). It also poses one of the most serious threats to the integrity of native forests on La Réunion as it can establish itself in small gaps and in deep shade (as in *Cryptomeria* plantations), and can grow up through the canopies of native species. Copious seedling regeneration was observed beneath established plants of *L. robustum*, indicating that the species will be difficult to eradicate. A 100 m² plot under native scrub forest, cut in 1987, had an approximate density of 15,000 plants per ha, and had 100% of cut individuals coppicing vigorously at the time of our survey.

The Relative Importance of the Invading Species

None of the species investigated was recorded as reaching an abundance rating of 9, i.e. forming an almost monospecific stand over an area of 1 ha or more, in the relatively intact primary forest areas (Table III). Of all the areas surveyed, only the Gorges de Cilaos supported a species with this rating, and that species was *Leucaena leucocephala* growing on what might have been Man-disturbed steep slopes. The highest importance value observed for any species was an 8.0 for *Hedychium gardnerianum* in the Tévelave forest. *Boehmeria macrophylla* and *Lantana camara* also gave high IVs of 7.2 for this forest.

Measured over all the primary forests, *Rubus alceifolius* had the highest IV, with *Boehmeria macrophylla* second, *Psidium cattleianum* third, *Solanum auriculatum* fourth, and *Lantana camara* fifth. The locally important species such as *Fuchsia magellanica* and *Hedychium gardnerianum* were not widely distributed in the forests sampled, and hence realized low mean IVs. If the IVs of the species recorded in undisturbed primary forest sites are compared with those recorded for these species in disturbed areas, it can be seen that 17 of the species listed were not recorded in these disturbed forests. Some of these are specialized

TABLE III

Importance Values of Alien Plant Species in the Primary Forest with No or Little Human Disturbance and in the Human-disturbed Sites.

Taxon	Primary forest								Human-disturbed site							\bar{X}
	1 (n=34)†	2 (n=14)	3 (n=10)	4 (n=6)	5 (n=6)	6 (n=8)	7 (n=8)	8 (n=11)	A (n=27)†	B (n=6)	C (n=2)	D (n=5)	E (n=4)	G (n=4)		
<i>Acacia mearnsii</i>					2.0			0.3	0.29	0.4		1.4	0.6		0.4	
<i>Ageratum conyzoides*</i>		0.4							0.05		1.2				0.20	
<i>Ardisia crenata</i>		0.5	0.3						0.10							
<i>Artocarpus heterophyllus</i>		0.4		1.1					0.19							
<i>Asystasia gangetica</i>														7.0	1.17	
<i>Bambusa spp.*</i>	0.8								0.10		3.3				0.55	
<i>Begonia cucullata</i>			6.2	3.8		1.0	3.1		1.76			7.0	1.4		1.40	
<i>B. diadema</i>			0.8						0.10							
<i>Boehmeria macrophylla</i>	0.2	1.2	4.9		7.2	3.9	2.0	3.4	2.85				2.8	5.2	1.87	
<i>B. penduliflora</i>	0.2	0.7						0.4	0.16	2.6	5.5		1.4	0.6	2.80	
<i>Brassica sp.</i>												1.5			0.25	
<i>Breynia retusa</i>		6.0							0.75		1.0				0.17	
<i>Buddleia sp.*</i>	0.2								0.02							
<i>Caesalpinia decapetala</i>											1.1				0.18	
<i>Camellia sinensis</i>										0.3					0.05	
<i>Cassia sp.</i>													0.8		0.13	
<i>Casuarina equisetifolia*</i>	0.1								0.1	0.2				8.0	1.37	
<i>Clidemia hirta</i>														4.9	0.82	
<i>Colocasia esculenta</i>		0.7	0.4						0.14							
<i>Conyza sumatrensis</i>											1.5	0.8		0.38		
<i>Crassocephalum rubens</i>											3.0		0.8		0.63	
<i>Cuphea ignea*</i>	4.6								0.58	1.0					0.17	
<i>Desmodium incanum*</i>		1.6							0.20		5.5				0.22	
<i>D. ramosissimum</i>														1.2	0.20	
<i>D. repandum*</i>								4.7	0.59					5.7	0.95	
<i>Duschesnea indica*</i>	0.3	4.4	4.9					1.4	1.38		3.5				0.58	
<i>Elephantopus scaber*</i>		0.5				2.4	2.7		0.70		1.4			1.5	0.48	
<i>Elettaria cardamomum</i>						0.3			0.04							
<i>Erigeron karwinskianus</i>	0.2	0.7		0.6	2.1			7.0	1.32			7.0	4.2	4.2	2.73	
<i>Eriobotrya japonica</i>		3.7		0.8				2.7	0.90		5.3			4.7	1.25	
<i>Erythrina variegata</i>														1.2	0.20	
<i>Fragaria vesca*</i>								7.0	0.87							
<i>Fuchsia boliviana</i>	0.4	5.4						5.2	1.38							
<i>F. magellanica</i>					7.2			0.7	0.99	0.3					0.04	
<i>Furcraea foetida</i>		2.1							0.26	0.1	2.3			3.2	0.70	
<i>Geranium robertianum</i>			3.6					6.3	1.24					1.7	0.28	
<i>Gnaphalium iuteo-aibum</i>											3.0				0.50	
<i>Hedychium flavescens</i>		0.5							0.06		3.0			2.8	0.97	
<i>H. gardnerianum</i>	6.3				8.0			0.5	1.91	7.2			8.0	4.2	3.23	
<i>Hiptage benghalensis</i>		2.6							0.32		0.6				0.10	
<i>Hydrangea macrophylla*</i>	0.1								0.01			0.6			0.10	
<i>Ipomoea sp.</i>											1.4			1.2	0.43	
<i>Kalanchoe pinnata</i>		6.1							0.76		1.9				0.32	
<i>Lantana camara</i>		5.7			7.2	1.9		0.8	1.95	0.1	7.0		7.6	5.5	4.9	
<i>Laurentia longiflora</i>														1.8	4.18	
<i>Leucaena leucocephala</i>		1.1							0.14		6.5				0.30	
<i>Liqustrum robustum</i>								3.0	0.37					7.7	1.08	
<i>L. sinense</i>	0.1								0.01	0.3					1.28	
<i>Litsea glutinosa</i>		7.0				1.3			1.04		4.0			3.8	1.30	
<i>Lonicera conjusa</i>	0.4		2.4						0.35						0.52	
<i>Mangifera indica*</i>		0.4							0.05		3.1				0.10	
<i>Michelia champaca</i>											0.6				0.23	
<i>Mimosa alba</i>											1.4					
<i>Pandanus utilis</i>						0.4			0.05							
<i>Passiflora suberosa</i>		3.2							0.40		1.2				0.20	
<i>Phyllanthus sp.</i>		0.3							0.04							
<i>Phyllanthus amarus</i>														2.1	0.35	
<i>Physalis peruviana</i>												1.5			0.25	
<i>Pinus pinaster</i>								0.8	0.10					1.0	0.17	
<i>Piper umbellatum</i>		0.3							0.04							
<i>Polygonum capitatum</i>													1.4		0.23	
<i>Prunus persica*</i>								0.3	0.04					0.6	0.10	
<i>Psidium cattleianum</i>	5.0	3.4	6.8	1.3		3.4	2.7		2.83	6.4	7.0			0.6	2.97	
<i>P. guajava</i>										0.1	0.6				0.26	
<i>Rhododendron sp.*</i>		0.2							0.02	0.3					0.05	
<i>Rhus longipes</i>		6.2							0.77		1.4				0.23	
<i>Rubus alceifolius</i>	4.9	2.9		3.7	4.2	3.0	6.1		3.10	1.7	3.3	7.5	3.8	4.5	3.47	
<i>R. rosifolius</i>	0.9	0.3	3.2	1.8		0.4	1.2	0.6	1.05				1.4		0.23	

<i>Ruellia</i> sp.									2.7						0.34	
<i>Rumex abyssinicus</i> *															7.0	0.87
<i>R. crispus</i> *															1.2	0.59
<i>Schinus terebinthifolius</i>		0.3														5.0
<i>Solanum auriculatum</i>	2.6	0.5	6.8	2.9	2.8	0.3	1.3								2.15	1.3
<i>Sonchus asper</i>																3.0
<i>Spiraea cantonensis</i>																8.0
<i>Stachytarpheta indica</i>		1.8														3.0
<i>S. mutabilis</i>																0.6
<i>Striga asiatica</i>																0.29
<i>Syzygium jambos</i>																0.8
<i>Tecoma stans</i>		6.1														0.6
<i>Teramus labialis</i> *		0.3														0.29
<i>Tibouchina viminea</i>																0.2
<i>Trema orientalis</i>																0.2
<i>Tristemma mauritianum</i>																0.8
unid. fine-leaved shrub																0.8
Unid. Malvaceae																0.6
<i>Urena lobata</i>																1.5
<i>Vanilla planifolia</i>																0.06
<i>Verbena rigida</i>																0.04
<i>Zantedeschia aethiopicum</i>																0.04

* Species which in primary forest is mainly restricted to Man-disturbed patches.

† n = Total number of sections in a 'transect' or a group of 'transects' used to calculate the frequency and abundance of a species.

forest invaders, and are often shade-tolerant species that invade the understorey of primary forests — e.g. *Ardisia crenata*, *Fuchsia boliviana*, *Lonicera confusa*, and *Ruellia* sp. Others are just localized species which were observed in disturbed situations, but not in those sampled — e.g. *Colocasia esculenta*, *Pandanus utilis*, *Schinus terebinthifolius*, and *Zantedeschia aethiopicum*. Of the 28 species that were also found in disturbed sites, 18 had mean IVs in the disturbed forests that were greater than those in the primary forests, while only 10 had mean IVs that were smaller. This result suggests that increasing levels of disturbance favour successful invasions by the majority of species that are common to intact and disturbed forests.

Of the 17 species that were mainly restricted to sites of human disturbance in the primary forests, only *Buddleia* sp., *Fragaria vesca*, and *Teramnus labialis*, were not also found in disturbed areas. Of the 14 species that were recorded in both primary forest and disturbed sites, 11 showed higher mean IVs in the disturbed areas. Species of this group are generally light-demanding species of disturbed soils — e.g. *Ageratum conyzoides*, *Desmodium incanum*, *Duschesnea indica*, *Elephantopus scaber*, and *Rumex* spp. — or are species which, in La Réunion, appear to rely heavily on human dispersal, e.g. *Bambusa* sp., *Mangifera indica*, and *Prunus persica*. *Eriobotrya japonica* might also fall into this latter category but was, on a few occasions, observed far from paths. Certain of the species are actively cultivated along tracksides across native vegetation — e.g. *Hydrangea macrophylla* and *Rhododendron* spp. None of these 17 species of disturbed sites was ever recorded as becoming an important component of primary forest. However, *Casuarina equisetifolia* was an important invader of early successional communities on recent lava-flows (see next section), and *Hydrangea macrophylla* was observed to be spreading rapidly from tracksides into the native scrub forest in Bébou (C. Thébaud, pers. obs.).

A further 28 species were only recorded in the human-disturbed sites. Most of these were minor species, many of them being road-verge species — e.g. *Asystasia gangetica*, *Crassocephalum rubens*, *Gnaphalium luteo-*

album, and *Sonchus asper* — but a few were species that could potentially be serious invaders of forest habitats, such as *Caesalpinia decapetala*, *Spiraea cantonensis*, and *Trema orientalis*. However, almost all of these species are light-demanding and would thus tend to be invasive in forests only in gaps. *Clidemia hirta*, which is listed in this category, is a possible exception to this generalization, as it has been observed spreading under the canopy of the Mourouvin forest on La Réunion and in rain-forest on Madagascar (C. Thébaud, pers. obs.), and is considered a major problem species in the forests of Hawaii (Smith, 1985).

It is possibly significant that 15 of the 45 species which were recorded as invading undisturbed sites in primary forests were trees, while this growth-form contributed only 6 of the 45 species that were restricted to disturbed sites in primary forest or to disturbed forests (Table IV). By contrast, 26 of the invaders of disturbed areas were 'soft' shrubs and herbs, while only 13 species of these growth-forms were found in undisturbed sites in primary forests. If grasses, sedges, and various unidentified Compositae, had been included in this survey, the preponderance of herbaceous invaders in disturbed situations would have been even higher, as these groups were all observed to be more common there.

Invasions Into Lava-flow Communities

Some of the most characteristic plant communities of La Réunion are those found on the recent lava-flows of the Piton de la Fournaise volcano (Cadet, 1980). In order to ascertain whether these communities were threatened by alien plants, surveys were conducted on flows of four different ages in the Grand Brûlé area (cf. Fig. 3 and Table V). In addition, one of the recent (1986) lava-flows was cursorily inspected and found to have no alien vascular plant species established on it.

As the lava-flows increased in age, so the diversity of alien plant species and their contribution to above-ground phytomass in general* increased (Fig. 4). On the 13-years-old lava-flow, *Boehmeria penduliflora* was the

* We have suggested insertion of this caution in view of the right-hand column in Table V. — Ed.

TABLE IV

Growth-form Distribution of the Species Invading Only Undisturbed Primary Forest (PF), Both Primary and Disturbed Forests (PDF), Only Small Disturbed Patches in Primary Forest (DPF), or Only Human-disturbed Forests (DF).

Growth-form	PF	PDF	DPF	DF	Total
Tree	4	11	3	3	21
Climber	3	5	0	3	11
Shrub	4	5	4	6	19
Soft shrub	2	2	5	5	14
Herb	4	5	5	11	25
Total	17	28	17	28	90

TABLE V

Importance Values for Alien Plant Species on Different-aged Lava-flows.

Taxon	Lava-flow			
	1976 (n=7)	1961 (n=7)	1931† (n=7)	1890† (n=7)
<i>Asystasia gangetica</i>			3	
<i>Begonia cucullata</i>	1.1		0.4	1.2
<i>Bidens pilosa**</i>		0.6		
<i>Boehmeria penduliflora</i>	6.9	7	6.4	7.4
<i>Carica papaya**</i>			0.3	
<i>Casuarina equisetifolia</i>	2.6	6.9	7.6	7.6
<i>Clidemia hirta</i>		0.3	6.1	2.7
<i>Conyza sumatrensis</i>	1.5	0.4	2.8	
<i>Desmodium incanum</i>			0.7	
<i>Desmodium ramosissimum</i>		1.7	1.7	5.9
<i>Elephantopus scaber*</i>			0.3	
<i>Hedychium flavescens*</i>			0.4	
<i>Heterotis decumbens</i>			2.1	
<i>Lactuca indica**</i>			0.3	
<i>Lantana camara</i>		1.2	1.7	5.2
<i>Leucaena leucocephala</i>				0.4
<i>Litsea glutinosa</i>			1.6	5.4
<i>Passiflora foetida**</i>			0.3	
<i>Phyllanthus amarus</i>			0.5	1.2
<i>Pityrogramma calomelanos</i>	2	3.8	0.9	4
<i>Psidium cattleianum</i>			6	7.6
<i>Rubus alceifolius</i>			2.3	7.3
<i>Schinus terebenthifolius</i>				0.3
<i>Solanum nigrum**</i>			0.4	
<i>Solanum torvum**</i>			0.3	
<i>Stachytarpheta indica</i>			2.1	4.2
<i>Striga asiatica*</i>			0.4	
<i>Trema orientalis</i>			0.6	4.8
<i>Tristemma mauritianum</i>	0.3	0.9	2	6.3
unid. Compositae**		0.4		
unid. Cucurbitaceae**			0.4	
Total Importance Value	12.9	24.3	49.2	74.3

* Only on road-verge

** Only where soil was heavily disturbed by Man

† Provided the areas and methods of investigation were similar, it seems to us remarkable that considerably more species (27) had attained ecesis and persisted since 1931 than since 1890 — unless the explanation lies in plant competition or ever-increasing Man-disturbance.. — Ed.

most important invader, with *Casuarina equisetifolia* only establishing itself successfully on pockets of older soil. The fern *Pityrogramma calomelanos* occurred as scattered plants throughout these early successional communities. The 27-years-old community still had *B. penduliflora* and *C. equisetifolia* as its dominant alien plants, but by 58 years of age the community had a much greater diversity of alien species.

The 99-years-old lava-flow community was the most extensively invaded, untransformed community that was sampled during this survey. *Casuarina equisetifolia*, *Psidium cattleianum*, *Boehmeria penduliflora*, and *Rubus alceifolius*, were co-dominants over extensive areas on this older flow. Unfortunately, the vegetation was virtually impenetrable on this flow, so our survey was restricted to a Forestry Department track which cut through the flow above the main coastal road. The results are thus probably biased upwards, as road-verges invariably held denser and more diverse alien plant communities than did adjacent natural plant communities. Species such as *Trema orientalis*, *Desmodium ramosissimum*, and *Conyza sumatrensis/canadensis*, were considered to be mainly associated with road-verges in this lava-flow, rather than with the intact flow itself. However, as far as it was possible to ascertain from this track using binoculars, the general level of alien plant invasion on this 99-years-old flow was very much higher, even away from the track, than was the case on the younger flows.

The results indicate that, as the initially harsh micro-climatic/edaphic conditions on recent lava-flows become more equable, the density and diversity of alien plants increases. This is not with standing the fact that the native plant communities on these lava-flows also in general become richer in species and more complex structurally as the lava ages (Cadet, 1980). What is striking is that at the Mare Longue Nature Reserve, which is situated on a lava-flow approximately 300 years old (Saint-Vincent, 1804), the forest does not represent a further stage in the progression to increasing dominance by alien woody plants. This probably results from this forest having become established before the alien plant species were introduced. When once established, the native forest community could be less vulnerable to alien plant invasions. However, it appears unlikely that native species will ever assume dominance on any of the flows that are currently younger than 100 years, unless they are assisted to do so through active management of alien species.

Possible Implications of the Observed Invasions for Ecosystem Functioning

One of the most obvious aspects of these alien plant invasions at the time of our survey was their lack of adaptations to withstand the effects of the recent cyclone 'Firinga'. This cyclone was stated to have been the most severe experienced by La Réunion since 1948 (French Meteorological Service, pers. comm.).

Many of the larger individuals of alien species showed a high incidence of severe canopy destruction by the cyclone. This was observed, for example, in *Artocarpus heterophyllus*, *Bambusa* sp., *Casuarina equisetifolia*, *Solanum auriculatum*, *Tibouchina viminea*, and *Trema orientalis*. Large stands of *Psidium cattleianum* between

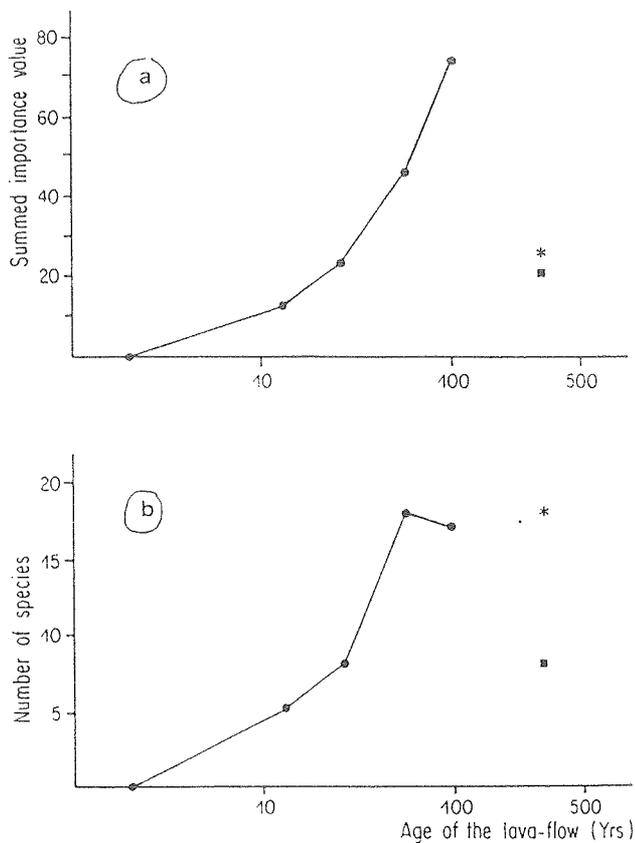


FIG. 4. (a) Summed importance values of truly invasive alien vascular plant species and (b) numbers of species recorded on lava-flows of different ages in the Grand Brûlé area. The results of the surveys on the 300-year-old lava-flow in the Mare Longue Nature Reserve are also shown for comparison, representing the values for the lower and upper portions, respectively. The lines connecting values are included to illustrate that the summed IV of alien plants and the alien species-richness depend upon age of lava-flow.

Plaine des Palmistes and Bébour and above Tévelave had been completely defoliated by the cyclone, and remained bare at the time of our visit. Similarly, the alien *Cryptomeria* plantations had lost most of their foliage and, in some areas, their crowns had been snapped off. Plantations of *Eucalyptus* spp. had been similarly devastated by the cyclone. By contrast, the native forests showed very limited canopy damage although leaf-loss had been considerable. In this manner, in the Mare Longue Nature Reserve, overstorey canopy cover dropped from 100% (Cadet & Figier, 1985) to between 50% and 75%, owing to defoliation by the cyclone, but recovered totally in two months (C. Thébaud & D. Strasberg, unpubl. data).

The only area where native trees were observed to show heavy damage from Cyclone Firinga was in the Plaine de Chicots forest where *Rubus alceifolius* had climbed into the canopy. The Cyclone had caused some of the connected forest trees to collapse. Similarly, *Lantana camara* thickets had resulted in canopy damage to a few native trees in the forests above Tévelave. It appears, therefore, that the replacement of cyclone-adapted native vegetation by alien species increases the susceptibility of the ecosystem to severe canopy damage. In the case of the alien creepers, this effect appears to be subject to a positive feedback mechanism such that the

patches dominated by light-demanding aliens will tend to increase in size with each successive cyclone.

The other major effect observed was that slopes which were dominated by alien vegetation tended to show higher levels of soil- and rock-slips associated with the cyclone. This was particularly obvious in the Gorges de Cilaos, where the steep slopes dominated by native vegetation showed a much lower incidence of recent avalanches than those covered by alien plants such as *Agave vera-cruz*, *Casuarina cunninghamiana*, *Furcraea foetida*, and *Leucaena leucocephala*. Whether there was a causal relationship is uncertain (*i.e.* did the presence of alien plants increase the probability of soil-slips, or were alien plants simply more common on those slopes which were prone to soil slipping?). Studies in southern Africa indicate that many successful alien plant invaders have higher shoot/root ratios than the native plants which they displace (Rutherford *et al.*, 1986). This probably gives rise to the observed inability of alien plants to withstand flash-flooding along the rivers of the southwestern Cape (Macdonald & Richardson, 1986). An obvious parallel can be drawn between this situation and that observed in La Réunion, but the matter warrants detailed investigation.

Another aspect of the invasion phenomenon that requires research is the ability of native species to regenerate under stands of alien plants. It appeared to us during this survey that dense stands of aliens such as *Hedychium gardnerianum*, *Ligustrum robustum*, *Psidium cattleianum*, *Rubus alceifolius*, and *Syzygium jambos*, were shading out indigenous species and reducing their recruitment. If this is so, then the future of the native forests is precarious as all these alien plant species are still spreading (*cf.* Lorence & Sussman, 1986). Even the herbaceous *Erigeron karwinskianus* might be having deleterious effects on native lithophyte communities, as it forms dense stands on otherwise undisturbed cliff-faces. Whether it is still spreading or has achieved some sort of equilibrium warrants investigation.

Alien species which produce fleshy fruits and/or nectar can possibly alter naturally occurring patterns of frugivory and nectarivory (*cf.* Knight, 1986). Thus the flowers and fruits of the two *Fuchsia* spp. which were met with in this survey, are undoubtedly changing the patterns of avian nectarivory and frugivory in these forests (Cheke, 1987a). This might have long-term deleterious effects on native plant species (*see* Macdonald, 1983, for a discussion of such effects). *F. magellanica* in the Bébour forest had been mainly stripped of its flowers by the recent cyclone, so it is unlikely to provide an important nectar supply for the endemic Réunion Olive White-eye (*Zosterops olivaceus*) during the critical stress periods that follow severe cyclones (*pace* Cheke, 1987b). In the Cilaos forest, which had apparently been much less severely affected by the cyclone than the Bébour forest, both those *Fuchsia* species were still in full flower, and a high proportion of *F. boliviana* flowers had been pierced by nectar-feeding birds, by the time of our survey.

The long-term effects of these and other alien plant invasions on native plant pollination and dispersal systems could only be elucidated by much careful and detailed research. We would postulate that the effects are likely to be considerable, but are probably less than those already brought about by the extinction of most native vertebrate

seed-dispersers (Cheke, 1987a). The introduction of alien frugivores has the potential to facilitate the invasion of species with fleshy fruits (*cf. idem*). The Red-whiskered Bulbul (*Pycnonotus jocosus*), introduced in 1972 (Barré & Barau, 1982), has successfully colonized the southeastern part of the island, where it is already a common and efficient seed-disperser of alien species such as *Rubus alceifolius* (C. Thébaud, unpubl. data).

Aspects of Plant Invasions Not Covered by This Survey

During these investigations, no standardized records were made of introduced grasses or sedges, as the taxonomy and status of these groups on La Réunion is still uncertain. For example, the grass *Stenotaphrum* sp., which we observed to be very common on disturbed road-verges in the Grand Brûlé area, is disputably *S. secundatum*, an introduced species from South Africa, or *S. dimidiatum*, a tropical African species which is possibly native to the Mascarenes. It was observed, however, that most of the grasses occurred in heavily-disturbed situations, such as on road-verges, or in the forestry plantations of native and alien tree species, and belonged to genera that elsewhere have many weedy alien species, examples being *Rhynchelytrum*, *Panicum*, and *Hyparrhenia*. Most of the species involved were not observed in primary vegetation. *Heteropogon contortus* formed almost pure stands on low-altitude slopes in the drier west of the island, while the extremely persistent stoloniferous grass, *Pennisetum clandestinum*, was seen to be dominating road-verge communities adjacent to pasturelands in Plaine des Palmistes. The latter species is considered to pose a serious threat to native communities in mesic habitats in Hawaii (Smith, 1985) and in the Mediterranean-type heathlands of South Africa (Macdonald & Jarman, 1984).

The massive alien plant invasions of the transformed lowland areas of the island were not surveyed, as these areas are considered to have virtually no conservation significance. Similarly, the limited freshwater aquatic habitats were not systematically covered, although it was observed that the west coast freshwater lagoon was severely infested by the introduced floating macrophyte *Eichhornia crassipes* (*see also* Lavergne, 1978).

The high-altitude non-forest communities were also not covered at all thoroughly. The very extensive invasion of upland heathlands by the shrub *Ulex europaeus* (Gorse = Furze), particularly where these heathlands have been disturbed by cultivation and domestic livestock-grazing, has been alluded to by Cadet (1974, 1980) and Lavergne (1978). The spread of certain introduced temperate species, *e.g.* the grass *Anthoxanthum odoratum* and the composite *Hypochoeris radicata*, into high-altitude grasslands, has also been covered by Cadet (1974). This spreading was observed by us in the Bébou and Piton des Neiges areas.

Ranking the Species in Order of Importance for Control Actions

Considering the large number of species that are currently invading native vegetation on La Réunion, it is impossible that all can simultaneously receive the same level of research and management attention. Accordingly, as a first approximation, we have attempted to

rank a cross-section of the species which we found invading primary habitats on the island. This is not the full range of species recorded, but includes all of those with high overall importance ratings from our surveys and a few additional species for which an estimate of the age of their invasion could be made.

The five ranks allotted to each of the 33 species (in descending order of effectiveness), and the overall priority ranking, are given in Table VI. 'A' was the *current extent of invasions of primary habitats* and was estimated from the results of our field surveys of primary habitats (Table III) as modified by our unquantified observations made over larger areas of the island and the results of previous studies (Lavergne, 1978; Cadet, 1980). 'B' was the *difficulty with which a species can be controlled* and was estimated mainly from experience elsewhere — *e.g.* Hawaii (Smith, 1985), Galápagos, Natal (Macdonald & Jarman, 1985), and Mauritius (W.A. Strahm, pers. obs.) — from basic considerations of the biology of the species, and from the accessibility of the habitats that it was observed to invade on La Réunion. 'C' was the *potential extent of invasions* and was estimated by considering the range of habitats from which a species was recorded during this survey and the remaining extent of these habitats (Table I; Fig. 2; Cadet, 1980). 'D' was the

TABLE VI
A Preliminary Ranking of 33 Alien Plant Taxa Invading Primary Habitats on La Réunion.
(for explanation of each criterion = parameter, *see* text)

Taxon	Ranking for Each Criterion					Overall Priority Ranking
	A	B	C	D	E	
<i>Ardisia crenata</i>	31	21	13	15	23	17
<i>Begonia cucullata</i>	13	25	12	21	28	18
<i>Boehmeria macrophylla</i>	6	17	7	3	20	7
<i>Boehmeria penduliflora</i>	7	16	8	5	21	8
<i>Casuarina cunninghamiana</i>	25	22	33	25	18	30
<i>Casuarina equisetifolia</i>	9	23	21	17	3	14
<i>Clidemia hirta</i>	23	13	19	13	15	15
<i>Cuphea ignea</i>	29	28	22	30	31	31
<i>Erigeron karwinskianus</i>	11	11	14	1	24	10
<i>Eriobotrya japonica</i>	18	30	18	32	25	25
<i>Fuchsia boliviana</i>	15	20	10	18	16	12
<i>Fuchsia magellanica</i>	14	18	6	19	7	9
<i>Furcraea foetida</i>	17	14	15	26	14	16
<i>Hedychium flavescens</i>	24	5	27	16	13	21
<i>Hedychium gardnerianum</i>	3	4	11	6	5	5
<i>Hiptage benghalensis</i>	26	7	24	20	12	20
<i>Lantana camara</i>	4	8	4	2	8	3
<i>Leucaena leucocephala</i>	16	9	26	31	10	22
<i>Ligustrum robustum</i>	12	6	5	10	2	4
<i>Litsea glutinosa</i>	10	10	23	8	11	13
<i>Lonicera</i> spp.	28	15	20	24	22	24
<i>Pinus pinaster</i>	30	31	28	9	27	27
<i>Psidium cattleianum</i>	1	1	1	4	6	1
<i>Rubus alceifolius</i>	2	3	2	12	4	2
<i>Rubus rosifolius</i>	19	26	9	22	30	19
<i>Schinus terebinthifolius</i>	22	12	29	23	19	26
<i>Solanum auriculatum</i>	5	19	3	11	17	6
<i>Stachytarpheta indica</i>	20	27	32	7	32	29
<i>Syzygium jambos</i>	8	2	16	28	1	11
<i>Tibouchina viminea</i>	32	29	17	33	9	23
<i>Trema orientalis</i>	27	32	31	27	26	32
<i>Tristemma mauritianum</i>	21	24	30	14	29	28
<i>Zantedeschia aethiopicum</i>	33	33	25	29	33	33

potential rate of spread which was estimated by calculating the deviations from the regression of the mean importance value over all transects on the estimated age of the invasion (based on the earliest record we could trace in the Réunion botanical literature for the species having established breeding populations on the island). Species with large positive deviations from this regression were ranked as having a high potential rate of spread. This basic ranking was modified by considerations of the biology of the various species (e.g. wind-dispersed seed, bird-dispersed seed, and mechanically dispersed propagules) and their dispersion patterns observed on the island. 'E' was the *ecological-impact ranking* and was the most difficult to make, being based entirely on our subjective impressions, as there is a complete lack of scientific data on this aspect of invasions on La Réunion.

In general, we ranked ecological impacts highest where a species was observed to form dense, tall, virtually monospecific, stands in the absence of severe human disturbance, e.g. *Syzygium jambos* along the river in Grande Chaloupe Valley, and along gulleys in various of the older lava-flows at Grand Brûlé. Thus, the ability to penetrate primary forests which have not experienced human disturbance, and to form dense stands therein, was also ranked highly (e.g. *Ligustrum robustum* and *Fuchsia magellanica*), as was the apparent ability of a species to interrupt primary successions (e.g. *Casuarina equisetifolia* on lava-flows). Creeping plants which formed dense tangles in forest gaps and had the potential to destabilize forest processes further by breaking the canopies of native trees during high winds, were also ranked as having high ecological impacts. e.g. *Rubus alceifolius* and *Lantana camara*. Species forming dense stands which were likely to reduce the densities of native plant species, e.g. *Hedychium gardnerianum* and *Tibouchina viminea*, were ranked more highly than species which tended to form low-density stands in undisturbed habitats, e.g. *Fuchsia boliviana*. All these rankings must only be regarded as first approximations, and the overall priority ranking that they give rise to is merely a working hypothesis which will require modification in the light of future additions to knowledge.

Psidium cattleianum received the highest priority ranking. This agrees with the findings of Cadet (1980), whose map of this species' distribution on the island includes virtually all of the native forest remnants. The alien creepers, *Rubus alceifolius* and *Lantana camara*, emerged as the next-highest priority species. *Ligustrum robustum*, *Hedychium gardnerianum*, *Solanum auriculatum*, and *Fuchsia magellanica*, are all considered high-priority species which have the potential to disrupt native forest ecosystems. The two *Boehmeria* species also received high priority rankings, mainly because they were ranked very highly as regards the current (A) and potential future (C) extent of their infestations and also because of their rates of spread (D). The mat-forming composite *Erigeron karwinskianus* is the only herbaceous species included in the top ten priority species. It achieved this ranking because of its apparently high rate of spread (its wind-borne achenes have already made it one of the island's most widely-dispersed alien species), the difficulty with which it could be controlled on the cliff habitats that it favours, and the large area of this habitat which occurs on the island.

CONCLUSIONS

Our survey has indicated that alien plant invasions are widespread in the remnant native ecosystems of La Réunion. Outside these remnants, alien plants completely dominate the modern Réunion landscapes. The situation is, however, not hopeless, as most of the native ecosystem remnants are still in reasonable condition. It is imperative that the appropriate actions be set in motion to halt the further deterioration of these habitats supporting remnants of native ecosystems, the ecosystems themselves, and the spread of invasive alien plants.

An overall policy is needed regarding the management of alien plants in native vegetation on La Réunion. It is suggested that, when such a policy has been formulated, the appropriate management strategy should include elements aimed at: (1) limiting the human-induced perturbations of tracts of native vegetation involving mainly the further clearance of primary forest and such practices as forest road-building in hitherto undisturbed areas; (2) slowing the rate of further alien-plant introductions to the island; (3) controlling certain species on an island-wide basis; and (4) controlling other species within proclaimed Intensive Control Areas (cf. Macdonald, 1989). If such a strategy is effectively implemented, we are confident that representative examples of the native ecosystems of La Réunion can be conserved in perpetuity. Without timely action, however, these remnants will be totally transformed by alien plant invasions.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Jacques Figier, Université de La Réunion, for field assistance and help in identifying plant specimens. We are also grateful to Professor René Robert, Université de La Réunion, and Marylène Ferrère, Conseil Régional de La Réunion, for facilitating our work on La Réunion. We thank the Office National des Forêts for allowing us to work in the Mare Longue Nature Reserve. The Conseil Régional de La Réunion provided much-appreciated logistical support. This survey was supported by funds from a grant from the Conseil Régional to C. Thébaud. Nicholas Polunin, Adrien Finzi, and an anonymous reviewer, made very helpful comments on the typescript.

SUMMARY

Although most of the lowland endemic forests of the mountainous Indian Ocean island of La Réunion have been converted by Man to other land-uses, relatively intact ecosystems still survive at higher elevations. Given the particular conservational value of these remnants of primary forest, detailed knowledge of the threats faced by these native ecosystems was urgently needed. Accordingly we conducted field surveys through the various plant communities on the island in order to answer particular questions regarding the vulnerability of native vegetation remnants to invasive, introduced plant species.

Our results indicated that most invaders colonize human-disturbed sites most successfully. However, such alien plants are also frequent in the Réunion primary forest remnants, with at least 62 species penetrating into areas which have experienced no or little human disturbance. Nevertheless, the forest remnants were still mainly dominated by indigenous or endemic plant species and maintain what is, presumably, their original vegetational structure.

The most threatening plant invaders are the trees *Psidium cattleianum* and *Ligustrum robustum*, the bramble *Rubus alceifolius*, the shrubs *Fuchsia magellanica* and *Lantana camara*, and the herbaceous *Hedychium gardnerianum*, *Boehmeria macrophylla*, and *Boehmeria penduliflora*.

We found the early stages of primary succession on young volcanic sites to be dominated by aggressively expanding populations of alien species. It appears very unlikely that native species will replace the invaders as the succession proceeds, and furthermore the survival of many indigenous species probably hinges on the active control of alien species.

In order for alien plant management efforts to be successful, we propose a priority ranking based on the current and potential future extent of specific infestation, the rate of spread, the difficulty with which a species can be controlled, and its ecological impact on the areas invaded.

Finally, the long-term survival of the Réunion ecosystems depends largely upon the drawing up and implementation of an adequate overall conservation policy regarding human-caused invasions by alien plants in the native vegetation.

REFERENCES

- BARRE, N. & BARAU, A. (1982). *Oiseaux de La Réunion*. Cazal, St-Denis, La Réunion: 196 pp., illustr.
- BOSSER, J., CADET, T., GUEHO, J. & MARAIS, W. (Eds) (1976–87 and in prep.) *Flore des Mascareignes: La Réunion, Maurice, Rodrigues*. MSIRI, Mauritius, ORSTOM, Paris, France & Royal Botanical Garden, Kew, England, UK: 1017 pp., illustr.
- BROCKIE, R.E., LOOPE, L.L., USHER, M.B. & HAMANN, O. (1988). Biological invasions of island nature reserves. *Biological Conservation*, 44, pp. 9–36.
- CADET, T. (1974). Etude sur la végétation des Hautes Altitudes de l'île de La Réunion (Océan Indien). *Vegetatio*, 29, pp. 121–30.
- CADET, T. (1980). *La Végétation de l'île de La Réunion: Etude Phytécologique et Phytosociologique*. (PhD thesis, Université d'Aix-Marseille.) Imprimerie Cazal, St-Denis, La Réunion, France: 312 pp., illustr.
- CADET, T. & FIGIER, J. (1985). *La Réserve de Mare Longue, Etude Floristique et Ecologique*. (Unpubl. Report.) Université de La Réunion, St-Denis, La Réunion, France: 38 pp. + 2 appendices, illustr. (mimeogr.).
- CHEKE, A.S. (1987a). An ecological history of the Mascarene Islands, with particular reference to extinctions and introductions of land vertebrates. Pp. 5–89 in *Studies of Mascarene Island Birds* (Ed. A.W. DIAMOND). Cambridge University Press, Cambridge, England, UK: 458 pp.
- CHEKE, A.S. (1987b). The ecology of the surviving native landbirds of Réunion. Pp. 301–58 in *Studies of Mascarene Island Birds* (Ed. A.W. DIAMOND). Cambridge University Press, Cambridge, England, UK: 458 pp.
- DOUMENGE, C. & RENARD, Y. (1989). *La Conservation des Ecosystèmes forestiers de l'île de La Réunion*. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, England, UK: viii + 95 pp., illustr.
- DUPONT, J., GIRARD, J.C. & GUINET, M. (1989). *Flore en Détresse: le Livre Rouge des Plantes Indigènes Menacées à La Réunion*. SREPEN, St-Denis, La Réunion, France: 133 pp., illustr.
- KNIGHT, R.S. (1986). A comparative analysis of fleshy fruit displays in alien and indigenous plants. Pp. 171–8 in *The Ecology and Management of Biological Invasions in Southern Africa* (Eds I.A.W. MACDONALD, F.J. KRUGER & A.A. FERRAR). Oxford University Press, Cape Town, South Africa: 324 pp.
- LAVERGNE, R. (1978). Les pestes végétales de l'île de La Réunion. *Info-Nature Ile de La Réunion*, 16, pp. 9–60, illustr.
- LORENCE, D.H. & SUSSMAN, R.W. (1986). Exotic species invasion into Mauritius wet forest remnants. *Journal of Tropical Ecology*, 2, pp. 147–62.
- MACDONALD, I.A.W. (1983). Alien trees, shrubs and creepers invading indigenous vegetation in the Hluhluwe-Umfolozi Game Reserves Complex in Natal. *Bothalia*, 14, pp. 949–59.
- MACDONALD, I.A.W. (1989). *Stratégie de Recherche et de Gestion pour le Contrôle à Long-terme des Pestes Végétales à La Réunion*. Unpubl. Report to the Conseil Régional de La Réunion, 16 pp. + 2 appendices (mimeogr.).
- MACDONALD, I.A.W. & JARMAN, M.L. (Ed.) (1984). *Invasive Alien Organisms in the Terrestrial Ecosystems of the Fynbos Biome, South Africa*. South African National Scientific Programmes Report 85, CSIR, Pretoria, South Africa: 72 pp.
- MACDONALD, I.A.W. & JARMAN, M.L. (Eds) (1985). *Invasive Alien Plants in the Terrestrial Ecosystems of Natal, South Africa*. South African National Scientific Programmes Report 118, CSIR, Pretoria, South Africa: 88 pp.
- MACDONALD, I.A.W. & NOTT, T.B. (1987). Invasive alien organisms in central South West Africa/Namibia: Results of a reconnaissance survey conducted in November 1984. *Madoqua*, 15, pp. 21–34.
- MACDONALD, I.A.W. & RICHARDSON, D.M. (1986). Alien species in terrestrial ecosystems of the Fynbos biome. Pp. 77–91 in *The Ecology and Management of Biological Invasions in Southern Africa* (Ed. I.A.W. MACDONALD, F.J. KRUGER & A.A. FERRAR). Oxford University Press, Cape Town, South Africa: 324 pp.
- MACDONALD, I.A.W., ORTIZ, L., LAWESSON, J.E. & NOWAK, J.B. (1988a). The invasion of highlands in Galápagos by the Red Quinine-tree *Cinchona succirubra*. *Environmental Conservation*, 15, pp. 215–20, illustr.
- MACDONALD, I.A.W., CABANILLA, G., CALVOPINA, L., CARVAJAL, F., CRUZ, F., ESCOBAR, J., FOSBERG, F.R., GORDILLO, J., MOTOOKA, P., OCHOA, H., ORTIZ, L., SALGADO, F., SAMANIEGO, A., SIVINTA, B., SMITH, C., STONE, C., TUPIZA, A. & VRIES, T. DE (1988b). Introduced organisms. Pp. 64–90 in *Summary Report of the International Workshop on Botanical Research and Management in Galápagos, 1987*. Galápagos National Park Service and Charles Darwin Research Station, Santa Cruz Island, Galápagos, Ecuador: 105 pp.
- MIGUET, J.M. (1980). Régénération et reconstitution de forêts naturelles à l'île de La Réunion. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 34, pp. 3–22.
- MOORS, P.J. (Ed.) (1985). *Conservation of Island Birds: Case Studies for the Management of Threatened Island Species*. International Council for Bird Preservation, Cambridge, England, UK: 271 pp.
- PERRY, R. (Ed.) (1984). *Key Environments: Galápagos*. Pergamon Press, Oxford, England, UK: 321 pp., illustr.
- RUTHERFORD, M.C., PRESSINGER, F.M. & MUSIL, C.F. (1986). Standing crops, growth rates and resource use efficiency in alien plant invaded ecosystems. Pp. 189–99 in *The Ecology and Management of Biological Invasions in Southern Africa* (Eds I.A.W. MACDONALD, F.J. KRUGER & A.A. FERRAR). Oxford University Press, Cape Town, South Africa: 324 pp.
- SAINT-VINCENT, J.B.G.M. BORY DE (1804). *Voyage Dans les Quatre Principales Iles des Mers Australes d'Afrique fait par Ordre du Gouvernement Pendant les Années Neuf et Dix de la République (1801 et 1802), avec l'Histoire de la Traversée du Capitaine Baudin jusqu'au Port-Louis de l'île Maurice*. F. Buisson, Paris, France: vol. I, xii + 408 pp.; vol. II, 431 pp.; vol. III, 473 pp.; Atlas, 58 plates, illustr.
- SCHOFIELD, E.K. (1989). Effects of introduced plants and animals on island vegetation: examples from the Galápagos Archipelago. *Conservation Biology*, 3, pp. 227–38, illustr.
- SMITH, C.W. (1985). Impact of alien plants on Hawaii's native biota. Pp. 180–225 in Stone & Scott (*op. cit.*).
- STONE, C.P. & SCOTT, J.M. (Eds) (1985). *Hawaii's Terrestrial Ecosystems: Preservation and Management*. Cooperative National Park Resources Studies Unit, University of Hawaii, Honolulu, Hawaii, USA: xxviii + 584 pp., illustr.
- STRAHM, W.A. (in press). Conservation of the Mascarene flora with some notes on Aldabra. In *The Conservation of Island Floras* (Ed. D. Bramwell).
- THÉBAUD, C. (1989). *Contribution à l'Etude des Plantes Etrangères Envahissantes à l'île de La Réunion*. Unpubl. Report to the Conseil Régional de La Réunion, 49 pp. (mimeogr.).
- USHER, M.B., KRUGER, F.J., MACDONALD, I.A.W., LOOPE, L.L. & BROCKIE, R.E. (1988). Ecology of biological invasions into nature reserves: An introduction. *Biological Conservation*, 44, pp. 1–8.
- VITOUSEK, P.M. (1988). Diversity and biological invasions of oceanic islands. Pp. 181–9 in *Biodiversity* (Ed. E.O. WILSON). National Academy Press, Washington, DC, USA: xiii + 521 pp., illustr.

Chapitre 6

Fragmentation des forêts et invasions
biologiques sur les coulées volcaniques
à l'Ile de La Réunion.

INTRODUCTION

La compréhension des conséquences biologiques de la fragmentation devient cruciale pour aborder les problèmes de conservation d'un nombre croissant d'écosystèmes (Simberloff 1988, 1992; Saunders *et al.* 1991; Heywood & Stuart 1992; Terborgh 1992). Les systèmes volcaniques de type hawaïen créent des conditions uniques où les écosystèmes forestiers sont fragmentés naturellement. Lors des éruptions, les coulées peuvent laisser intacts des lambeaux forestiers isolés dans des champs de laves, connus à Hawaï'i sous le nom de kipukas (Carlquist 1980; Heliker 1989; Kaneshiro 1989).

A l'île de La Réunion, où une grande partie des forêts de basse altitude (< 500 m) a été sévèrement modifiée par les activités humaines (Cadet 1977; Cheke 1987a), ces lambeaux forestiers épargnés par les coulées volcaniques comptent parmi les derniers restes de forêt tropicale de basse altitude. Ils sont répartis sur des coulées ou entre des coulées d'âges différents, sur les pentes du volcan actif du Piton de La Fournaise. Certains de ces kipukas ont néanmoins été perturbés par des activités humaines temporaires, d'autres ne semblent pas avoir été touchés.

Dans les écosystèmes insulaires comme à La Réunion, les effets de la fragmentation peuvent être exacerbés par les invasions d'organismes introduits. Beaucoup d'études ont montré que les îles océaniques subissent un taux élevé d'invasions par les plantes exotiques qui peuvent avoir un impact significatif sur les communautés végétales indigènes (Smith 1985; Lorence & Sussman 1986; Vitousek 1988; Lawesson 1990). A La Réunion, parmi 1100 taxons recensés de plantes introduites depuis 3 siècles de colonisation humaine, au moins 460 se sont naturalisés (Macdonald *et al.* 1991). Cependant l'impact à long terme du phénomène de fragmentation combiné aux invasions biologiques reste peu documenté.

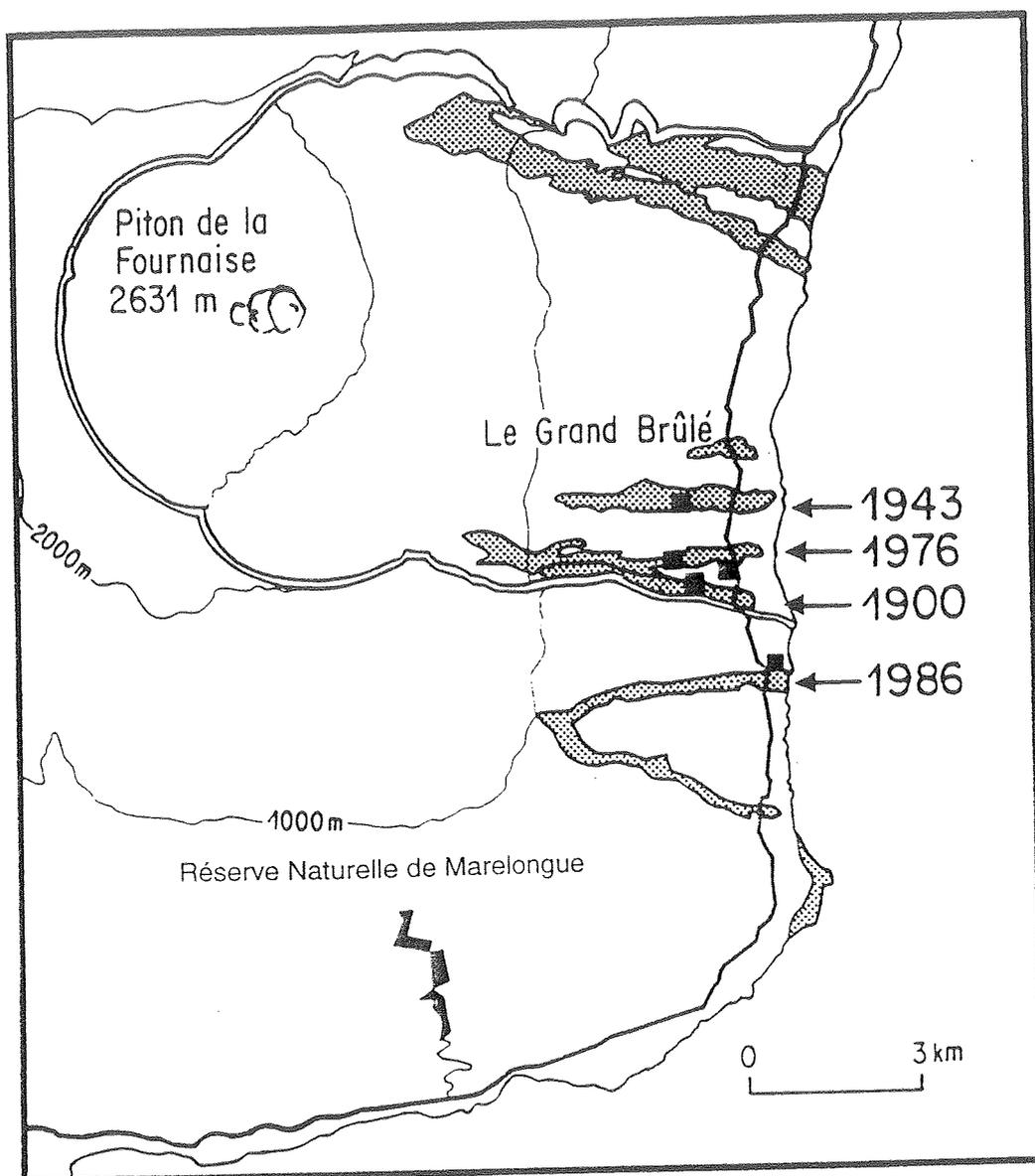


Figure 1. Localisation de la zone d'étude au sud-est de La Réunion.

Cette situation à La Réunion, fournit une opportunité unique pour examiner comment les processus de colonisation d'un substrat récent à partir de forêts fragmentées sont affectés par les plantes introduites.

Les patrons de recolonisation des coulées seront analysés en répondant aux questions suivantes :

Quelle est la richesse de ces lambeaux forestiers en espèces indigènes?

Quels effets ont-ils dans la recolonisation des coulées volcaniques et à quelle distance?

Favorisent-ils le maintien et la recolonisation d'espèces indigènes ou l'invasion d'espèces exotiques?

ZONE D'ÉTUDE

La zone d'étude est située au Sud-est de La Réunion entre 100 et 250 m d'altitude sur les coulées du Piton de La Fournaise (Figure 1). Entre 1900 et 1980, ce volcan, de type hawaïen, a produit en moyenne, une éruption tous les 18 mois (Bachelery 1981). Depuis 300 ans, 95% des coulées basaltiques produites sont localisées dans une caldeira de 8 x 13 km (Stieljes 1986), ouverte à l'est sur la mer. Cette partie de l'île reçoit des précipitations annuelles comprises entre 4 et 6 m (Robert, 1986, période 1958-1980). Bien que la plupart des éruptions aient lieu fréquemment dans l'espace restreint de la caldeira, les coulées anciennes ne sont pas totalement recouvertes par des laves récentes. Lors d'une éruption, quand la coulée atteint une zone boisée, si la température de la lave n'est pas trop élevée, elle peut laisser des poches de végétation intactes et non incendiées, créant ainsi des kipukas. Dans la caldeira, ces îlots de terrains anciens entourés de laves plus récentes sont plus fréquents à basse altitude dans la région du Grand Brûlé. Il est plus difficile d'observer ces kipukas à plus haute altitude entre le Grand Brûlé et le cône terminal où les coulées sont plus rapprochées dans le temps. En particulier depuis une dizaine d'années,

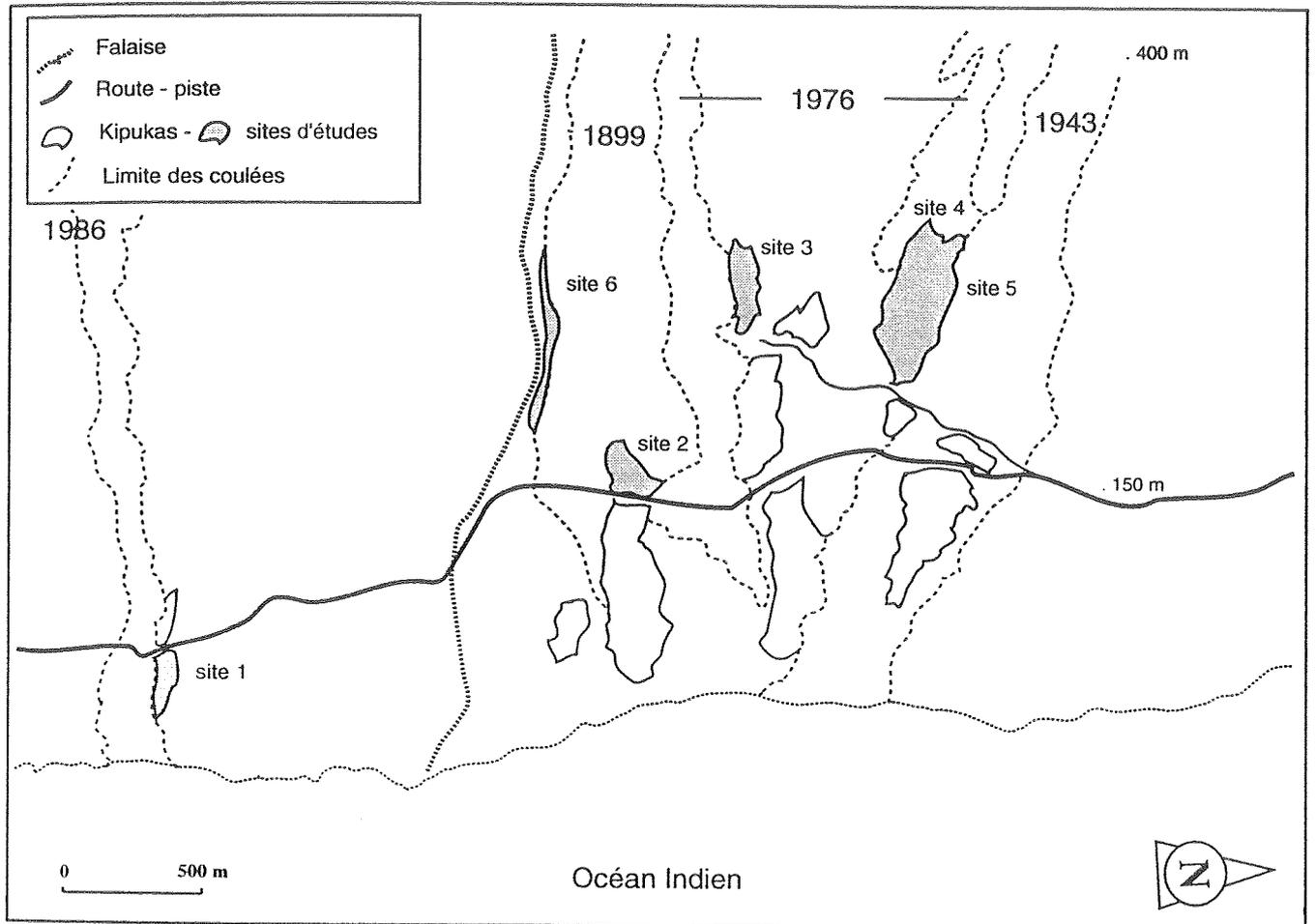


Figure 2a. Emplacement des sites d'études (1 à 6) par rapport aux coulées volcaniques et aux différents kipukas sélectionnés (zones ombrées)

l'activité du Piton de La Fournaise est principalement localisée sur les flancs Est du cône terminal (2000-2631m) (Bachelery comm. pers.).

Dans le secteur Sud du Grand Brûlé, plusieurs kipukas forment des lambeaux forestiers de petite taille (0,5 à 15 ha), très nettement repérables sur photos aériennes. Ces petits boisements sont dominés par une strate arborée et s'individualisent nettement des coulées environnantes qui sont essentiellement recouvertes par une strate muscinale et herbacée. Les couronnes des arbres et des arbustes adultes dans les kipukas s'étendent entre 4 et 10 m de hauteur.

L'analyse en stéréoscopie de photographies couleurs et infra-rouge récentes nous a permis d'identifier au préalable, 9 zones potentiellement intéressantes.

Cinq de ces kipukas d'une surface de 2 à 12 ha ont été retenus pour notre étude, selon deux critères sur le terrain :

- Un impact nul ou réduit des interventions humaines sur la végétation des kipukas.
- Une limite nette entre le substrat des kipukas et les coulées de lave environnantes.

4 kipukas sont localisés à l'intérieur de la caldeira et un seul est situé à l'extérieur, sur le versant Sud (Figure 2a). Ces îlots de végétation sont dominés par des arbres atteignant en moyenne 10 m de hauteur. Le substrat est constitué par des laves basaltiques non altérées produites par des coulées anciennes qui ne sont pas datées. Néanmoins la structure de la végétation est très semblable à celle des forêts humides de basse altitude qui subsistent encore dans la région de Saint-Philippe comme à Marelongue ou au Baril, sur des coulées âgées de 400 et 600 ans.

Les sites d'étude, au nombre de 6, sont composés d'un kipuka et d'une coulée adjacente relativement récente (entre 5 et 92 ans). Dans le cas d'un kipuka bordé par 2 coulées d'âge différent (15 et 48 ans), deux sites d'étude ont été retenus.

Les kipukas des sites 2, 3 et 4 sont en bordure de la coulée 1976. Dans le dernier site, le kipuka est commun au site 5 qui concerne la coulée 1943. Dans le site 1, à l'extérieur de la caldeira, le kipuka borde la coulée 1986, la plus récente de la zone d'étude. La coulée la plus ancienne de 1899, située au pied du rempart Sud de la caldeira concerne le 6ème site.

MÉTHODES

Dans chaque site, des transects ont été placés perpendiculairement à la lisière entre le kipuka et la coulée qui le borde : trois transects de 60 mètres de longueur dans chacun des sites 1, 2, 3, 4, 5; deux transects dans le site 6 qui est particulièrement difficile d'accès. Les transects sont espacés les uns des autres d'une vingtaine de mètres (Figure 2b).

Chacun des transects est constitué de 20 quadrats de 2x2 m, espacés tous les mètres. 4 quadrats sont placés à l'intérieur du kipuka, la limite entre le kipuka et la coulée étant déterminée par la base des grands arbres les plus proches de la coulée. 4 quadrats sont placés dans une bande de 12 mètres de large que nous appelons de manière conventionnelle la zone de lisière. Dans cette zone de lisière, jusqu'à une dizaine de mètres du kipuka, le substrat peut présenter une physionomie différente du reste de la coulée, due à la présence parmi les blocs de lave, de troncs d'arbres plus ou moins calcinés par le précédent front de la coulée. 12 autres quadrats sont situés dans la zone de la coulée, entre 12 et 48 m depuis la limite du kipuka.

Dans chacun des quadrats de 4m², ont été recensés tous les individus ligneux de taille supérieure à 25 cm de hauteur. Les individus de plus petite taille qui ont été exclus, ont une installation en générale récente (<1 an) et une survie incertaine. Après identification de l'espèce, chaque individu a été rangé dans une des classes de taille suivantes : 0,25-1 m; 1-4 m; >4 m. Les individus de la première classe de taille sont classés dans les plantules. A partir de 1 m de hauteur la plupart des individus produisent des fleurs et des fruits, ils sont classés dans la catégorie adulte.

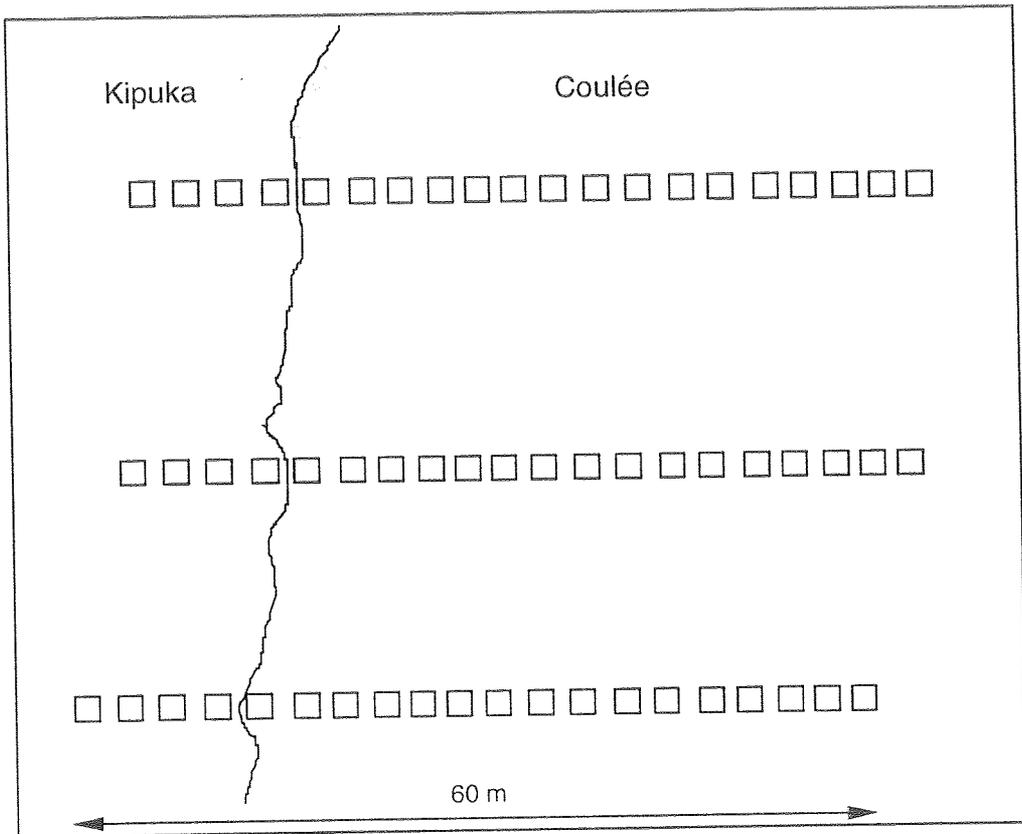


Figure 2b. Position des transects dans chaque site, un carré représente une parcelle de 2m x 2m.

Tableau 1. Fréquence et abondance des espèces selon les sites, selon leur origine (indigènes-exotiques), leur mode de dissémination (anémochores-zochores) et leur type biologique (1 arbre, 2 arbuste, 3 sous-arbrisseau, 4 liane). Le nombre d'individus sur la coulée a été ramené à la densité /272 m².

Espèce	Type	Fréquence			Abondance		
		Forêt	Lisière	Coulée	Forêt	Lisière	Coulée
<i>Agauria salicifolia</i>	1	5	5	6	12	132	274
<i>Cyathea borbonica</i>	1	6	2	3	63	2	1
<i>Nuxia verticillata</i>	1	3	4	3	15	53	9
<i>Weimannia tinctoria</i>	1	1	1	1	1	1	1
<i>Blechnum tabulare</i>	2	0	1	2	0	1	3
<i>Senecio ambavilla</i>	2	1	4	4	2	29	39
<i>Stoebe passerinoides</i>	2	0	1	3	0	1	2
<i>Danais fragrans</i>	4	5	5	5	86	57	10
Total indigènes anémochores					179	276	337
<i>Acanthophoenix rubra</i>	1	2	0	1	3	0	1
<i>Antirhea borbonica</i>	1	6	6	5	78	67	12
<i>Aphloia thaeiformis</i>	1	4	5	3	18	27	5
<i>Callophyllum tacamahaca</i>	1	3	2	0	23	15	0
<i>Casearia coriacea</i>	1	3	1	1	20	1	1
<i>Coffea mauritiana</i>	1	1	0	0	1	0	0
<i>Doratoxylon apetalum</i>	1	6	6	5	163	80	9
<i>Dracaena reflexa</i>	1	1	2	0	3	4	0
<i>Ficus lateriflora</i>	1	2	0	0	2	0	0
<i>Ficus mauritiana</i>	1	4	1	1	6	2	1
<i>Ficus reflexa</i>	1	2	2	2	2	3	1
<i>Gaertnera vaginata</i>	1	4	3	1	169	21	1
<i>Geniostoma borbonicum</i>	1	2	3	1	11	13	9
<i>Labourdonnaisia calophylloides</i>	1	4	2	0	31	3	0
<i>Memecylon confusum</i>	1	3	1	1	12	1	1
<i>Mimusops maxima</i>	1	1	0	0	13	0	0
<i>Molinaea alternifolia</i>	1	4	4	1	119	27	1
<i>Ocotea obtusata</i>	1	5	4	2	46	11	1
<i>Pandanus purpurascens</i>	1	3	0	0	15	0	0
<i>Pittosporum senacia</i>	1	5	4	3	19	17	1
<i>Polyscias repanda</i>	1	3	4	3	18	19	1
<i>Sideroxylon borbonicum</i>	1	3	2	4	15	9	9
<i>Syzygium borbonicum</i>	1	6	2	1	21	4	1
<i>Xylopia richardii</i>	1	1	1	0	4	1	0
<i>Chassalia corallioides</i>	2	4	1	0	91	1	0
<i>Cordylina mauritiana</i>	2	0	1	0	0	2	0
<i>Cnestis glabra</i>	4	3	1	0	6	1	0
<i>Mussaenda arcuata</i>	4	0	0	2	0	0	1
<i>Piper pyriforme</i>	4	4	3	1	12	6	1
<i>Smilax anceps</i>	4	4	2	2	8	5	6
Total indigènes zoochores					929	340	57
<i>Casuarina equisetifolia</i>	1	0	1	2	0	1	10
<i>Boehmeria macrophylla</i>	2	3	2	1	9	9	5
<i>Boehmeria penduliflora</i>	2	1	3	3	8	175	175
<i>Stachytarpheta indica</i>	3	0	0	1	0	0	3
Total exotiques anémochores					17	185	193
<i>Diospyros digyna</i>	1	1	0	0	32	0	0
<i>Litsea glutinosa</i>	1	3	3	1	20	7	1
<i>Psidium cattleianum</i>	1	5	5	3	129	178	73
<i>Psidium guajava</i>	1	0	0	1	0	0	1
<i>Syzygium cumini</i>	1	0	2	1	0	5	3
<i>Syzygium jambos</i>	1	1	1	0	25	4	0
<i>Trema orientalis</i>	1	0	3	2	0	4	1
<i>Ardisia crenata</i>	2	4	2	1	720	235	7
<i>Lantana camara</i>	2	0	1	1	0	2	5
<i>Rubus alceifolius</i>	2	6	6	3	124	62	11
<i>Rubus rosifolius</i>	2	1	2	1	14	9	1
<i>Schinus terebenthifolius</i>	2	0	4	3	0	6	8
<i>Tristemma mauritianum</i>	3	4	6	5	49	48	42
<i>Lonicera confusum</i>	4	1	2	0	15	10	1
<i>Passiflora suberosa</i>	4	0	0	1	0	0	1
Total exotiques zoochores					1128	570	152
<i>Desmodium incanum</i>	3	0	0	1	0	0	1
<i>Desmodium ramosissimum</i>	3	0	0	1	0	0	3
<i>Ipomoea batatas</i>	4	0	1	1	0	2	1
TOTAL					2253	1373	744

RÉSULTATS ET DISCUSSION

1/Abondance et fréquence des espèces dans l'ensemble des sites d'études et dans les kipukas

L'ensemble des sites échantillonnés regroupe 60 espèces ligneuses > 0.25 m de hauteur, recensées sur un total de 340 quadrats de 4 m² c'est à dire une surface totale de 1360 m² (Tableau 1). Ces espèces se répartissent en 38 indigènes et 22 exotiques, avec dans chaque groupe une majorité d'espèces à fruits charnus potentiellement disséminées par les animaux.

A l'intérieur des kipukas, 45 espèces dont seulement 11 exotiques, ont été inventoriées dans un ensemble de 68 quadrats. Au niveau du nombre total d'individus ligneux, on n'observe pas de nette dominance des plantes exotiques par rapport aux indigènes. Dans l'ensemble, les kipukas présentent une forte abondance de plantes à fruits charnus.

Sur les substrats relativement récents, en lisière et sur la coulée, la richesse spécifique atteint 55 espèces dont 21 exotiques. Dans la zone de lisière, les espèces exotiques à fruits charnus constituent le groupe dominant en nombre d'individus. Inversement sur la coulée ce sont les espèces indigènes anémochores qui atteignent la plus forte abondance. Cette abondance est essentiellement due à un arbre pionnier indigène, *Agauria salicifolia* (Ericacée).

Les plantes ligneuses comptées à l'intérieur des kipukas se répartissent en 32 espèces d'arbres, 7 arbustes, 1 sous-arbrisseau et 5 lianes. Huit espèces sont anémochores et 37 espèces sur 45 produisent des fruits charnus potentiellement disséminés par les animaux essentiellement par les oiseaux. Parmi les espèces des kipukas, les plantes indigènes se

Tableau 2. Classement des espèces rencontrées dans l'ensemble des sites échantillonnés selon leur fréquence dans les lambeaux forestiers (1ère colonne). Leur fréquence sur les lisières ou les coulées est indiquée en 2ème colonne.

Espèces	Famille	Fréquence	
		Forêt	Lisière + Coulée
<i>Antirhea borbonica</i>	<i>Rubiaceae</i>	6	6
<i>Cyathea borbonica</i>	<i>Cyatheaceae</i>	6	3
<i>Doratoxylon apetalum</i>	<i>Sapindaceae</i>	6	6
<i>Rubus alceifolius</i>	<i>Rosaceae</i>	6	6
<i>Syzygium sp.</i>	<i>Myrtaceae</i>	6	3
5 espèces			
<i>Agauria salicifolia</i>	<i>Ericaceae</i>	5	6
<i>Danais fragrans</i>	<i>Rubiaceae</i>	5	5
<i>Ocotea obtusata</i>	<i>Lauraceae</i>	5	4
<i>Pittosporum senacia</i>	<i>Pittosporaceae</i>	5	5
<i>Psidium cattleianum</i>	<i>Myrtaceae</i>	5	5
5 espèces			
<i>Aphloia thaeiformis</i>	<i>Flacourtiaceae</i>	4	5
<i>Ardisia crenata</i>	<i>Myrsinaceae</i>	4	2
<i>Chassalia coralloides</i>	<i>Rubiaceae</i>	4	1
<i>Ficus mauritiana</i>	<i>Moraceae</i>	4	2
<i>Gaertnera vaginata</i>	<i>Rubiaceae</i>	4	3
<i>Labourdonnaisia calophylloides</i>	<i>Sapotaceae</i>	4	2
<i>Molinaea alternifolia</i>	<i>Sapindaceae</i>	4	4
<i>Piper pyrifolium</i>	<i>Piperaceae</i>	4	4
<i>Smilax anceps</i>	<i>Liliaceae</i>	4	2
<i>Tristemma mauritianum</i>	<i>Melastomaceae</i>	4	6
10 espèces			
25 espèces		1 - 3	
15 espèces		0	

répartissent en 28 espèces d'arbres, 2 arbustes et 4 lianes. Les espèces les plus fréquentes sont présentées dans le tableau 2. Au total, 20 espèces sont présentes dans au moins 4 sites. Cinq espèces sont présentes dans tous les sites dont 3 arbres indigènes (*Antirhea borbonica*, *Syzygium sp.*, *Doratoxylon apetalum*), 1 fougère arborescente indigène (*Cyathea borbonica*) et une ronce introduite (*Rubus alceifolius*).

La grande majorité des espèces des kipukas est représentée par des individus > 1 m capables de se reproduire. Toutes les espèces adultes produisent des plantules (0,25-1 m) à l'intérieur des kipukas, à l'exception de *Ficus lateriflora*. Dans chaque kipuka, quelques espèces ont été observées uniquement au stade plantule. Elles existent au stade adulte dans les autres sites et proviennent pour la plupart de semenciers situés en limite des parcelles échantillonnées. Cependant une espèce, *Coffea mauritiana*, présente dans un seul kipuka, n'a été recensée qu'au stade plantule (0,25-1 m). Les espèces dominantes en hauteur (c.a.d. > 4 m) à l'intérieur des kipukas échantillonnés sont au nombre de 32 au total. La composition de la strate arborée varie d'un site à un autre. Sur les 32 espèces de la strate arborée, 16 sont présentes dans un seul kipuka et une seule espèce (*Antirhea borbonica*) est commune aux 5 kipukas.

La richesse spécifique inventoriée dans les îlots forestiers varie entre 16 espèces pour le site 2 et 30 espèces pour le site 4 (Tableau 3). Vingt-cinq espèces sont recensées dans le sixième site qui a été échantillonné sur une plus petite surface (8 parcelles de 4 m² contre 12 parcelles dans les autres cas). Chaque site comprend au moins 3 espèces exotiques, avec un maximum de 8 espèces pour le site 1. Les sites 1 et 2 sont les plus pauvres en richesse spécifique totale et comportent aussi peu d'espèces ligneuses indigènes (12 chacun). Ils correspondent aux deux kipukas les plus perturbés par les activités humaines. Ces îlots forestiers initialement plus étendus en surface, sont traversés par la route principale de cette région. Ces vingt dernières années le sous-bois dans ces forêts a été défriché à plusieurs reprises, les arbres et les arbustes ont été laissés en place pour la culture de la vanille,

abandonnée par période et entretenue ponctuellement certaines années. L'importance des plantes exotiques dans ces deux sites relativement perturbés s'observe aussi au niveau du nombre d'individus (Tableau 3) : les kipukas, dans les sites 3,4,5 et 6, présentent une forte abondance de plantes indigènes à fruits charnus (45 à 75 % des individus); à l'inverse dans les sites 1 et 2, ils sont dominés par les espèces exotiques à fruits charnus qui comptent respectivement 51 et 96 % du nombre total d'individus. Quelles que soient les catégories d'espèces le nombre d'individus total des kipukas varie fortement d'un site à un autre (207 à 686 individus).

Tableau 3. Nombre d'espèces et abondance dans chaque site selon le type de dissémination (anémochores - zoochores) et l'origine des plantes (indigènes - introduites).

Numéro du site	1	2	3	4	5	6
Date de coulée	1986	1976	1976	1976	1943	1899
Plantes Introduites						
zoochores (nb. esp.)	7	4	5	2	5	3
nb. indiv. (%)	106(51)	657(96)	186(40)	35(11)	63(17)	81(37)
anémochores (nb. esp.)	1	0	2	1	0	0
nb. indiv. (%)	7(3)	0	9 (1)	1	0	0
Plantes Indigènes						
zoochores (nb. esp.)	11	9	15	23	18	17
nb. indiv. (%)	91(43)	24(3)	211(45)	246(75)	245(68)	116(54)
anémochores (nb. esp.)	1	3	4	4	4	5
nb. indiv. (%)	3(1)	5(1)	57(12)	45(14)	52(14)	17(7)
Nombre total d'espèces	20	16	26	30	27	25

2/ Fréquence des espèces des kipukas sur les coulées

Le tableau 1 présente la fréquence de chaque espèce dans la zone de coulée, de lisière et les kipukas. Les espèces comptées dans les îlots forestiers peuvent être classées plus précisément pour chaque site, selon leur présence dans les trois zones suivantes : uniquement dans le kipuka, en lisière du kipuka ou encore dans la zone de coulée. Selon leur fréquence dans ces différentes zones on peut distinguer plusieurs grands groupes d'espèces :

Quatre espèces sont toujours observées dans les parcelles en forêt quel que soit le site d'étude (c.a.d. *Ficus lateriflora*, *Mimusops maxima*, *Diospyros digyna*, *Pandanus purpurascens*). Trois de ces espèces d'arbres produisent cependant des plantules en sous-bois mais ne s'installent ni en lisière ni sur le reste de la coulée. Elles produisent des fruits charnus lourds entre 15 et 300 g et de grande taille entre 3 et 7 cm de diamètre. Ce caractère peut expliquer leur faible dispersion à distance des semenciers et leur absence des lisières ou des coulées.

Sept autres espèces (5 arbres, 1 liane, 1 arbuste) présentes dans les kipukas n'apparaissent jamais sur la coulée mais occupent cependant la zone de lisière dans un ou deux sites. C'est le cas de 6 espèces indigènes, (*Calophyllum tacamahaca*, *Chassalia corallioides*, *Cnestis glabra*, *Dracaena reflexa*, *Xylopia richardii*), dans un site, de *Labourdonnaisia calophylloides* dans 2 sites et d'une espèce exotique, *Syzygium jambos*, dans un site. Toutes ces espèces produisent des fruits charnus. Les caractères et les dimensions des fruits sont très variables d'une espèce à l'autre (1 à 5 cm pour la longueur, 0,4 à 23 g pour le poids frais). Les caractères liés à la dispersion expliquent plus difficilement ici la faible colonisation de ces espèces, limitée aux premiers mètres de la coulée dans certains sites. Toutes ces espèces produisent néanmoins des plantules et des juvéniles qui se développent à l'ombre en sous-bois des forêts matures. Leur installation sur les coulées est avant tout

limitée par les changements drastiques des conditions de milieu (lumière, hygrométrie, température).

Six espèces recensées dans au moins 4 sites sont toujours présentes dans les kipukas et sur le substrat neuf, en lisière ou sur la coulée. Ce sont 4 espèces d'arbres indigènes à fruits charnus (*Antirhea borbonica*, *Doratoxylon apetalum*, *Molinea alternifolia*, *Pittosporum senacia*), une ronce exotique, *Rubus alceifolius*, et une liane indigène anémochore, *Danais fragrans*. Quatre autres espèces d'arbres indigènes fréquentes (dans 4 à 6 sites) montrent une distribution spatiale similaire mais dans un des sites, elles occupent la zone de coulée sans être présentes dans le kipuka correspondant. Parmi ces 4 espèces on retrouve une Ericacée anémochore, *Agauria salicifolia*, l'arbre pionnier le plus fréquent sur les coulées récentes (Cadet 1977) et 3 arbres ornithochores, *Aphloia theiformis*, *Polyscias repanda*, *Sideroxylon borbonicum*.

Les autres espèces (23) montrent une distribution variable d'un site à un autre. Ces espèces peuvent être limitées au kipuka dans un site, occuper la zone lisière dans d'autres sites ou la zone de coulée dans certains cas.

Quinze espèces dont 11 exotiques, n'ont pas été recensées dans les parcelles situées en forêt et montrent une dynamique limitée aux coulées. La fréquence de ces espèces est relativement faible, la plupart d'entre elles sont présentes dans 1 à 3 sites. Deux espèces plus fréquentes occupent en particulier la zone de lisière dans 4 sites sur 5 (*Schinus terebenthifolius*) et (*Trema orientalis*) dans 3 sites sur 4. Inversement 6 espèces colonisent uniquement la zone de coulée.

Dans chaque site, la majorité des espèces des kipukas colonisent aussi la lisière ou la coulée adjacente (Tableau 4). Cette distribution est moins marquée sur le site 1 : 10 espèces sont

limitées aux parcelles en forêt, 10 autres espèces de forêt ont produit des juvéniles en lisière mais aucune espèce de forêt n'est encore installée sur la coulée. La colonisation est surtout limitée ici par le substrat récent de la coulée qui date de 5 ans et dont les blocs de basalte sont encore dénudés.

Le nombre d'espèces limitées au kipuka est variable d'un site à un autre et les espèces concernées diffèrent aussi entre les sites. Parmi les espèces au stade adulte, 13 n'apparaissent que dans un seul site, 7 dans 2 ou 3 sites. Sur ce total de 20 espèces de semenciers restreintes à la zone forestière dans au moins un site, 16 produisent en fait des plantules sur la coulée dans d'autres sites à partir du kipuka avoisinant.

Tableau 4. Nombre d'espèces des kipukas classées selon leur présence à l'intérieur du kipuka, en lisière ou sur la coulée.

Num. du site	1	2	3	4	5	6
Date de coulée	1986	1976	1976	1976	1943	1899
Nb. d'espèces des kipukas						
limitées au kipuka	10	3	8	13	6	6
sur la lisière	10	1	10	6	10	2
sur la coulée	0	12	8	11	11	17
total	20	16	26	30	27	25
Espèces limitées à la coulée	7	17	4	11	12	7

3/ Densité des ligneux exotiques et indigènes par type de dissémination selon la distance à la limite du kipuka.

Dans l'ensemble des sites, la densité de ligneux est toujours élevée dans le kipuka, elle diminue assez fortement en lisière pour se stabiliser tout au long de la coulée (Figure 3). Les plantes à fruits charnus constituent le groupe d'espèces dominant dans tous les kipukas. A l'inverse, les zones de lisière et de coulée montrent une forte variabilité entre les sites au niveau de la densité de ligneux et de la proportion des différents groupes d'espèces (anémochores - ornithochores; indigènes - introduites). Les changements de densité du kipuka à la coulée sont présentés pour chaque site par grand groupe d'espèces, avec en premier lieu, les 3 sites sur la coulée 1976 (2,3, et 4) :

Dans le site 3, les plantes à fruits charnus montrent une forte densité de tiges à l'intérieur du kipuka (environ 50 tiges/12 m²) qui chute rapidement dans les premiers quadrats sur la coulée. Parmi ces ligneux en forêt, les plantes introduites atteignent une densité équivalente aux indigènes bien que le site soit éloigné de la route et des zones très envahies situées à plus basse altitude. L'importance des exotiques en sous-bois est liée à la pratique dans ce site d'une culture de vanille aujourd'hui abandonnée. Les ligneux anémochores indigènes sont dominants sur la coulée quelle que soit la distance au kipuka. Ils sont aussi assez bien représentés en forêt. Les anémochores exotiques sont peu présents sur la coulée et en forêt; leur abondance est plus marquée en lisière, à une dizaine de mètres du kipuka.

Concernant la même coulée, le site 4 présente une distribution des ligneux assez semblable au site précédent. Néanmoins seules les ornithochores indigènes sont très abondantes dans les quadrats situés dans le kipuka. Leur abondance diminue aussi plus progressivement sur la coulée et devient minime à une distance de 20 mètres du kipuka. La coulée ici est beaucoup plus envahie par les plantes anémochores exotiques avec des densités

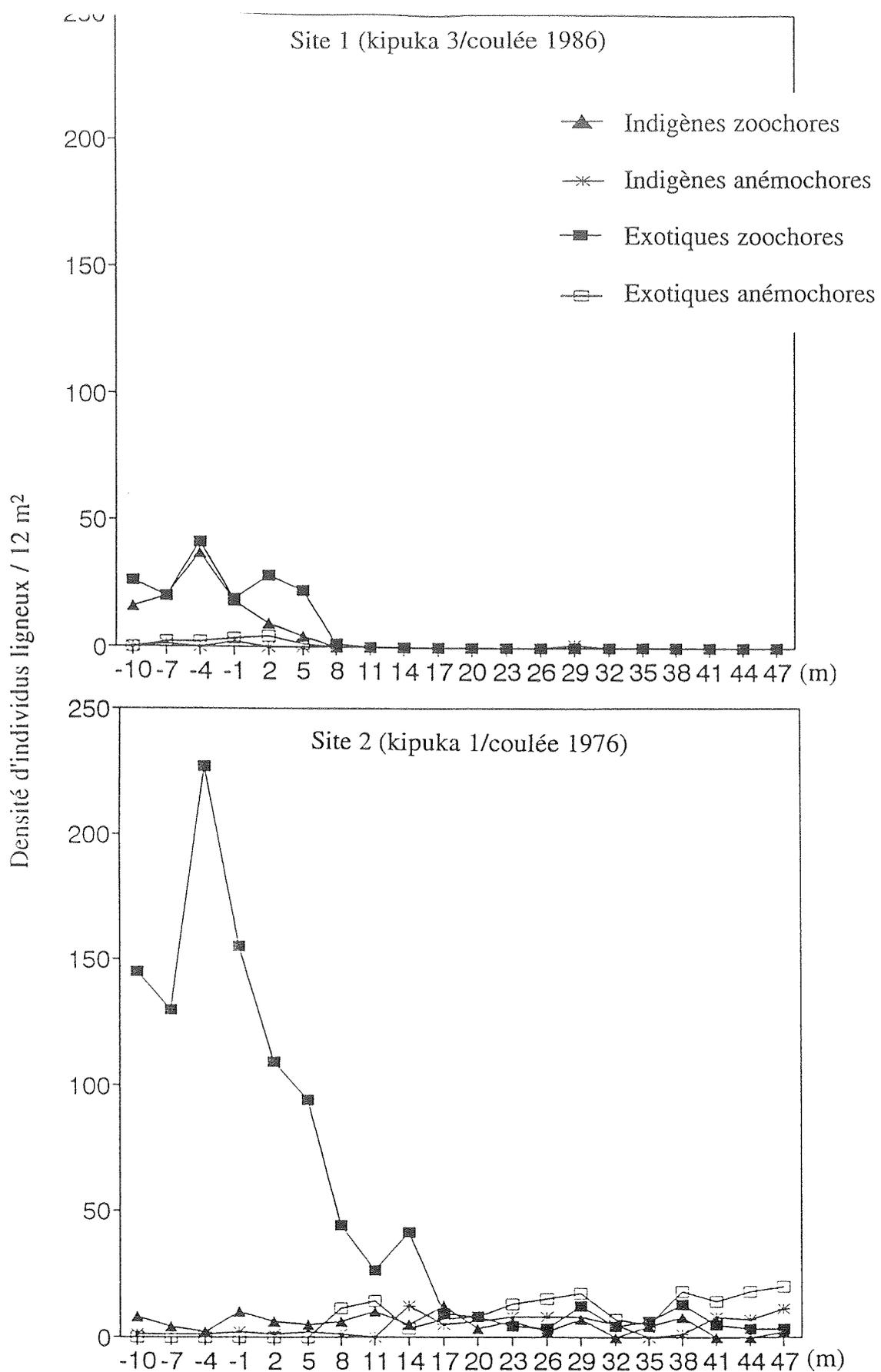


Figure 3. Densité des ligneux selon la distance à la lisière (limite kipuka/coulée) par groupe d'espèces (indigènes - exotiques) (anémochores - zoochores). Chaque point correspond à la somme des individus (hauteur > 25 cm) comptés dans 3 parcelles par site (12 m²) (2 parcelles seulement pour le site 6).

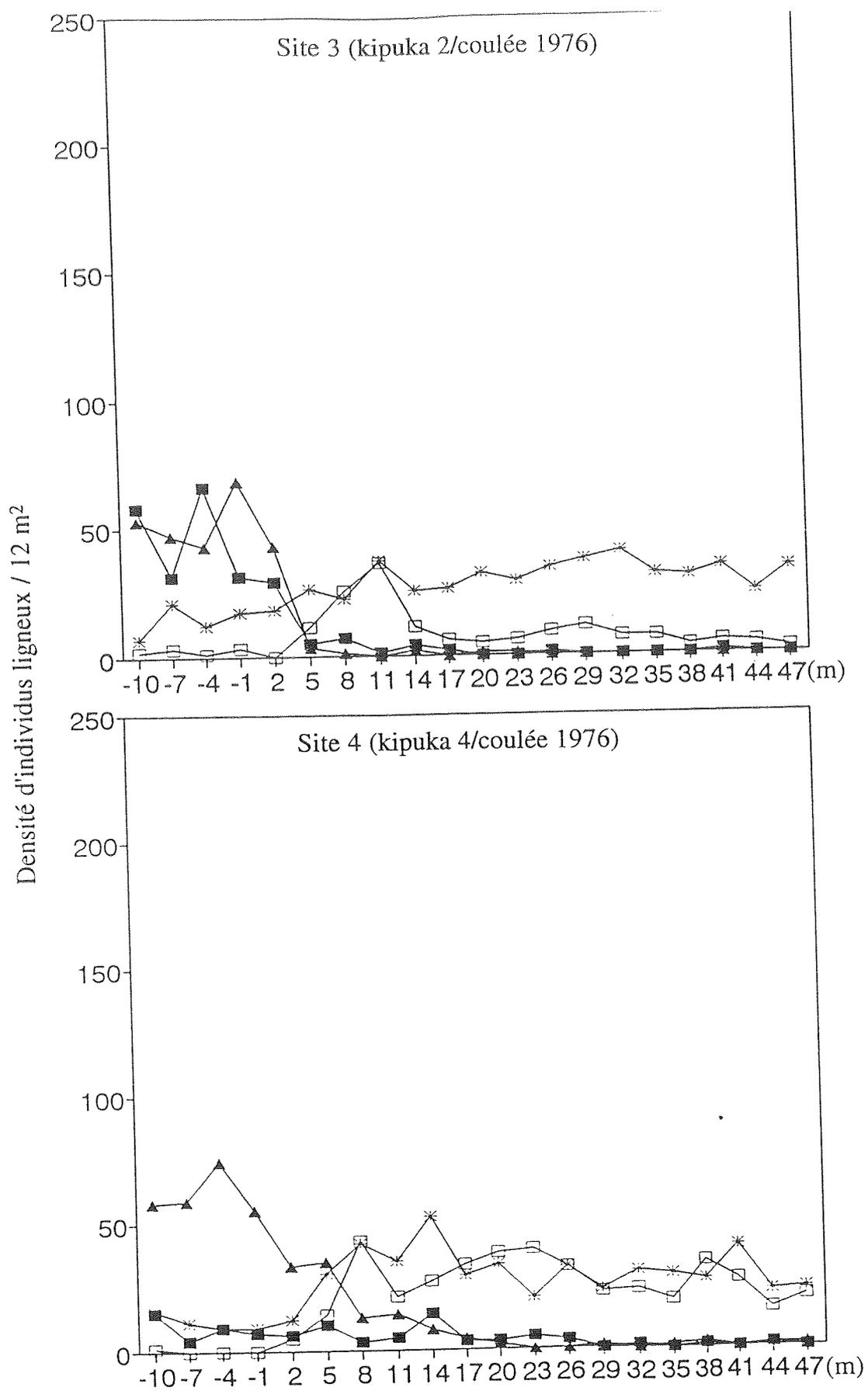


Figure 3 (suite). Densité des ligneux selon la distance à la lisière (limite kipuka/coulée) par groupe d'espèces (indigènes - exotiques) (anémochores - zoochores). Chaque point correspond à la somme des individus (hauteur > 25 cm) comptés dans 3 parcelles par site (12 m²) (2 parcelles seulement pour le site 6).

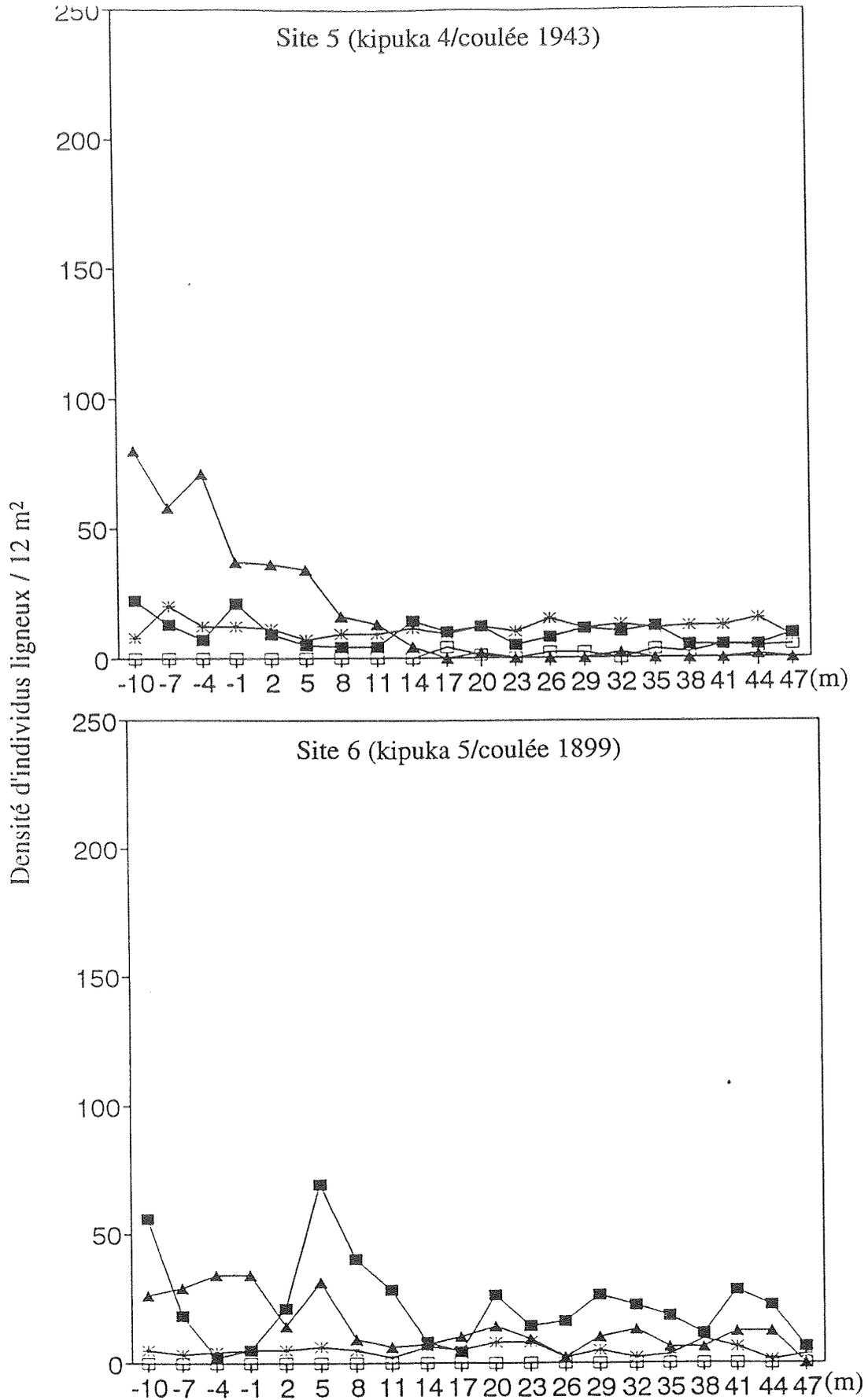


Figure 3 (suite). Densité des ligneux selon la distance à la lisière (limite kipuka/coulée) par groupe d'espèces (indigènes - exotiques) (anémochores - zoochores). Chaque point correspond à la somme des individus (hauteur > 25 cm) comptés dans 3 parcelles par site (12 m²) (2 parcelles seulement pour le site 6).

équivalentes à celles des indigènes. La densité de l'ensemble des anémochores ne semble pas varier avec la distance et atteint 20 à 40 tiges/12 m².

La coulée 1976 sur le site 2 est beaucoup moins colonisée par les ligneux que dans les 2 cas précédents. Les anémochores indigènes en particulier, montrent une très faible dynamique de colonisation. Entre 20 et 50 mètres à distance du kipuka, les plantes dominantes sont d'abord les anémochores exotiques suivies par les exotiques ornithochores avec des densités plus faibles. Les quadrats en forêt et dans les 15 premiers mètres de la coulée sont totalement dominés par les exotiques ornithochores. Cette densité remarquable est 4 fois supérieure à celle observée dans le kipuka du site 3 déjà très envahi. Situé en bord de route et à basse altitude, le site 2 est plus régulièrement défriché en sous-bois pour l'entretien de la culture de vanille. Le bord de route largement colonisé par les plantes introduites constitue de surcroît une source de diaspores importante. Leur densité diminue nettement avec la distance au kipuka. Les indigènes ornithochores, très faiblement représentées dans tout le transect, montrent de légers pics d'abondance sur la coulée à 29 et 38 mètres du kipuka, marqués aussi pour les exotiques. Ces pics correspondent sur le terrain à une agrégation des plantules de ligneux ornithochores sous de jeunes arbres pionniers ou sur des monticules créés par un amas de lave.

Dans le site 5 les plantes s'installent sur la coulée 1943 (âgée de 48 ans) à partir du même kipuka que le site 4 qui concernait la coulée 1976. A l'intérieur du kipuka, ce second échantillonnage montre un patron d'abondance des ligneux très semblable à celui du site 4, situé à 200 m environ. Comme dans le site 4, les indigènes ornithochores sont dominantes dans le kipuka et s'installent sur la coulée avec une densité qui décroît à distance du bosquet jusqu'à s'annuler à 17 mètres. Entre 15 et 50 mètres sur la coulée 1943 la densité des ligneux varie toujours très peu avec la distance au kipuka, elle est cependant nettement inférieure aux densités mesurées sur 1976. D'autre part les anémochores ne sont plus les

plantes dominantes comme sur la coulée plus récente de 1976. En effet les exotiques ornithochores atteignent une abondance équivalente à celles des anémochores indigènes dans la plupart des parcelles sur la coulée. Les exotiques anémochores sont pratiquement absentes de la coulée.

Sur la coulée 1986 la plus récente de la zone d'étude (site 1), l'état du substrat limite fortement la colonisation par les plantes présentes dans le kipuka. Aucune strate herbacée n'apparaît sur cette coulée et les lichens sont présents mais avec un très faible recouvrement (<1 %). Seuls les 10 premiers mètres de la coulée bordant le kipuka sont colonisés par les plantes ligneuses. Cette lisière est très largement dominée par les exotiques ornithochores. Les ornithochores indigènes présentes dans le kipuka avec la même densité que les exotiques, disparaissent rapidement dans les 5 premiers mètres de la lisière.

Contrairement à la coulée 1943, la coulée 1899 est densément occupée par les ligneux. Cette tendance est d'autant plus marquée que les mesures dans ce site concernent seulement 2 transects au lieu de 3 pour les sites précédents. Cette abondance est due en partie à une forte installation des exotiques à fruits charnus marquée à partir des premiers mètres de la coulée en lisière et dont les densités sont toujours supérieures aux indigènes sur le reste de la coulée. Inversement la densité des plantes anémochores, prépondérantes sur les coulées plus récentes, est en nette diminution. Ces changements répondent probablement à la fermeture du couvert végétal qui permet seulement la croissance de certaines plantes tolérantes à l'ombre. En effet une seule espèce de fougère, *Dicranopteris linearis*, forme un couvert dense sur 2 m de hauteur occupant 100% de la coulée.

Malgré la forte densité des ornithochores exotiques en lisière, le kipuka est encore dominé par les plantes indigènes à fruits charnus. La densité élevée des exotiques à 10 m à l'intérieur du kipuka correspond aux bords d'une ravine qui traverse cette zone de forêt.

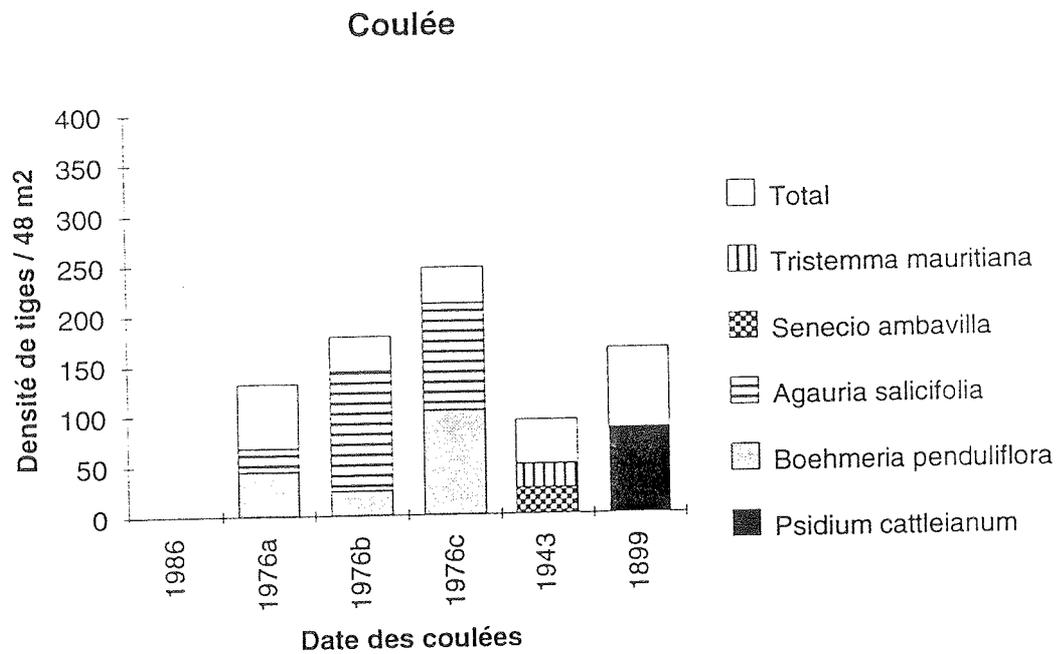
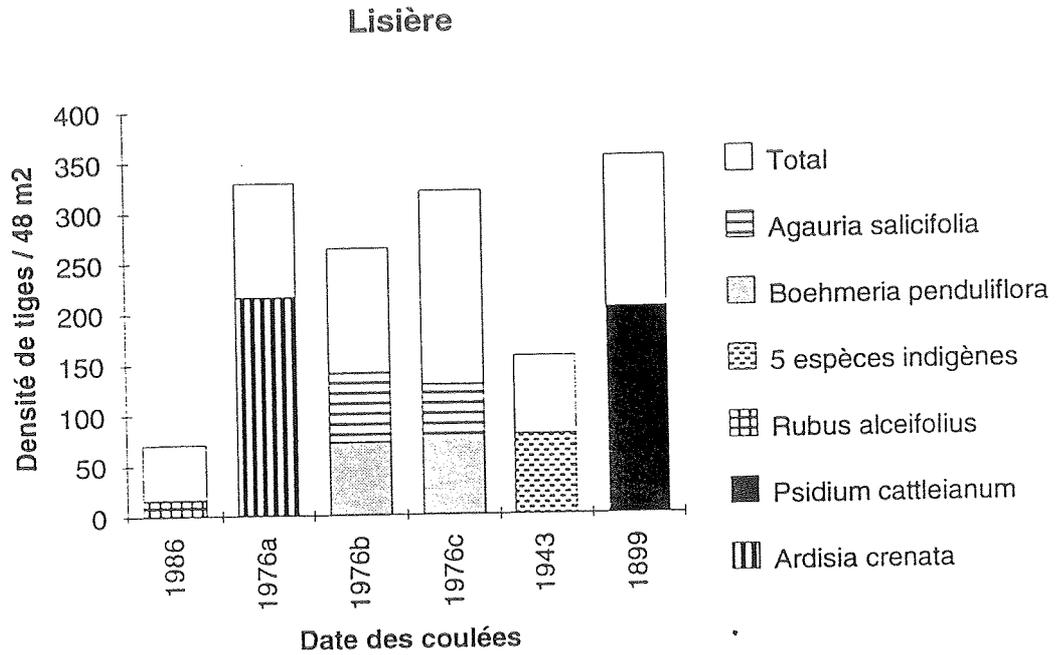


Figure 4. Densité des espèces dominantes (>15% nb. d'individus total / site) dans la zone de lisière (1-12 m) et dans le reste de la coulée (12-48 m). pour chaque site : 1 (1986); 2 (1976a); 3 (1976b); 4 (1976c); 5 (1943); 6 (1899).

Les différents sites montrent des patrons particuliers de densité selon la distance au kipuka, dans la zone de lisière et de coulée. Ces patrons, présentés par type de dissémination et origine des plantes, peuvent aussi être expliqués par la dynamique des populations de quelques espèces dominantes.

La figure 4 présente la densité des espèces dominantes de chaque site dans la zone de lisière et dans le reste de la coulée (12-48 m). Les espèces représentant plus de 15% de la densité totale sont peu nombreuses alors que la richesse spécifique est relativement élevée sur ces coulées. En lisière, dans 5 sites une seule espèce dominante produit la plus forte densité de tiges ligneuses (Figure 4). C'est une espèce exotique ornithochore sur les sites 1 (*Rubus alceifolius*), 2 (*Ardisia crenata*), et 6 (*Psidium cattleianum*). *Boehmeria penduliflora*, exotique anémochore est dominante dans les sites 3 et 4. Cette tendance diffère pour le site 5 où non pas une mais 5 espèces atteignent plus de la moitié de la densité mesurée en lisière. Ces 5 espèces sont indigènes et comprennent 4 espèces ornithochores.

Les densités mesurées sur la coulée s'expliquent aussi par la dominance d'une ou deux espèces en particulier les anémochores *Agauria salicifolia*, *Senecio ambavilla* (indigènes) et *Boehmeria penduliflora* (exotique). *Agauria salicifolia*, anémochore indigène, en moindre abondance en lisière des sites 3 et 4 devient nettement dominant sur ces mêmes coulées (Figure 4). Sur le site 6, *Psidium cattleianum* maintient sur la coulée comme en lisière une forte densité. La forte densité des ornithochores indigènes en lisière du site 5 ne se maintient pas sur la coulée où une seule exotique ornithochore, *Tristemma mauritiana* représente 26 % des ligneux.

Dans l'ensemble, les coulées sont colonisées par deux groupes d'espèces : d'une part, les espèces anémochores, qui atteignent leur fréquence maximum sur les coulées et dont l'abondance ne dépend pas de la distance aux kipukas et d'autre part les espèces ornithochores, abondantes surtout dans les premiers mètres des coulées à proximité des kipukas dans lesquels elles sont majoritairement représentées.

Les espèces anémochores comptent peu d'individus semenciers dans les kipukas et recolonisent probablement les coulées à partir d'individus pionniers sur les coulées environnantes. Les individus les plus fréquents, parmi les ligneux anémochores, appartiennent à un petit nombre d'espèces indigènes. Les espèces introduites anémochores atteignent des densités d'individus très variables d'une coulée à l'autre.

Les kipukas constituent une source de semenciers importante dans la recolonisation des coulées. Ils sont largement dominés en nombre d'espèces et en nombre d'individus, par les plantes à fruits charnus. La grande majorité des espèces ligneuses des kipukas produisent des plantules sur la coulée. Seules 4 espèces indigènes de semenciers ne colonisent pas les coulées, même dans les tout premiers mètres de la lisière. L'absence de recolonisation par ces espèces est due principalement à la faible dispersion de leur fruits. Cette caractéristique a déjà été reportée pour plusieurs espèces d'arbres à gros fruits dans d'autres forêts tropicales de basse altitude de l'île (Cadet 1977; Strasberg en prep.). Contrairement aux espèces anémochores des coulées, les plantes à fruits charnus qui recolonisent en partie les coulées à partir des kipukas sont largement dominées par les espèces introduites. Leur abondance en lisière, dans les premiers mètres de la coulée est fortement liée à leur densité à l'intérieur du kipuka.

La densité des plantes introduites à fruits charnus dans les kipukas correspond assez bien à l'histoire des perturbations mais aussi à la taille des bosquets. Les kipukas 1 et 2 perturbés par l'homme et fortement envahis par les plantes introduites sont aussi les plus réduits en surface (2 ha). Le bosquet du site 4 apparemment non soumis à l'impact de l'homme, atteint une surface de 12 ha et demeure très peu soumis à l'invasion des exotiques.

Dans le sixième site la présence des exotiques à l'intérieur du kipuka est liée aux perturbations créées par l'écoulement d'eau dans une ravine. Les fortes pluies produisent en quelques heures des torrents qui détruisent en partie la végétation bordant les ravines. Les eaux transportent des matériaux terrigènes et des diaspores de plusieurs espèces exotiques qui vont rapidement germer dans ces zones perturbées.

L'état du substrat de la coulée limite fortement l'installation des ligneux ornithochores présents dans les kipukas. Ils s'installent localement sur la coulée quand les conditions microclimatiques et édaphiques changent. C'est le cas en lisière à proximité des kipukas où les grands arbres produisent de l'ombre et une litière sur les premiers mètres de la coulée. Dans cette zone il est aussi fréquent d'observer des plantules sur des troncs d'arbres morts en décomposition détruits lors de l'émission de la coulée. Au-delà de la lisière et jusqu'à une cinquantaine de mètres des kipukas une partie des ornithochores produit des plantules, donc leur dissémination est peu limitante mais leur installation n'est possible que dans les fissures de lave. A plus grande distance des bordures des coulées, il est fréquent d'observer une aggrégation des plantules de ligneux ornithochores sous de jeunes arbres pionniers ou sur des monticules créés par un amas de lave. Ces sites constituent des perchoirs privilégiés pour les oiseaux frugivores qui passent d'un bord à l'autre de la coulée. Ils peuvent constituer aussi des zones d'accumulation de matière organique et d'eau favorable à la croissance des plantules.

Même si la majorité des semenciers indigènes des kipukas peuvent produire des plantules en lisière et sur la coulée, ils sont largement dominés par un petit nombre d'espèces exotiques. Les plantes pionnières indigènes anémochores recolonisent les coulées récentes avec des densités élevées indépendamment de la présence des kipukas à proximité. Néanmoins cette densité de plantes indigènes ne se maintient pas sur les coulées plus anciennes comme celles de 1943 ou 1899. Ces résultats indiquent que dans les régions de basse altitude les communautés végétales indigènes relictuelles ont peu de chances de coloniser un site après perturbation même à proximité des forêts encore en place. D'autre part les espèces envahissantes changent fortement en abondance d'un site à un autre et chaque lambeau de forêt a subi différents niveaux de perturbations. Ceci rend d'autant plus difficile l'application d'une règle générale pour la gestion de ces habitats.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BACHELERY, P. 1981. Le Piton de La Fournaise (Ile de La Réunion), Etude Volcanologique, Structurale et Pétrologique. Thèse de 3ème cycle, Université de Clermont-Ferrand.
- CADET, T. 1977. La Végétation de l'Ile de La Réunion : Etude Phytoécologique et Phytosociologique. Thèse de Doctorat, Université d'Aix-Marseille, France.
- CARLQUIST, S. 1980. Hawaii a Natural History, Geology, Climate, Native Flora and Fauna Above the Shoreline, 2nd edition, for the Pacific Tropical Botanical Garden, SB Printers, Honolulu, Hawaii.
- CHEKE, A. S. 1987. An ecological history of the Mascarene Islands, with particular reference to extinctions and introductions of land vertebrates. In A. W. Diamond (ed.), Studies of Mascarene Island Birds, 5-89. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- HELIKER, C. 1989. The volcanic origin of the Hawaiian islands. In C. P. Stone and D. B. Stone (eds.), Conservation Biology in Hawai'i, 11-16. University of Hawaii Press, Honolulu.
- HEYWOOD, V. H. AND S. N. STUART. 1992. Species extinctions in tropical forests. In T. C. Whitmore and J. A. Sayer (eds.), Tropical Deforestation and Species Extinction, 75-90, Chapman & Hall, London, IUCN Cambridge UK.
- KANESHIRO, K. Y. 1989. Uniqueness of Hawaii's biota. In C. P. Stone and D. B. Stone (eds.), Conservation Biology in Hawai'i, 7-10. University of Hawaii Press, Honolulu.
- LOOPE, L. L. AND D. MUELLER-DOMBOIS. 1989. Characteristics of invaded islands, with special reference to Hawaii. In J. A. Drake, F. Di Castri, F. Groves, R. Kruger and H. A. Mooney (eds.), Biological Invasions: a Global Perspective, 257-280. SCOPE, John Wiley & Sons.
- LORENCE, D. H. AND R. W. SUSSMAN. 1986. Exotic species invasion into Mauritius wet forest remnants. Journal of Tropical Ecology 2: 147-162.

- MACDONALD, I. A. W., THEBAUD, C., STRAHM, W. A., AND D. STRASBERG. 1991. Effects of alien plant invasions on native vegetation remnants on La Réunion (Mascarene Islands, Indian Ocean). *Environmental Conservation* 18: 51-61.
- ROBERT, R. 1986. Climat et hydrologie à l'île de La Réunion, étude régionale de l'alimentation et de l'écoulement. Thèse d'Etat, Université de Montpellier.
- SAUNDERS, D. A., R. J. HOBBS AND C. R. MARGULES. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5(1): 18-32.
- SIMBERLOFF, D. 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 473-511.
- SIMBERLOFF, D. 1992. Do species-area curves predict extinction in fragmented forest? *In* T. C. Whitmore and J. A. Sayer (eds.), *Tropical Deforestation and Species Extinction*, 75-90, Chapman & Hall, London, IUCN Cambridge UK.
- SMITH, C. W. 1985. Impact of alien plants on Hawai'i's native biota. *In* C. P. Stone and J. M. Scott (eds.), *Hawai'i's Terrestrial Ecosystems: Preservation and Management*, 180-250. University of Hawaii Press for University of Hawaii Cooperative National Park Resources Studies Unit, Honolulu.
- TERBORGH, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica* Special Issue 24(2b): 283-308.
- VITOUSEK, P. M. 1988. Diversity and biological invasions of oceanic islands. *In* E. O. Wilson (ed.), *Biodiversity*, 181-189. National Academy Press, Washington D.C.

Chapitre 7

Discussion et conclusion

La forêt tropicale humide de basse altitude à La Réunion telle qu'elle subsiste dans la Réserve Naturelle de Marelongue au sud-est de l'île, partage plusieurs grandes caractéristiques avec les forêts tropicales continentales : la coexistence à l'échelle locale, d'un nombre élevé d'espèces d'arbres, une très forte variation entre espèces de la densité d'individus, une structure de taille caractérisée par la dominance des individus de faible diamètre, une distribution spatiale des arbres hétérogène, aléatoire ou agrégative selon les espèces.

Des différences marquées existent néanmoins au niveau des patrons de diversité et de structure. Avec 44 espèces d'arbres (≥ 25 cm gbh) inventoriés sur un hectare la richesse spécifique est largement inférieure à celle des forêts néotropicales ou asiatiques mais demeure élevée pour une île océanique jeune (2,5 millions d'années). Trente deux de ces espèces sont endémiques de La Réunion ou des Mascareignes. Une richesse spécifique équivalente a été mesurée dans des forêts tropicales comparables à l'île Maurice qui est cependant quatre fois plus ancienne que La Réunion. Il serait intéressant de pouvoir discuter ces résultats dans un contexte biogéographique insulaire, mais les données concernant la diversité et l'endémisme des arbres dans l'ensemble de la région ouest de l'Océan Indien font malheureusement défaut. La diversité mesurée sur un hectare représente plus de la moitié de la richesse spécifique en arbres indigènes à La Réunion et confirme la valeur biologique de ces vestiges de forêt de basse altitude.

Les populations d'arbres étudiées sur cet hectare de forêt atteignent un nombre total d'individus (1270, gbh ≥ 25 cm) beaucoup plus important que dans les inventaires comparables en région continentale. La surface terrière très élevée (83 m²/ha) confirme aussi cette tendance. Une telle structure avec de fortes densités d'arbres à l'hectare a déjà été décrite à Maurice et dans plusieurs forêts tropicales fréquemment perturbées par les cyclones comme à Porto Rico et à la Jamaïque (Weaver 1986). A une échelle de temps réduite, on peut penser que les dépressions tropicales ou les cyclones fréquents à La Réunion peuvent diminuer la surface foliaire des plus grands arbres et permettre la croissance d'un grand nombre d'individus en sous-bois. Néanmoins il est plus difficile de comprendre comment à plus long

terme de telles perturbations peuvent maintenir à l'échelle des communautés, la structure observée.

Dans la zone d'étude, d'autres caractéristiques comme la hauteur réduite des arbres, la forte densité de leur bois, la rareté des lianes, l'étendue limitée des houppiers combinée à un large développement du système racinaire, présentent aussi des similitudes avec des forêts continentales de haute altitude (1500 m) comme au Costa-Rica par exemple. Dans ces forêts de montagne, les facteurs physiques comme l'hygromorphie des sols et leur pauvreté en éléments nutritifs, ont été invoqués pour expliquer une telle structure. La forêt de Marelongue à la Réunion est située sur des laves basaltiques potentiellement riches en éléments nutritifs mais les interactions plantes-substrat restent à étudier pour tester la précédente hypothèse.

Compte tenu de la fréquence et de l'intensité des cyclones à La Réunion, et de leur prédominance dans le régime des perturbations dans d'autres forêts tropicales, on devrait observer une forte proportion d'arbres déracinés ou cassés et la création de chablis de grande taille dans la zone d'étude.

L'analyse des patrons de mortalité sur un hectare en forêt de Marelongue met en évidence l'existence d'une grande quantité d'arbres morts (264) et un nombre élevé d'espèces concernées (17). Contrairement à l'hypothèse de départ la majorité des arbres sont morts sur pied (61%). Ces données, complétées par plusieurs observations après le passage du cyclone Firinga en 1989, suggèrent que la plupart des espèces d'arbres en forêt de basse altitude résistent relativement bien aux vents cycloniques. D'autre part ce type de mortalité des arbres crée des perturbations sur des surfaces beaucoup plus réduites par rapport aux chablis décrits en forêt tropicale continentale. Le suivi de la parcelle sur une plus longue période permettrait de mesurer en temps réel la fréquence des chablis, leur surface et la dynamique des espèces dépendantes de ces ouvertures pour leur régénération.

Le rôle des chablis dans la dynamique interne des forêts tropicales suscite de nombreuses études mais la régénération de ces communautés végétales après des

perturbations naturelles de grande ampleur demeure peu documentée. Dans les conditions climatiques de la forêt tropicale humide, la succession primaire sur les coulées volcaniques est extrêmement rapide. A l'échelle régionale, la faible largeur des coulées de laves et la proximité de semenciers dans les zones de végétation plus anciennes contribuent à cette dynamique de recolonisation. L'analyse des données montre une forte variation de la composition des espèces selon l'altitude et secondairement selon l'âge des coulées. Il est intéressant de remarquer que les plantes pionnières inféodées aux forêts humides de montagne (1000 - 1500 m) recolonisent les coulées jusqu'à 400 m d'altitude dans la zone d'étude. D'autre part, certaines espèces d'orchidées épiphytes, distribuées habituellement de manière sporadique dans la canopée des forêts matures, colonisent les blocs de lave en populations denses, sur différentes coulées récentes. Ce changement d'habitat souligne l'importance des perturbations à grande échelle dans la structuration des communautés et des populations de plantes de l'île.

Contrairement aux modèles classiques, les patrons de succession primaire sur les coulées du Piton de La Fournaise, présentent une dominance des espèces ligneuses dès les premiers stades de colonisation. La densité moyenne d'arbres et d'arbustes atteint 25 000 individus à l'hectare sur une coulée de 14 ans alors déjà colonisée par les lichens. Ces plantes ligneuses pionnières, en grande majorité indigènes, produisent des graines disséminées par le vent. Leurs populations ont une phase de colonisation très courte sur les coulées et leur densité diminue rapidement à partir d'une cinquantaine d'années. Inversement la richesse spécifique et l'abondance des arbres et des arbustes à fruits charnus, disséminés par les oiseaux, augmente avec l'âge des coulées. L'étude des vestiges de forêt tropicale sur des coulées de plus de 4 siècles montre que les communautés végétales peuvent devenir plus riches en espèces ligneuses ornithochores et plus complexes au niveau de leur structure. Néanmoins, cette prédiction de la dynamique de la végétation suppose que les plantes introduites n'interviennent pas dans la succession. En fait, l'analyse de la succession sur 4 coulées de moins de 100 ans met en évidence que les plantes ligneuses ornithochores "tardives" sont totalement dominées en nombre d'individus par les espèces introduites. Ces

espèces exotiques envahissantes sont des arbustes dont les populations sont particulièrement denses à basse altitude. L'invasion rapide par ces arbustes est facilitée par la production abondante de petits fruits, leur dissémination par les passereaux introduits mais aussi endémiques et la proximité d'un pool important de semenciers. Ces données suggèrent qu'à long terme, les populations de plantes exotiques vont changer la direction de la succession sur les coulées volcaniques. Cet exemple illustre comment l'introduction puis l'invasion d'une ou plusieurs espèces exotiques peuvent modifier les processus biologiques à l'échelle de l'écosystème.

A une échelle spatiale supérieure, les invasions par les plantes introduites concernent l'ensemble des écosystèmes indigènes de La Réunion. A l'heure actuelle la plupart des écosystèmes forestiers situés en altitude au-dessus des zones cultivées, maintiennent une structure pratiquement intacte et restent essentiellement composés d'espèces indigènes ou endémiques. Autour des enclaves de végétation indigène, tous les habitats perturbés par les activités humaines sont dominés par les plantes exotiques, représentées essentiellement par des herbacées et des arbustes.

Les écosystèmes forestiers relativement intacts à La Réunion couvrent encore de grandes surfaces mais leur diversité biologique est menacée à long terme par un large groupe d'espèces envahissantes. En effet, sur 460 espèces introduites qui se sont naturalisées dans l'île, au moins 60 parviennent à établir des populations dans les forêts indigènes très peu perturbées par l'homme. Les arbres et les lianes constituent les types biologiques dominants parmi ces espèces envahissantes en forêt.

La forêt de Marelongue bien que située dans un paysage anthropisé, fournit un exemple d'écosystème très peu envahi par les exotiques. Le patron de mortalité des arbres contribue à une dynamique de régénération dans de petites trouées, ce qui peut minimiser le développement des exotiques. Les cyclones ont des effets limités sur cette végétation indigène et ne produisent pas apparemment de grandes perturbations à l'intérieur de la forêt. Si cette

dynamique est généralisable aux autres écosystèmes forestiers de l'île, elle pourrait expliquer en partie la faible susceptibilité des forêts primaires aux invasions.

En trois siècles à La Réunion, les défrichements ont réduit la végétation de basse altitude à des îlots forestiers de petite surface. L'impact de la fragmentation sur ces vestiges de forêt tropicale est d'autant plus important dans une île avec un taux d'endémisme élevé et des populations localisées de petite taille. En général les travaux sur les conséquences biologiques de la fragmentation mettent l'accent sur les changements de la dynamique interne des espèces et sur les probabilités d'extinction des populations. Dans la zone d'étude lors des éruptions volcaniques, les coulées ont laissé intacts des lambeaux forestiers isolés dans des champs de laves. A partir de ces forêts fragmentées naturellement, la plupart des espèces ligneuses indigènes produisent des plantules sur le substrat neuf des coulées. Une partie de ces espèces essentiellement ornithochores montre une dispersion très faible ou nulle en lisière de ces îlots forestiers. D'autre part les plantes à fruits charnus qui recolonisent les coulées à partir de ces îlots sont principalement composées d'espèces introduites. Leur densité est d'autant plus élevée dans les sites déjà perturbés par l'homme. Ces îlots de forêt de basse altitude présentent une très faible régénération après les perturbations volcaniques. Ceci s'explique en partie par une capacité de dissémination réduite des espèces indigènes par rapport aux espèces introduites. Les causes de ces patrons de dispersion restent à identifier. Plusieurs espèces à fruits charnus de grande taille, étudiées en forêt de Marelongue, montrent une dispersion limitée et une distribution spatiale des plantules concentrée au pied des porte-graines. En forêt tropicale, le modèle de Janzen-Connell prédit une forte mortalité densité-dépendante des plantules à proximité des arbres adultes, due à l'action des prédateurs (mammifères et insectes). Dans ces conditions ("escape hypothesis") les espèces à très faible dispersion en forêt devraient tendre vers l'extinction. Le modèle de Janzen-Connell est cependant difficilement applicable en situation insulaire où s'exerce un relâchement des pressions de sélection qui agissent habituellement en région continentale.

Une invasion biologique résulte avant tout de l'interaction entre une espèce introduite et un habitat. Ces processus d'invasions biologiques sont complexes à La Réunion et concernent de nombreuses espèces végétales. Leur compréhension implique une meilleure connaissance du fonctionnement des écosystèmes indigènes. A une échelle spatiale réduite, l'étude de la forêt tropicale de basse altitude a permis de caractériser une structure qui semble peu affectée par les effets des cyclones. La communauté végétale étudiée maintient une diversité élevée et semble au moins à court terme, résister à l'invasion des plantes introduites les plus fréquentes. Le maintien à long terme de ces habitats est remis en question par les problèmes de fragmentation, combinés à la présence de plantes introduites qui modifient considérablement le cours des successions primaires. Dans ce contexte la capacité de dissémination des espèces indigènes joue un rôle prépondérant pour leur survie. Certaines espèces d'arbres à fruits charnus en particulier, présentent en forêt une dispersion spatiale limitée et une faible dynamique de régénération. Vaughan & Wiehe (1941) ont émis l'hypothèse que des frugivores comme le Dodo pouvaient favoriser la germination et la dissémination de certaines espèces d'arbres des forêts mauriciennes. Si l'on admet l'hypothèse que les animaux éteints à La Réunion permettaient la dissémination des plantes à gros fruits, on devrait observer de grandes différences de distribution spatiale à l'échelle de l'île dans la guildes des espèces à fruits charnus. L'hypothèse alternative d'une évolution de certaines espèces insulaires vers une diminution de leur capacité de dissémination (Carlquist 1974) mériterait d'être examinée.

Annexe 1

**Patrons de dispersion de six espèces d'arbres
dans une forêt de l'île de La Réunion.**

INTRODUCTION

Les mécanismes qui permettent la coexistence dans une communauté végétale, d'un nombre élevé d'espèces à long cycle de vie restent mal connus (Tilman 1994). Une pléthore d'hypothèses écologiques et évolutives ont été proposées pour expliquer en particulier la grande diversité en espèces d'arbres des forêts tropicales. Janzen (1970) et Connell (1971) ont indépendamment émis l'hypothèse que l'action des prédateurs en forêt tropicale, génère des patrons de recrutement densité et distance dépendants autour des individus reproducteurs. La pression des prédateurs favoriserait la survie des plantules d'espèces différentes autour de chaque arbre adulte reproducteur et permettrait un taux de recrutement des espèces rares plus élevé par rapport aux espèces communes. Ce mécanisme pourrait maintenir, en forêt, une diversité élevée d'espèces d'arbres représentées par un petit nombre d'individus à l'hectare, spatialement dispersés.

L'objectif de ce travail est d'établir le patron spatial de recrutement des jeunes individus relativement au pied-mère pour 6 espèces de la forêt tropicale de basse altitude à La Réunion. Les patrons de distribution sont ensuite comparés aux prédictions du modèle de Janzen-Connell, dont l'applicabilité aux cas des forêts tropicales insulaires pourra ensuite être discutée. En outre, la comparaison avec les résultats obtenus dans une étude séparée (Chapitre 1) permettra d'examiner si la dynamique de régénération observée explique la distribution spatiale des arbres étudiés.

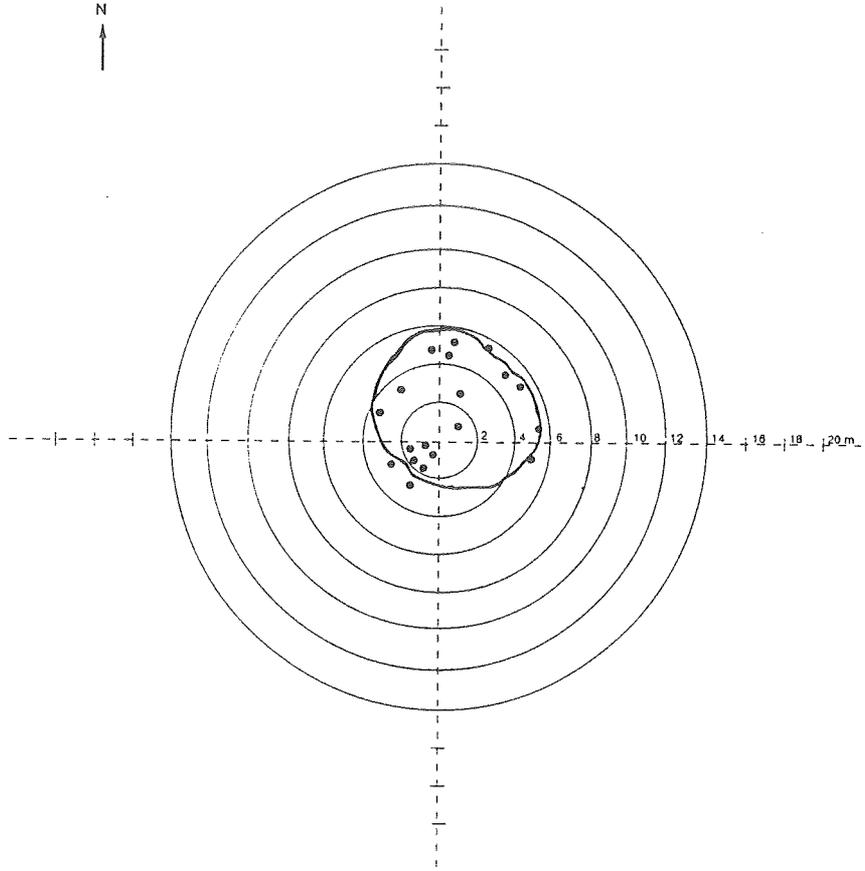
SITE D'ÉTUDE ET MÉTHODES

La zone d'étude est située à 250 m d'altitude dans la Réserve Naturelle de Marelongue qui comprend un des derniers vestiges de forêt tropicale de basse altitude à La Réunion. Parmi 6 espèces d'arbres de cet habitat, 11 individus adultes atteignant la canopée ont été sélectionnés dans une parcelle permanente de un hectare où tous les arbres ont déjà été cartographiés et dans une zone adjacente de un demi-hectare en cours d'inventaire. Le Tableau 1 présente les espèces étudiées, leur densité à l'hectare et les caractéristiques de leurs fruits. 5 espèces sont peu fréquentes à l'échelle étudiée alors qu'*Antirhea borbonica* constitue une des espèces les plus communes, avec plus de 200 individus à l'hectare atteignant la canopée. Les arbres adultes ont été choisis suffisamment isolés dans des parcelles de 20 x 20 m pour pouvoir identifier avec certitude les juvéniles qui leur sont apparentés. Jusqu'à une distance de 20 mètres des pieds adultes, tous les individus juvéniles ont été cartographiés dans un réseau délimité par 4 secteurs de 90° et 10 arcs concentriques incrémentés tous les 2 mètres. Pour les espèces rares dans la zone d'étude comme *Hernandia mascarenensis*, *Ochrosia borbonica*, *Mimusops maxima*, le parcellaire précédemment établi par unité de 10 x 10 m nous a permis d'inventorier tous les individus existant sur 1,5 ha.

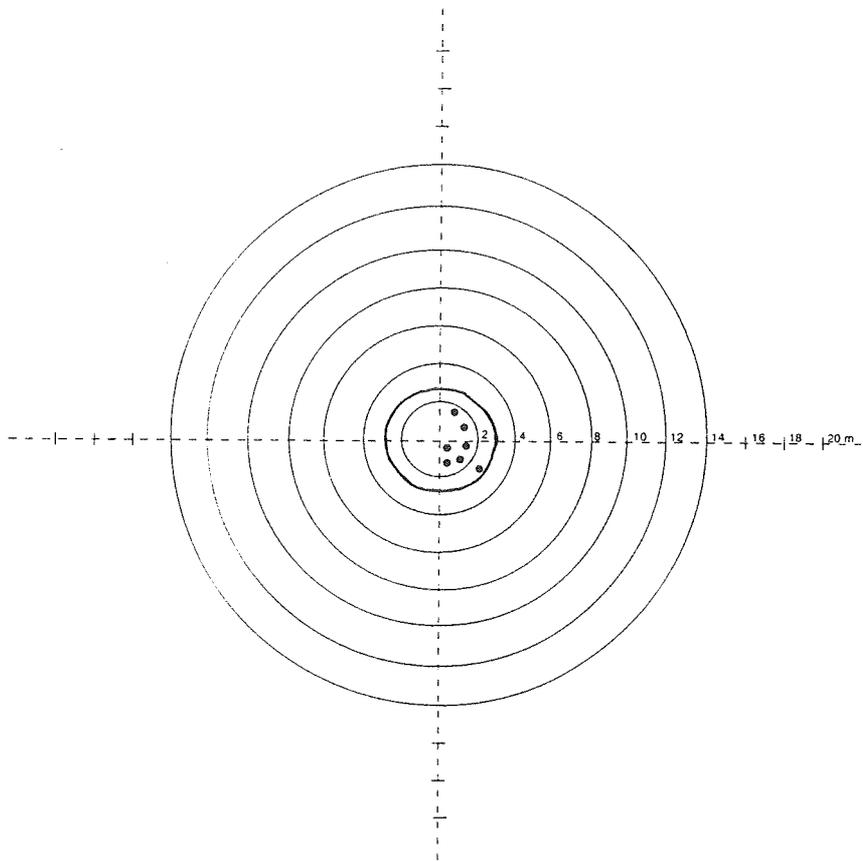
Tableau 1. Nombre d'individus étudiés par espèce d'arbre. Le nombre entre parenthèse indique leur densité à l'hectare. Les caractères décrits correspondent au fruit fonctionnel consommable par les animaux, les dimensions sont des moyennes établies à partir d'échantillons frais. l longueur, d diamètre, Pf poids du fruit, Ng nombre de graines/fruit, Pg poids total de graines

Espèces	Famille	Nb d'ind.		Caractères des fruits					
		(dbh >10 cm)	Couleur	Type	l (cm)	d (cm)	Pf (g)	Ng	Pg (g)
<i>Xylopia richardii</i>	Annonaceae	2 (33)	rouge	baie	4	1,3	3,6	4,3	1
<i>Ochrosia borbonica</i>	Apocynaceae	1 (1)	jaune	drupe	3,7	3,2	14,9	1	5,2
<i>Hyophorbe indica</i>	Arecaceae	2 (2)	orange	drupe	2,9	2,5	7,9	1	2,5
<i>Hernandia mascarenensis</i>	Hernandiaceae	1 (0)	rouge	drupe	3,3	3,1	9,8	1	6,5
<i>Antirhea borbonica</i>	Rubiaceae	2 (213)	noir	drupe	1,2	0,7	0,3	1	0,1
<i>Mimusops maxima</i>	Sapotaceae	2 (2)	vert	baie	6	5,9	100	4	26,9

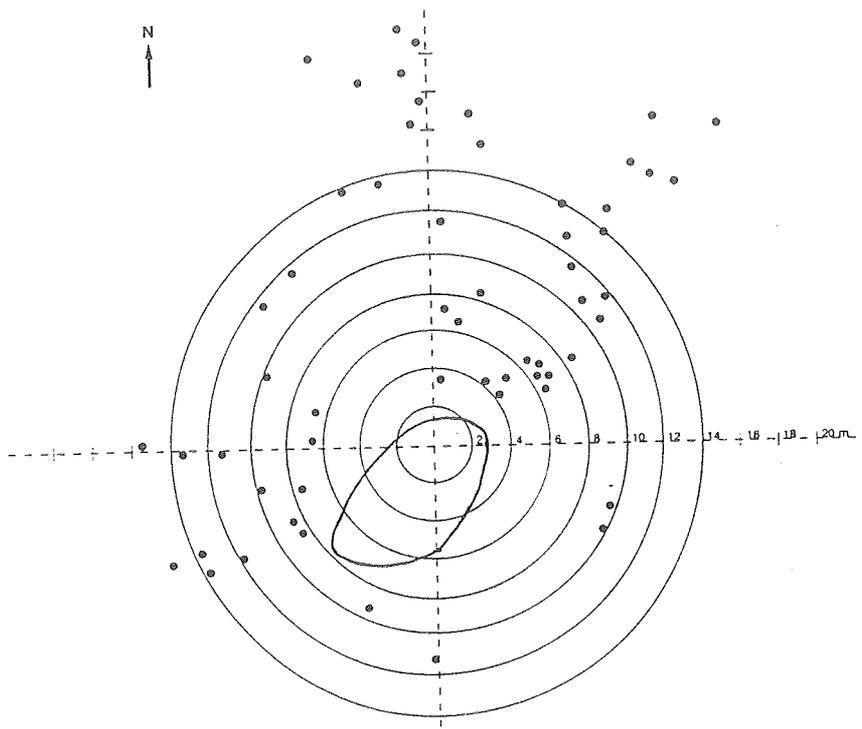
N
↑



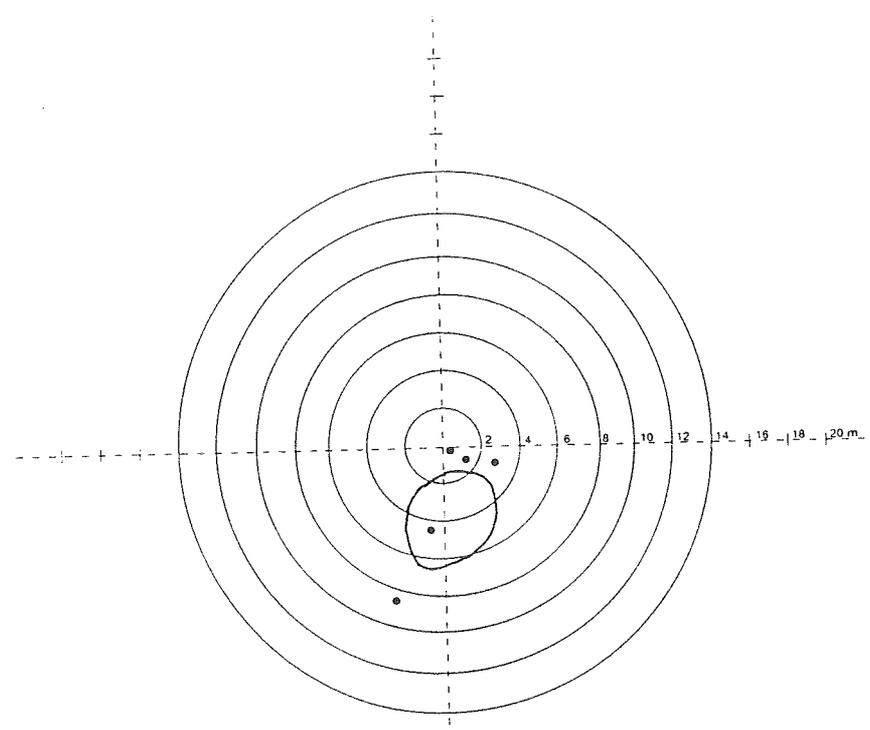
Ochrosia borbonica



Hyophorbe indica 2

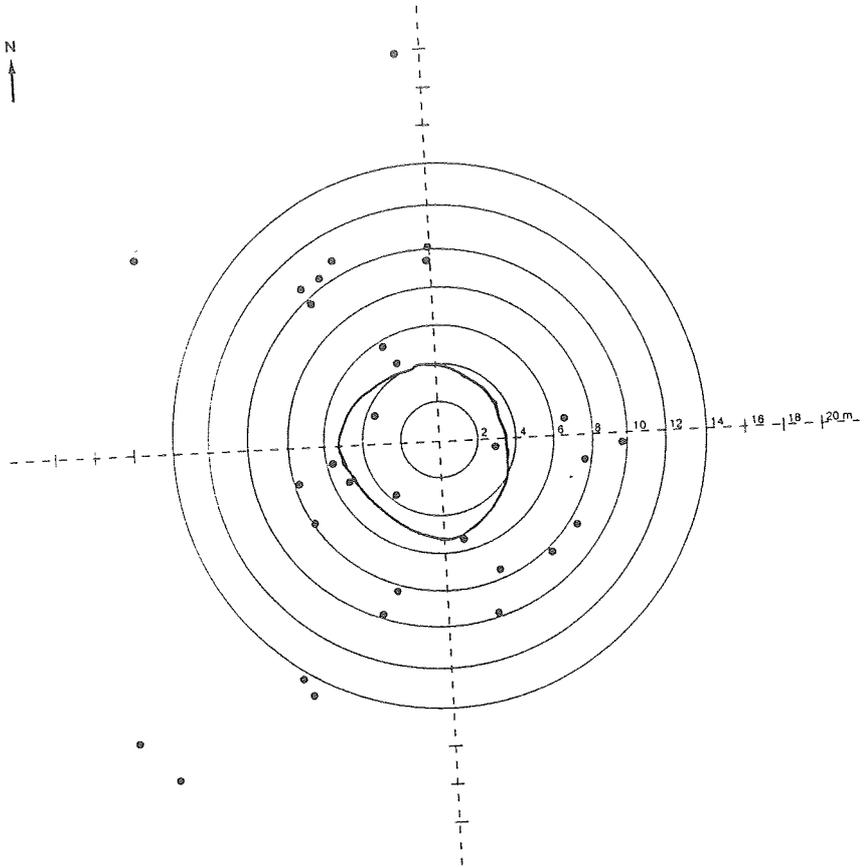


Anthrea borbonica 1

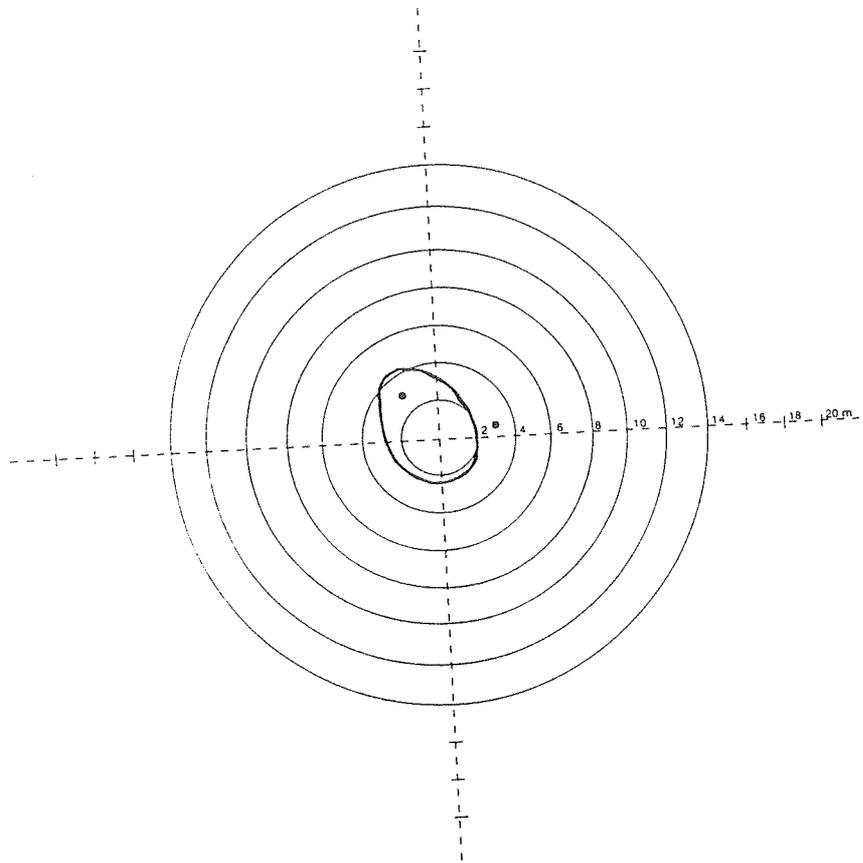


Xylopiia richardii 1

N
↑



Anthrea borbonica 2



Xylopiia richardii 2

RÉSULTATS

La densité totale de plantules diffère fortement entre les 6 espèces étudiées. A l'exception d'*Antirhea borbonica*, ces dernières présentent cependant un patron de distribution spatiale très similaire avec une concentration des plantules sous la couronne des arbres adultes et une absence de régénération au-delà (Figure 1). Les individus juvéniles d'*Antirhea borbonica* sont au contraire très rares au pied des arbres adultes et fortement dispersés autour de la couronne jusqu'à une vingtaine de mètres. Cette espèce atteint par ailleurs une très forte densité d'arbres adultes à l'hectare (213 ind. dbh \geq 10 cm) dont la distribution spatiale est significativement aléatoire (Chapitre 1). Les patrons de distribution des plantules varient très peu à l'intérieur d'une même espèce quand différents individus adultes ont pu être étudiés.

Dans le cas de *Hyophorbe indica* et *Xylopia richardii* d'autres individus ont été recensés dans la parcelle de 1,5 ha et présentent une forte agrégation spatiale des arbres adultes et une distribution des plantules similaire. Inversement les populations de *Mimusops maxima*, *Hernandia mascarenensis*, *Ochrosia borbonica* sont limitées à l'échelle de la parcelle, aux seuls individus adultes et juvéniles présentés dans cette étude.

DISCUSSION

Contrairement aux prédictions du modèle de Janzen-Connell 5 espèces montrent de fortes densités de jeunes recrues immédiatement sous la couronne des individus porte-graines. A l'échelle locale, une seule espèce, *Antirhea borbonica*, présente un patron de dispersion spatiale différent, avec une densité de juvéniles nulle dans les premiers mètres mais relativement élevée autour de la couronne entre 4 et 20 m. En revanche, à l'échelle de la population, les arbres adultes ne sont pas régulièrement dispersés mais distribués de manière aléatoire. Ces données préliminaires sont limitées et ne permettent pas de tester l'hypothèse de base d'une action des prédateurs sur la survie des graines et des plantules.

Néanmoins une partie des implications du modèle de Janzen-Connell ne sont pas observées pour les populations d'arbres décrites. Plusieurs études en forêt tropicale continentale ont mis en évidence que ce mécanisme de prédation fonctionne différemment selon l'échelle de perception et selon les espèces ligneuses (Hubbel 1979, Schupp 1990, 1992, Forget 1992). Les populations peuvent être régulées par d'autres facteurs prépondérants comme les épisodes de sécheresse (Orozco-Segovia & Vasquez-Yanes 1990, Wright 1992). On peut aussi suggérer qu'un tel modèle ne s'applique pas en situation insulaire où les difficultés de colonisation limitent la diversité et l'action de forces sélectives comme la prédation ou la compétition (Leigh *et al.* 1993).

D'autre part l'hypothèse d'une sélection densité et distance dépendante en forêt tropicale suppose que des individus soient dispersés au-delà de la couronne des porte-graines. Or cette condition n'est pas vérifiée pour 5 des 6 espèces étudiées. L'absence de plantules à distance des semenciers peut s'expliquer par le mode de dissémination des espèces. Ces arbres produisent des fruits charnus lourds et volumineux qui tombent au sol à maturité et qui ne sont pas dispersés par les animaux contrairement à la plupart des arbres de forêt tropicale. L'hypothèse écologique la plus couramment admise suggère que les vertébrés frugivores aujourd'hui éteints jouaient un rôle dans la dissémination des graines des arbres à gros fruits. A l'île Maurice, de telles espèces auraient coévolué avec le Dodo (Raphidés) (Temple 1977). En région continentale les arbres possédant les mêmes caractères de dispersion ont été présentés comme des anachronismes, adaptés à la dispersion par les grands mammifères éteints depuis le début du Quaternaire comme les Mastodontes (Janzen & Martin 1982, Howe 1985).

L'extinction à La Réunion des espèces d'arbres à gros fruits est probable si l'on admet l'hypothèse qu'elles dépendent des animaux pour leur dispersion, que le taux de migration est déterminant pour leur survie, et que les graines et les plantules ne survivent pas sous les individus adultes. Dans un contexte évolutif on peut aussi émettre l'hypothèse

alternative que les avantages classiques de la dispersion pour les plantes des forêts continentales ne se maintiennent pas dans les îles océaniques. Une diminution de la capacité de dissémination a déjà été documentée pour certaines espèces végétales insulaires (Carlquist 1974). Dans ces conditions les caractères des plantes à fruits charnus pourraient varier entre les espèces endémiques ayant évolué dans les Mascareignes et les espèces à large distribution géographique.

Dans un premier temps ils s'avère indispensable d'étudier à plus long terme la survie des plantules à proximité des porte-graines pour les espèces à faible capacité de dissémination.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CARLQUIST, S. 1974. *Island Biology*. Columbia University Press, New York.
- CONNELL, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in forest trees. *In* P. J. den Boer and G. Gradwell (eds.), *Dynamics of Populations*, 298-312. Pudoc, Wageningen.
- FORGET, P-M. 1992. Regeneration ecology of *Eperua grandiflora* (*Caesalpinaceae*), a large-seeded tree in French Guiana. *Biotropica* 24(2): 146-156.
- HOWE, H. F. 1985. Gomphotere fruits: a critique. *American Naturalist*: 125(6): 853-865.
- HUBBELL, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1309.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- JANZEN, D. H. AND P. MARTIN. 1982. Neotropical anachronisms: what the gomphoteres ate. *Science* 215: 19-27.

- LEIGH, JR, E. G., S. J. WRIGHT, E. A. HERRE AND F. E. PUTZ. 1993. The decline of tree diversity on newly isolated tropical islands: a test of a null hypothesis and some implications. *Evolutionary Ecology* 7: 76-102.
- OROZCO-SEGOVIA, A. AND C. VASQUEZ-YANES. 1990. Effect of moisture on longevity in seeds of some rain forest species. *Biotropica* 22(2): 215-216.
- SCHUPP, E. W. 1990. Annual variation in seedfall, postdispersal predation, recruitment of a tropical tree. *Ecology* 71: 504-515.
- SCHUPP, E. W. 1992. The Janzen-Connell model for tropical tree diversity: population implications and the importance of spatial scale. *American Naturalist* 140: 526-530.
- TEMPLE, S. A. 1977. Plant-animal mutualism: co-evolution with dodo leads to near extinction of plant. *Science* 197: 885-886.
- TILMAN, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75(1): 2-16.
- WRIGHT, S. W. 1992. Seasonal drought, soil fertility and the species density of tropical forest plant communities. *Trends in Ecology and Evolution* 7(8): 260-263.