



HAL
open science

Associer semis directs et lutte contre les invasions pour diversifier la régénération de la forêt tropicale humide à La Réunion

S. Albert, Olivier Flores, Arnaud Rhumeur, Matthieu Gebus, Claudine Ah-Peng, Alexis Gorissen, Pierre Stamenoff, Muriel Payet, Dominique Strasberg

► To cite this version:

S. Albert, Olivier Flores, Arnaud Rhumeur, Matthieu Gebus, Claudine Ah-Peng, et al.. Associer semis directs et lutte contre les invasions pour diversifier la régénération de la forêt tropicale humide à La Réunion. Université de la Réunion. 2023. hal-04294200

HAL Id: hal-04294200

<https://hal.science/hal-04294200v1>

Submitted on 19 Nov 2023

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.



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License



BILAN SCIENTIFIQUE – PROJET ECOFORRUN

Associer semis directs et lutte contre les invasions pour diversifier la régénération de la forêt tropicale humide à La Réunion

Projet piloté par
S. ALBERT, O. FLORES et D. STRASBERG

Juin 2021 - Mai 2023



Contacts :

Sébastien ALBERT ¹, chercheur postdoctorant, candidalbert@gmail.com

Olivier FLORES ¹, maître de conférences, olivier.flores@univ-reunion.fr

Dominique STRASBERG ¹, professeur des universités, dominique.strasberg@univ-reunion.fr

¹ Université de La Réunion, UMR PVBMT

Pour citer ce rapport :

Sébastien ALBERT, Olivier FLORES, Arnaud RHUMEUR, Matthieu GEBUS, Claudine AH-PENG, Alexis GORISSEN, Pierre STAMENOFF, Muriel PAYET, Dominique STRASBERG. 2023. Associer semis directs et lutte contre les invasions pour diversifier la régénération de la forêt tropicale humide à La Réunion – Bilan scientifique du projet ECOFORRUN.

Note aux lecteurs :

Ce bilan scientifique clôt le projet ECOFORRUN (*développement de méthodes innovantes et d'itinéraires techniques pour soutenir les actions de restauration ECOlogique des FORêts de bois de couleur du sud-est de la RéUNion*) intervenu entre Juin 2021 et Mai 2023 et financé par le PO FEDER 2014-2020 (Fiche action 1.16). Ce rapport est intégralement écrit en français car il est d'abord une restitution détaillée à destination des bailleurs et des gestionnaires des écosystèmes indigènes terrestres à La Réunion et dans les Mascareignes. Le format est également long avec de multiples réflexions qui ne trouvent généralement pas leur place dans des papiers scientifiques. Les principales conclusions de ce bilan seront prochainement soumises à une revue internationale dans un article reformaté en anglais.

Remerciements

Merci au PO FEDER 2014-2020 (Fiche action 1.16), à la Région Réunion et à l'Université de la Réunion par lesquels le contrat postdoctoral de Sébastien Albert a été financé ; merci à l'Université de La Réunion, l'Observatoire des Sciences de l'Univers – Réunion et l'UMR PVBMT pour les moyens logistiques et techniques mis à disposition (station de recherche forestière de Mare Longue, véhicules, chambre froide, stations météo *in situ*, matériels et équipements de terrain, etc.) ; merci également à l'Office National des Forêts et au Parc national de la Réunion pour avoir permis l'installation de l'expérimentation en Réserve Biologique Dirigée et en cœur de Parc national ; merci à la DEAL pour l'instruction de la demande concernant la dérogation aux interdictions sur les espèces protégées.

Merci de même aux acteurs de la conservation pour leur expertise et leur aide sur le terrain : pour le choix des sites, merci à l'agent ONF Gilles-Huot Marchand ; pour l'aide précieuse dans la lutte contre les plantes invasives, les récoltes et la préparation des diaspores, merci aux agents du Parc national de La Réunion Cyril Ducret, Frantz Filaumart, Jean-Baptiste Hoarau, Frédéric Leveneur, Angélique Maitre, Lucie Maurel, Marion Neymeyer, Muriel Payet, Étienne Prolhac, Baptiste Roulland et Coline Schartz ; pour les récoltes des diaspores, merci aux experts du CBNM, notamment Arnaud Rhumeur ; pour la dératisation, merci à l'AVE2M, notamment Serge Georget, Mathieu Quiriet et Roberto Techer.

Pour leur aide à de multiples niveaux technico-scientifico-administratifs, merci aux collègues de l'Université de La Réunion et de l'UMR PVBMT : Claudine Ah-Peng, Olivier Flores, Virginie Gache, Matthieu Gébus, Alexis Gorissen, Maëva Naze, Matthieu Rouget, Dominique Strasberg, Pierre Stamenoff, Jimmy Turpin.

Merci également aux stagiaires Mathijs Megens (HVHL), Lyse Heymans et Moïra Thomas (master BEST-T, Université de La Réunion), tou-te-s très investi-e-s dans leur travail.

Merci au projet Move On et à Rachel Mazzucco-Gusset, qui a intégré une séquence relative à l'installation de l'expérimentation du projet ECOFORRUN dans son film "[La forêt de Mare Longue, notre forêt](#)".

Merci bien sûr aux nombreux bénévoles dont le rôle a été prépondérant dans l'installation de l'expérimentation et qui ont fait d'ECOFORRUN un remarquable exemple de science participative. Merci chaleureusement à Jose Benedicto, Victor Cadet, Robin Chapier, Antoine Chauvrat, Delphine Dijoux, Olivier Flores et sa famille, Matthieu Gébus, Alexis Gorissen, Étienne Grondin, Antoine Guilloux, Henri Hoareau, Alexandre Hervé, Anne-Lise Hérold, Javier Jaime, Baptiste Lebon, Kalyan Leclerc, Timothée Le Péchon, Hélène Letourneur, Sébastien Lhoumeau, Bertrand Mallet, Amrita Maroudin, Chloé Meriel, Sandro Moretti, Bala Nilamegame, Guillaume Pilette, Caroline Reiningger, Matthieu Renaud, Arnaud Rhumeur, Valentin Russeil, Sohan Sauroy-Toucouère et Raphael Solesse.

Résumé

Introduction. La disparition des vertébrés frugivores indigènes et les invasions biologiques ont des conséquences délétères sur le fonctionnement des forêts indigènes insulaires, notamment dans les Mascareignes. Face à ce constat, des expérimentations de terrain associant semis directs et lutte contre les invasions ont montré de bons résultats pour restaurer le recrutement de quelques espèces ligneuses, parfois dans des végétations envahies. Le projet ECOFORRUN a pour but de poursuivre ces travaux en semant 36 espèces indigènes dans un large dispositif expérimental, premier en son genre dans l'archipel ; il teste l'influence de 5 facteurs sur notre capacité à diversifier la régénération de la forêt tropicale humide : (i) le site, (ii) l'ouverture du milieu ('ouvert', 'intermédiaire', 'sous-bois'), (iii) la gestion des plantes invasives ('coupe initiale', 'arrachage initial', 'arrachage initial + contrôle de la repousse'), (iv) la dératisation et (v) les types de semis directs (4 groupes de taille de graine et 2 niveaux de richesse). Ce dispositif expérimental permet ainsi d'intégrer des espèces avec une disponibilité en graines plus faible et une dizaine d'espèces menacées qui sont majoritairement des grands arbres de la canopée.

Méthodes. L'expérimentation est localisée dans les corridors forestiers de Saint-Philippe vers 300 m d'altitude à deux sites (Béloni, Le Tremblet). Les collectes de fruits sont réalisées dans le secteur, principalement entre novembre et janvier 2022 ; les graines sont préparées peu avant les semis directs (pulpe enlevée, dormance éventuellement levée). Après la caractérisation de l'état initial des communautés de plantes, la lutte contre les plantes invasives sur 2000 m² mobilise des chantiers participatifs entre novembre et mi-décembre 2021 ; le dispositif de suivi, constitué de 288 placettes de 2,5 m², est ensuite installé et des prélèvements de sol réalisés. La dératisation de la moitié du dispositif commence à la mi-novembre 2021 (*i.e.* un mois avant le début des semis directs) et s'achève en février 2022 (*i.e.* un mois après la fin des semis). Après l'installation initiale, la repousse des plantes invasives est contrôlée dans 1/3 du dispositif en septembre 2022 et en mars 2023 ; parallèlement, 2 principaux suivis sont réalisés et consistent pour chaque espèce à (i) compter les plantules indigènes des régénérations assistée et spontanée, (ii) estimer le recouvrement des plantes invasives et (iii) mesurer la hauteur maximale. Les analyses sont divisées en 3 grandes parties estimant l'impact des facteurs testés sur **(1)** la diversité spécifique des placettes, **(2)** la performance des espèces ligneuses indigènes (semées ou spontanées) et **(3)** la repousse des plantes invasives (pour la coupe initiale et l'arrachage initial uniquement).

Résultats. (1) Les semis directs accroissent la diversité spécifique d'autant plus que la taille de graine des assemblages semés est élevée : en sous-bois et en milieu intermédiaire, la diversité de la régénération est très élevée et élevée dans les placettes de semis à grosses ('GG') et moyennes ('MG') graines, respectivement ; à l'inverse, les placettes de semis à petites graines ('PG') peuvent quasiment être considérées comme des témoins de la régénération spontanée tant les semis ont mal fonctionné, et ce, quelle que soit l'ouverture du milieu. En milieu ouvert, les semis directs 'GG' et 'MG' montrent des résultats étonnamment bons au Tremblet (malgré des indicateurs de sols peu favorables) tandis qu'à Béloni, les résultats sont très mitigés probablement en raison de conditions abiotiques beaucoup plus difficiles (petite saison sèche !). La gestion des plantes invasives a un impact un peu moindre sur la diversité, c'est surtout en milieu ouvert que la coupe initiale a un fort effet négatif ; l'arrachage-contrôle a un effet positif faible par rapport à l'arrachage initial. Enfin, la dératisation ne montre pas d'impact notable.

(2) Quinze mois après les semis, les taux de levée des 36 plantes indigènes sont d'autant plus élevés que la masse de graine est importante ; les espèces menacées montrent des taux particulièrement encourageants. Parmi les 46 espèces indigènes qui régénèrent spontanément, ce

sont les plantes 'MG' qui lèvent le mieux ; on note de rares exceptions chez les plantes 'GG' au pied de semenciers en sous-bois et chez les plantes 'PG', l'explosion de *Dodonaea v.* en milieu ouvert à Béloni. En effet, les plantes 'PG' lèvent très peu dans l'ensemble quelles que soient l'ouverture du milieu et la gestion des plantes invasives. Pour les 42 espèces indigènes analysées, la hauteur maximale des plantules est là encore d'autant plus grande que la taille de graine est élevée ; trois espèces semées 'GG' et menacées sont par exemple dans le quart de tête. Comme attendu, la plupart des plantes 'GG' et 'MG' croissent plus vite en sous-bois et en milieu intermédiaire qu'en milieu ouvert. En milieu ouvert, plusieurs espèces 'GG' et 'MG' *a priori* pionnières croissent plus vite comme attendu, mais diverses espèces *a priori* dryades y sont également capables de bonnes performances dans la modalité arrachage-contrôle. L'arrachage-contrôle a dans l'ensemble un effet positif plus fort sur la hauteur maximale des plantules que sur les autres réponses testées ci-dessus. Dans les placettes envahies, de multiples plantules indigènes sont néanmoins capables de se maintenir voire de croître doucement, ce qui souligne le besoin de poursuivre les suivis dans les années à venir.

(3) La reprise des plantes invasives est comme attendu fortement modulée par l'ouverture du milieu : en milieu ouvert, leur reprise est forte aux deux sites, tandis qu'en milieu intermédiaire, elle n'est forte qu'au Tremblet où la canopée indigène est plus ouverte qu'à Béloni. Aux deux sites, on note des changements compositionnels de plantes exotiques difficilement prédictibles avant l'arrachage initial, avec des niveaux de virulence extrêmement variables selon les espèces.

Synthèse. Les semis directs de plantes ligneuses 'GG' et 'MG' avec une forte limitation de la dispersion permettent une remarquable diversification des communautés de plantules en forêt tropicale humide, avec une contribution considérable de multiples espèces menacées. Nos résultats montrent que les rats sont une menace mineure pour la régénération aux sites d'études, mais les autres facteurs testés agissent souvent en interaction, ce qui complique les préconisations. En sous-bois, nos travaux ouvrent des perspectives de diversification de la régénération à large échelle avec des protocoles relativement simples, pour peu qu'on dispose de la capacité à collecter et transporter de grandes quantités de graines. C'est dans les milieux plus ouverts que les choses se compliquent après les semis : par exemple, nos résultats sont étonnamment bons pour la modalité arrachage-contrôle au Tremblet, tandis que les conditions abiotiques drastiques ont empêché la levée voire mené à une forte mortalité des plantules à Béloni ; de même, si dans des milieux fortement envahis, l'intérêt de l'arrachage initial est évident, le caractère difficilement prédictible de la repousse des plantes exotiques implique un suivi et une gestion en adéquation. Nous devrions notamment considérer certaines espèces exotiques comme des alliées potentielles dans de futurs projets de restauration, tout comme nous considérons certaines fougères indigènes comme des plantes invasives dans la présente expérimentation.

Contrairement à la plupart des plantes 'GG' et 'MG', les semis directs de plantes 'PG' ne peuvent restaurer significativement la régénération de ces espèces, ce qui n'est pas surprenant étant donné que ces plantes bénéficient encore de niveaux intéressants de dispersion. La quasi-absence de régénération spontanée de plantes anémochores à petites graines malgré des conditions de lumière maintenues adéquates montre indéniablement que de puissantes limitations post-dispersion sont à l'œuvre. L'allélopathie rémanente dans les sols et/ou l'invasion de micro-organismes pathogènes constituent probablement les pistes de recherche les plus pertinentes. Démêler ces limitations dans un avenir proche pourrait permettre de restaurer la régénération de multiples plantes indigènes à petites graines, comme nous le faisons avec succès pour les espèces ayant perdu leurs disperseurs.

Table des matières

Remerciements.....	3
Résumé.....	4
1 Introduction.....	9
2 Matériel et méthodes.....	12
2.1 Critères de choix des sites et des espèces semées.....	12
2.1.1 <i>Quels sites à Saint-Philippe ?.....</i>	<i>12</i>
2.1.2 <i>Semer quelles espèces ligneuses ?.....</i>	<i>12</i>
2.2 Design expérimental.....	12
2.2.1 <i>Influence du site.....</i>	<i>12</i>
2.2.2 <i>Influence de l'ouverture du milieu.....</i>	<i>13</i>
2.2.3 <i>Influence des méthodes de lutte contre les plantes envahissantes.....</i>	<i>14</i>
2.2.4 <i>Influence de la dératisation.....</i>	<i>16</i>
2.2.5 <i>Influence des assemblages semés.....</i>	<i>16</i>
2.2.5.1 <i>Influence de la masse de graine.....</i>	<i>16</i>
2.2.5.2 <i>Influence de la richesse de semis.....</i>	<i>16</i>
2.3 Réglementation.....	18
2.4 Installation de l'expérimentation.....	18
2.4.1 <i>Lutte contre les plantes envahissantes.....</i>	<i>18</i>
2.4.1.1 <i>Moyens humains.....</i>	<i>18</i>
2.4.1.2 <i>Les techniques de lutte.....</i>	<i>19</i>
2.4.2 <i>Dératisation.....</i>	<i>20</i>
2.4.2.1 <i>Pourquoi employer un biocide ?.....</i>	<i>20</i>
2.4.2.2 <i>Déploiement de la dératisation.....</i>	<i>20</i>
2.4.3 <i>Installation des placettes.....</i>	<i>21</i>
2.4.3.1 <i>Échantillonnage du sol.....</i>	<i>21</i>
2.4.3.2 <i>Matérialisation des placettes.....</i>	<i>21</i>
2.4.4 <i>Récolte et stockage des diaspores.....</i>	<i>22</i>
2.4.4.1 <i>La temporalité des récoltes.....</i>	<i>22</i>
2.4.4.2 <i>Les quantités requises.....</i>	<i>23</i>
2.4.4.3 <i>Localisation des semenciers.....</i>	<i>23</i>
2.4.4.4 <i>Le stockage.....</i>	<i>24</i>
2.4.5 <i>Préparation des graines : dépulpage, tri et levée de dormance.....</i>	<i>25</i>
2.4.5.1 <i>Les plantes à petites graines.....</i>	<i>25</i>
2.4.5.2 <i>Les plantes à moyennes et grosses graines.....</i>	<i>26</i>
2.4.6 <i>Calcul des densités de semis.....</i>	<i>27</i>

2.4.7 Déploiement des semis directs.....	28
2.4.7.1 Les plantes à petites graines.....	28
2.4.7.2 Les plantes à moyennes et grosses graines.....	30
2.5 Suivis de plantules et contrôle de la repousse des plantes invasives.....	30
2.5.1 Levée des espèces semées à semis + 5 mois.....	30
2.5.2 Suivi à semis + 9 mois.....	30
2.5.2.1 Contrôle de la repousse préalable.....	30
2.5.2.2 Levée des plantes indigènes et reprise des invasives à semis + 9 mois.....	31
2.5.3 Suivi à semis + 15 mois.....	31
2.6 Données.....	31
2.7 Analyses.....	31
2.7.1 Descripteurs additionnels des variables testées.....	31
2.7.1.1 Indicateurs de sols.....	31
2.7.1.2 Pluviosité.....	32
2.7.1.3 Consommation de raticides.....	32
2.7.2 Diversité des plantules indigènes à semis + 15 mois.....	32
2.7.2.1 Diversité spécifique.....	32
2.7.2.2 Masse de graine moyenne pondérée.....	32
2.7.2.3 Diversité phylogénétique.....	32
2.7.3 Bilan spécifique pour les ligneux indigènes à semis + 15 mois.....	33
2.7.3.1 Bilan du nombre de plantules.....	33
2.7.3.2 Bilan des hauteurs maximales de levée.....	33
2.7.4 Bilan pour les plantes invasives et herbacées indigènes à semis + 15 mois.....	33
2.7.4.1 Bilan des recouvrements.....	33
2.7.4.2 Bilan des hauteurs maximales pour les principales plantes invasives.....	33
3 Résultats.....	34
3.1 Descripteurs additionnels des variables testées.....	34
3.1.1 Indicateurs de sol.....	34
3.1.2 Pluviosité.....	34
3.1.3 Consommation de raticides.....	35
3.2 Diversité des plantules indigènes à semis +15 mois.....	36
3.2.1 Diversité spécifique.....	36
3.2.2 Masse de graine moyenne pondérée.....	38
3.2.2 Diversité phylogénétique.....	39
3.3 Bilan spécifique pour les ligneux indigènes.....	39
3.3.1 Bilan pour les espèces semées à semis +15 mois.....	39
3.3.2 Bilan pour la régénération spontanée à semis +15 mois.....	41
3.3.3 Bilan des hauteurs maximales des plantules à semis +15 mois.....	42

3.4 Bilan pour les plantes invasives et les plantes herbacées indigènes à lutte initiale + 15 mois.....	45
3.4.1 <i>Bilan pour les plantes herbacées indigènes (non invasives).....</i>	45
3.4.2 <i>Bilan pour les plantes invasives.....</i>	46
4 Discussion générale.....	49
4.1 La remarquable diversification de la régénération grâce aux semis directs.....	49
4.1.1 <i>De fortes disparités selon la taille de graine des assemblages semés.....</i>	50
4.1.2 <i>Le rôle majeur de l'ouverture du milieu, de la gestion des plantes invasives et du site.....</i>	50
4.1.3 <i>Les rats : une menace directe mineure pour la régénération en forêt tropicale humide.....</i>	52
4.1.4 <i>La remarquable contribution des plantes rares / menacées à la diversification.....</i>	53
4.2 La contribution de la régénération spontanée à la diversité indigène.....	53
4.2.1 <i>La régénération relativement bonne des espèces à moyennes graines.....</i>	54
4.2.2 <i>Inquiétudes pour les ligneux à petites graines : comprendre les limitations de leur régénération.....</i>	54
4.2.2.1 <i>Les limitations 'pré-dispersion' improbables.....</i>	55
4.2.2.2 <i>Les limitations 'post-dispersion' improbables.....</i>	55
4.2.2.3 <i>Les limitations 'post-dispersion' probables.....</i>	55
4.3 Mieux comprendre la niche de régénération des espèces indigènes grâce au plan factoriel croisé.....	56
4.3.1 <i>Espèces se comportant comme attendu.....</i>	57
4.3.2 <i>Espèces croissant sous des conditions de lumière sensées être défavorables.....</i>	57
4.3.3 <i>Espèces ne croissant pas malgré des conditions de lumière sensées être favorables.....</i>	58
4.4 La continuité de cette expérimentation.....	58
4.4.1 <i>Ce qui est prévu a minima.....</i>	58
4.4.2 <i>De nouveaux semis directs ?.....</i>	59
4.4.3 <i>Tester de nouvelles hypothèses ?.....</i>	59
4.5 Vers des actions de restauration de plus grande envergure à La Réunion ?.....	59
4.5.1 <i>Les enseignements pour les chantiers de lutte : s'appuyer délibérément sur des plantes exotiques dans de futures actions ?.....</i>	59
4.5.2 <i>Des semis directs d'ores et déjà envisageables à vaste échelle.....</i>	61
5 Bibliographie.....	62

1 Introduction

Les forêts tropicales insulaires ont été très majoritairement détruites à l'échelle globale (Mittermeier et al., 2004) et les Mascareignes n'échappent pas à ce constat malgré de fortes disparités intra-archipel (Cheke et Hume, 2008). Rodrigues a perdu toutes ses forêts indigènes, l'île Maurice ne conserve que quelques pourcents de ses forêts d'origine (Florens et al., 2012) et La Réunion qui abrite encore plus de 30 % d'habitats indigènes (Strasberg et al., 2005) a néanmoins perdu presque tous ces habitats de basse altitude, notamment en forêt tropicale humide (Albert et al., 2021a). C'est dans ce contexte que d'importants efforts de conservation ont été entrepris depuis la fin du 20^{ème} siècle pour préserver non seulement les espèces indigènes menacées, mais aussi leurs habitats dans tout l'archipel (Cheke et Hume, 2008; Dupont et al., 1989; Florens, 2013; Strasberg et al., 2005). Pourtant, même si les défrichements sont devenus rares, de multiples menaces pèsent sur les forêts tropicales relictuelles. Parmi ces menaces, les conséquences en cascade de l'extinction des vertébrés frugivores indigènes et les invasions biologiques peuvent avoir des conséquences délétères sur la régénération.

La dispersion d'une écrasante majorité des arbres tropicaux repose sur les vertébrés frugivores que ce soit en milieu continental (Turner, 2001) ou insulaire (Albert, 2020). Les conséquences en cascade de la disparition des vertébrés n'ont pourtant recueilli l'attention de la communauté scientifique que tardivement, et ce malgré l'hécatombe ancienne dans la mégafaune continentale (Dirzo et al., 2014; Guimarães et al., 2008) et l'anéantissement d'une grande partie des vertébrés dans les îles (Fernández-Palacios et al., 2021; Hansen et Galetti, 2009; Heinen et al., 2017). L'impact très négatif de la perte des vertébrés frugivores sur la régénération des forêts est désormais bien documenté en milieu continental (Effiom et al., 2013; Federman et al., 2016; Harrison et al., 2013; Terborgh et al., 2008; Trolliet et al., 2019; Vanthomme et al., 2010) tout comme en milieu insulaire océanique (Caves et al., 2013; Wandrag et al., 2017) et dans les Mascareignes en particulier (Albert et al., 2021b, 2020b; Hansen et al., 2008; Heinen et al., 2023). L'inquiétude au niveau global est telle que l'IPBES (2019) a récemment inscrit cette perte de fonctionnalité au côté de la perte de pollinisation comme l'une des « contributions de la nature aux populations » les plus menacées.

Face à ce constat, deux possibilités s'imposent pour restaurer la dispersion et devraient idéalement être utilisées de concert : **(1)** maintenir des populations de frugivores de taille suffisante (i) en protégeant la faune existante et leurs habitats notamment du braconnage (*e.g. Hypsipetes borbonicus* à La Réunion, *Pteropus niger* à Maurice), (ii) en ré-introduisant des espèces éteintes localement (*e.g. Psittacula eques* en projet à La Réunion), (iii) en ré-ensauvageant avec des espèces éteintes (*e.g. les tortues géantes, cf Falcón et Hansen, 2018*) ; **(2)** déployer des semis directs. Tombés en désuétude en foresterie au 20^{ème} siècle, les semis directs présentent un regain d'intérêt en restauration écologique au niveau mondial (Shaw et al., 2020), même s'ils demeurent encore trop peu utilisés dans les forêts tropicales (Lázaro-González et al., 2023). De ce point de vue, les semis directs d'arbres à gros fruits charnus que nous avons entrepris à La Réunion sont exemplaires. Après semis, les taux de levée parfois très élevés sur des coulées de lave post-défaunation ont ainsi démontré que la perte de la dispersion est la principale limitation de leur recrutement sur les coulées historiques du Piton de la Fournaise (Albert et al., 2019) ; ce qui a définitivement invalidé le schéma successional établi par Cadet (1977). Ces résultats nous encouragent à poursuivre les semis directs, en semant non seulement de multiples espèces sans vertébré disperseur, mais aussi le long de gradients environnementaux plus marqués. Car la rupture de la dispersion ne pose pas uniquement problème dans le cadre de la reconstruction des écosystèmes forestiers (Albert et al., 2020b), mais également dans la capacité des forêts

anciennes à maintenir leur diversité via la régénération des espèces de canopée dans le sous-bois. Ce phénomène, bien documenté dans les aires protégées tropicales continentales (Effiom et al., 2013; Harrison et al., 2013; Terborgh et al., 2008; Trolliet et al., 2019; Vanthomme et al., 2010), a également été montré de manière très préoccupante à Mare Longue où les secteurs les plus préservés suivis par l'Université de La Réunion montrent une forte chute de la diversité dans les cohortes juvéniles (Albert et al., 2021b).

Les perturbations induites par les plantes invasives sont documentées de longue date au niveau global (Pyšek et al., 2020) et menacent particulièrement les écosystèmes insulaires (Essl et al., 2019; Moser et al., 2018). Ces perturbations ont fait l'objet de nombreux travaux à La Réunion (Baret et al., 2006; Fenouillas et al., 2021; Macdonald et al., 1991; Mandon-Dalger et al., 2004; Potgieter et al., 2014; Strasberg, 1994) où la gravité de la situation a conduit l'[UICN](#) à dégrader en 2017 le statut du bien classé au patrimoine mondial UNESCO dans la catégorie 'menace significative'. Depuis, les gestionnaires de ce patrimoine en lien avec des chercheurs locaux élaborent une stratégie concertée pour faire face à l'échelle de l'île (Fenouillas et al., 2023).

Face aux invasions de plantes, les actions de restauration se sont pourtant multipliées depuis plusieurs décennies. Elles ont d'abord consisté en actions de lutte qui mènent souvent au remplacement d'une espèce invasive par une autre ; puis, face au peu, voire à l'absence de dynamique forestière indigène, les plantations suivant les chantiers de lutte se sont petit-à-petit imposées (Roussel et Triolo, 2016). Il reste que la lourdeur des moyens à déployer limite la plupart du temps les surfaces traitées ; seuls de gros projets comme les LIFE + [COREXERUN](#) ou [forêt sèche](#) tentent de restaurer des surfaces de 10 hectares, avec des résultats contrastés à la clé (Cuénin, 2020). Suivant la lutte contre les plantes invasives, les semis directs ne sont que très rarement tentés à La Réunion avec le présupposé selon lequel cette méthode ne fonctionnerait pas. Les détracteurs des semis directs pourraient arguer que, ce qui peut fonctionner en milieu continental est impossible à La Réunion étant donné la virulence des invasions ; mais ce serait sous-estimer les problèmes que posent les invasions dans les projets de restauration sur les continents (Doust et al., 2008; Passaretti et al., 2020; Shaw et al., 2020; Silva et Vieira, 2017). Dans les Mascareignes, visiter la forêt du Bise-Fer à l'île Maurice après des opérations très lourdes de lutte contre *Psidium c.*¹ apporte des éléments de réponse : la régénération y est très diversifiée et abondante alors qu'aucun semis direct ni aucune plantation n'y ont été pratiqués (Baider et Florens, 2011). Même si cela n'explique pas tout, il est fort probable que les grands vertébrés frugivores y jouent un rôle prépondérant et expliquent les différences troublantes observées avec la forêt de Mare Longue à La Réunion (Albert et al., 2021b). À La Réunion, nos semis de diverses espèces à grosses graines ont également montré que ces espèces sont capables de s'installer dans des milieux envahis, notamment parce qu'elles ont des systèmes racinaires suffisamment robustes pour résister à la compétition racinaire (Passaretti et al., 2020). Cela démontre que les plantes invasives gagnent actuellement « par forfait » des plantes indigènes sur ces coulées historiques perturbées (Albert et al., 2019) et que les semis directs associés à des protocoles de lutte offrent de remarquables perspectives de restauration écologique (Doust et al., 2008; Shaw et al., 2020).

Parmi les autres limitations de la régénération des plantes, l'impact négatif de la prédation des graines par les rats (*Rattus* spp) a déjà été montré au niveau global (Forget et al., 2005; Shiels et Drake, 2015, 2011), comme dans les Mascareignes (Albert, 2020; Auchoybur et Florens, 2005; Bissessur et al., 2019). À la Réunion, si cette limitation du recrutement a été qualifiée de secondaire en comparaison avec la perte de la dispersion pour diverses espèces de plantes

1 Dans cette étude, les espèces de plantes avec une seule espèce par genre sont peu sujettes à confusion et par conséquent résumées au genre suivi de la 1^{ère} lettre de l'épithète.

testées (e.g. *Mimusops b.*, *Labourdonnaisia c.*, *Calophyllum t.*, *Syzygium cymosum*, etc.), les rats contribuent néanmoins à une altération significative du recrutement de certaines espèces, e.g. *Diospyros b.*, et pourraient avoir un impact beaucoup plus important sur certaines espèces menacées, comme *Hyophorbe i.* ou *Noronhia b.* (Albert, 2020). Poursuivre les investigations apparaît donc crucial, d'autant qu'une grande variabilité comportementale des rats a été soulignée selon les lieux, les années et les plantes étudiées (Albert et al., 2022). Enfin, il apparaît crucial de comprendre si les rats constitueront une limitation à contrôler lorsque seront déployés des semis multi-espèces à large échelle à La Réunion.

Étant donné les bons résultats des précédents semis directs ayant restauré la fonction de dispersion de quelques espèces indigènes (Albert, 2020; Albert et al., 2022), le projet ECOFORRUN souhaite élargir ces semis à de multiples espèces ligneuses zoochores pour tester notre capacité à diversifier² la régénération en forêt tropicale humide (appelée forêt de bois de couleur des bas à La Réunion) et ce, dans des contextes variés. Le large dispositif expérimental déployé à Saint-Philippe teste l'influence de cinq facteurs principaux : (1) le site, (2) l'ouverture du milieu, (3) les méthodes de lutte contre les plantes invasives, (4) la dératisation et (5) les types de semis directs. Pour ce dernier facteur, nous semons 36 espèces ligneuses indigènes dont un tiers est menacé selon l'UICN France et al. (2013). Il va sans dire que le projet ECOFORRUN aura d'importantes retombées pour la conservation des communautés et des espèces menacées de la forêt tropicale humide à La Réunion et dans les Mascareignes.

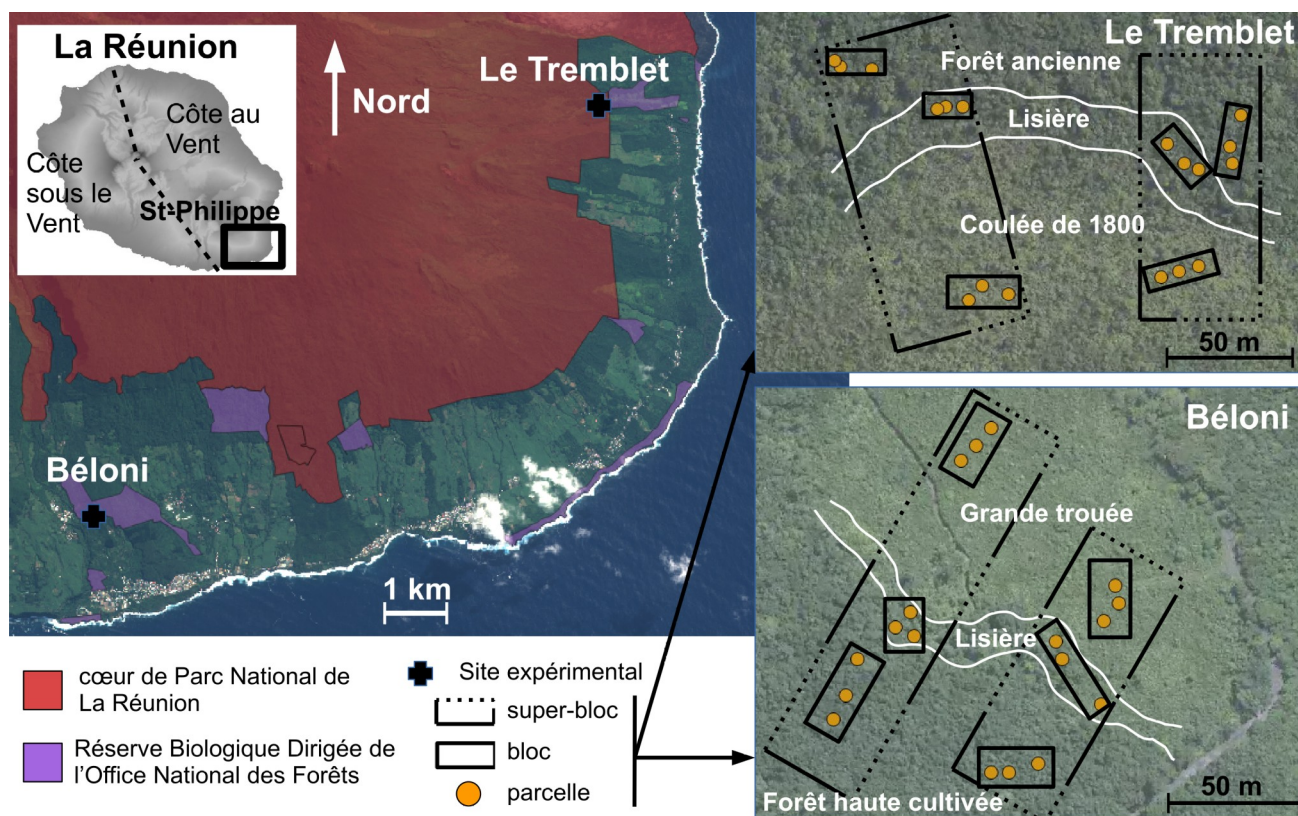


Figure 2.1. Localisation des deux sites expérimentaux en forêt tropicale humide de basse altitude sur la commune de Saint-Philippe. Pour les deux sites, Béloni et Le Tremblet, le contexte environnemental est mis en perspectives avec les 4 'super-blocs' expérimentaux (rectangles en trait plein-pointillé) qui comprennent 12 'blocs' (rectangles en trait plein) et 36 'parcelles' expérimentales (points orange). Pour le détail du dispositif expérimental, cf Figure 2.2. Dans cette dernière figure, la symbologie des unités expérimentales est la même hormis pour les 'parcelles' représentées par des carrés en trait pointillé.

² Terme habituellement utilisé en biologie de l'évolution, 'diversifier' signifie ici 'accroître la diversité d'espèces, de groupes d'espèces et de traits fonctionnels'.

2 Matériel et méthodes

2.1 Critères de choix des sites et des espèces semées

2.1.1 Quels sites à Saint-Philippe ?

Pour le choix des sites expérimentaux (Figure 2.1), six critères importants sont en jeu : (i) être en aire protégée à proximité de forêts indigènes à hauts enjeux ; (ii) présenter des zones envahies, mais ne nécessitant pas des moyens de lutte trop lourds à mettre en œuvre (e.g. gros diamètres ne pouvant être arrachés comme chez *Syzygium jambos* ou *Diospyros digyna*) ; (iii) respecter les contraintes spatiales définies par l'agent ONF (pas trop près des plantations de vanille ou des sentiers/routes) ; (iv) être en terrain peu accidenté. À ces critères s'ajoutent deux autres liés au design expérimental : (v) répliquer l'ensemble du dispositif à chaque site (cf 2.2.2) ; (vi) respecter une distance minimale entre les zones dératées ou non (cf 2.2.3).

NB : le 3^{ème} site souhaité initialement à Mare Longue ne permettait pas de répliquer l'ensemble du dispositif et n'a donc pas été retenu après une longue reconnaissance sur le terrain. Cette décision a été prise à contre-cœur étant donné l'importance du lieu dans la biologie de la conservation à La Réunion. Par conséquent, la surface d'expérimentation initialement prévue à Mare Longue a été redistribuée entre les deux sites retenus, Béloni et Le Tremblet, avec une modalité de gestion ajoutée à chaque site.

2.1.2 Semer quelles espèces ligneuses ?

Étant donné l'objectif des 36 espèces à semer sur une fenêtre de temps courte, nous définissons une large liste de 85 espèces ligneuses zoochores présentes en forêt tropicale humide à Saint-Philippe (Annexe 1). Cette liste compte un nombre proche d'espèces dans chacun des groupes de masse de graine, mais une large prédominance d'arbres en comparaison avec les arbustes et les lianes.

Pour le choix des espèces à semer, nous souhaitons pour chaque groupe de semis (i) semer une diversité phylogénétique maximale (par exemple éviter plusieurs espèces par genre et choisir des lignées éloignées phylogénétiquement si possible) ; (ii) semer une à deux espèces pionnières ou connues pour être un minimum héliophile, y compris pour les plantes à grosses graines qui comptent principalement des espèces tolérantes à l'ombre ; (iii) semer un maximum d'espèces d'arbres et minimiser le nombre d'espèces d'arbuste, arbrisseau ou liane.

2.2 Design expérimental

2.2.1 Influence du site

Les deux sites expérimentaux retenus se trouvent sur des coulées récentes portant les corridors forestiers à basse altitude sur la commune de Saint-Philippe (Figure 2.1). Le site de Béloni se trouve sur une coulée du 14^{ème} siècle tandis que celui du Tremblet est à cheval entre la coulée historique de 1800 et une coulée datée autour de 1570 (Albert et al., 2020a). Les deux sites sont situés dans des aires protégées : en réserve biologique dirigée de l'Office National des Forêts à 270 m à Béloni et en cœur de Parc national de la Réunion à 350 m au Tremblet. Si le site de Béloni est utilisé pour la première fois pour une expérimentation de terrain, celui du Tremblet a déjà fait l'objet d'une importante expérimentation entre 2018 et 2020 (Albert et al., 2019 ; chapitre 5 dans Albert, 2020).

Les deux sites se trouvent aux extrémités de la courbe de niveau des 300 m d'altitude à Saint-Philippe (Figure 2.1). Bien qu'appartenant au même habitat (*sensu* Strasberg et al., 2005) avec des précipitations annuelles moyennes estimées autour de 4000 mm, la végétation est plus hygrophile au Tremblet qu'à Béloni. Le site du Tremblet semble donc beaucoup plus humide que celui de Béloni en moyenne, ce phénomène semblant très prégnant pendant la baisse des précipitations qui a habituellement lieu en octobre/novembre (Réchou et al., 2019). Pour comprendre dans quelle mesure cette variabilité peut influencer la régénération, les sites de Béloni et du Tremblet ont été respectivement équipés avec des pluviomètres en mai et en août 2022.

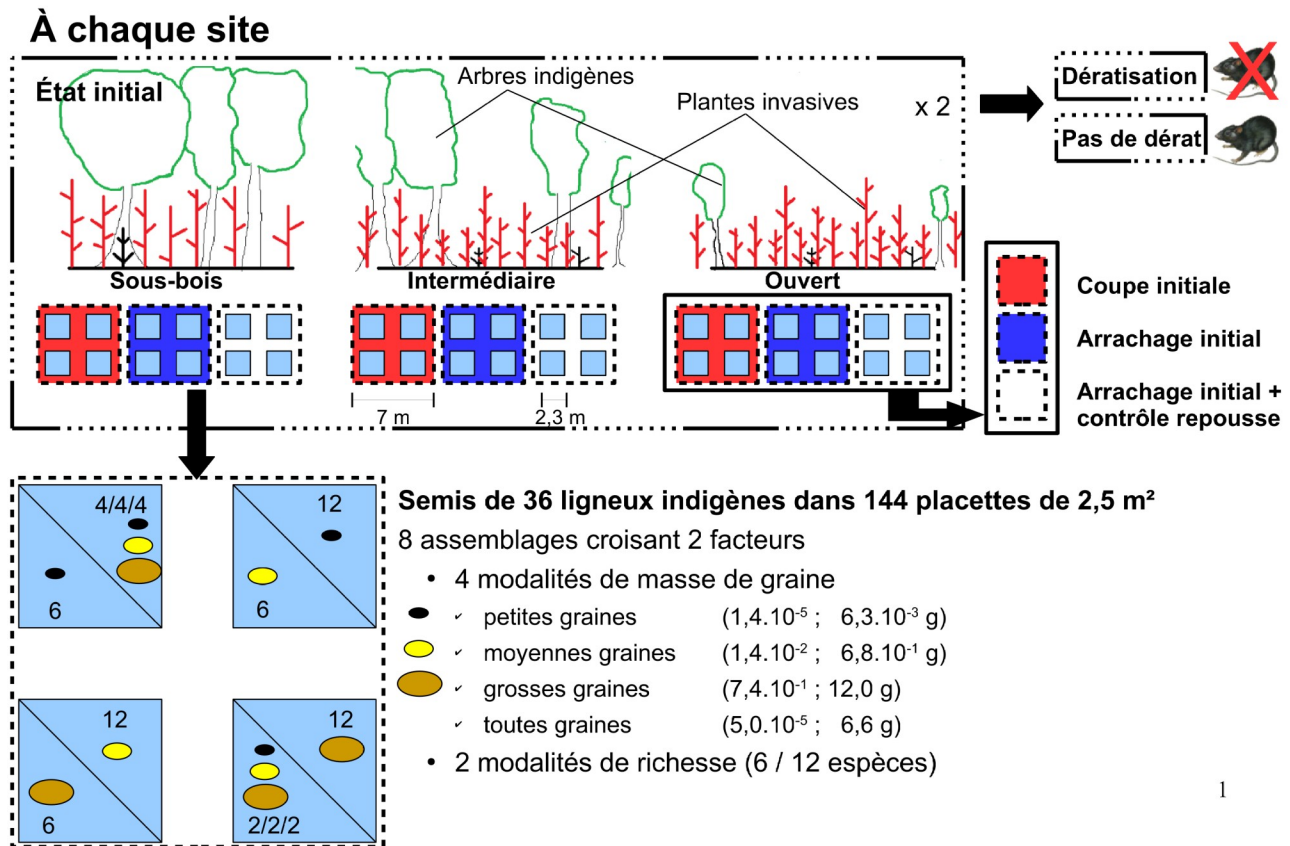


Figure 2.2. Design expérimental d'ECOFORRUN mis en œuvre à Béloni et au Tremblet. Cinq facteurs sont testés à chaque site : (1) l'ouverture du milieu ; (2) les méthodes de lutte contre les plantes envahissantes ; (3) la prédation des graines par les rats ; (4) la masse de graine des assemblages semés ; (5) la richesse des assemblages semés. Dans le reste de ce bilan scientifique, nous nous référons à « super-bloc » pour le rectangle en trait plein-pointillé, à « bloc » pour les rectangles de 150 m² en trait plein, à « parcelle » pour les carrés de 50 m² en trait pointillé, à « placette » pour la plus petite unité matérialisée par les triangles isocèles de 2,5 m² (cf Figure 2.1 pour la spatialisation). Le design complet pour les deux sites compte ainsi 4 super-blocs, 12 blocs, 36 parcelles et 288 placettes.

2.2.2 Influence de l'ouverture du milieu

À chaque site, cette expérience s'appuie sur un gradient de structuration de la canopée indigène (Figure 2.2) qui est généralement associé à un gradient de diversité de la communauté de ligneux indigènes (Figure 2.3A). Trois modalités d'ouverture du milieu sont étudiées (unité=150 m², Figure 2.2 ; pour la vue aérienne, Figure 2.1):

1. 'sous-bois' : canopée indigène haute et fermée. A Béloni, les deux blocs sont situés en forêt essentiellement cultivée par l'ONF avec *Labourdonnaisia c.* et *Mimusops b.* (Figure 2.1), tandis qu'au Tremblet, les deux blocs sont situés en forêt tropicale humide ancienne (cf forêts à *Labourdonnaisia* et *Psiloxylon* décrites par Cadet, 1977). A surface équivalente, la richesse spécifique est ainsi plus du double au Tremblet qu'à Béloni (Figure 2.3A).

2. 'intermédiaire' : canopée indigène moyennement haute et variablement fermée. Aux deux sites, les blocs sont situés à l'interface entre les niveaux 'sous-bois' et 'ouvert' (Figure 2.1). Malgré nos efforts à rechercher des conditions environnementales les plus homogènes possibles, d'importantes disparités sont notées après la lutte contre les espèces envahissantes entre et au sein des sites. Cela s'illustre parfaitement dans le recouvrement très variable de la canopée à l'échelle de la placette de 2.5 m² (Figure 2.3B). Il faut néanmoins noter que considérer le recouvrement à l'échelle du bloc de 150 m² atténue considérablement les disparités au sein de chaque site (figure non présentée).
3. 'ouvert' : canopée indigène basse et ouverte. A Béloni, les deux blocs sont situés dans une trouée de plusieurs hectares provoquée par un incendie dans les années 1990 (Figure 2.1). Les rares arbres indigènes qu'on y rencontre proviennent très majoritairement de plantations ultérieures de l'ONF dont l'entretien a été abandonné il y a une dizaine d'années du fait des 'mauvais résultats obtenus' (G. Huot-Marchand, communication personnelle). Au Tremblet, les deux blocs sont situés au centre du bras principal de la coulée de 1800 qui mesure environ 100 m en largeur. Nous avons récemment montré les graves perturbations de la dynamique forestière sur cette coulée et documenté l'incapacité des plantes à grosses graines à s'y développer malgré la proximité de nombreux semenciers (Albert et al., 2020b). Pourtant, en comparaison avec Béloni, la canopée indigène sur cette coulée de lave demeure en bien meilleur état avec une diversité supérieure malgré l'absence de mesures de gestion et surtout des niveaux de recouvrement plus élevés (Figure 2.3A-B).

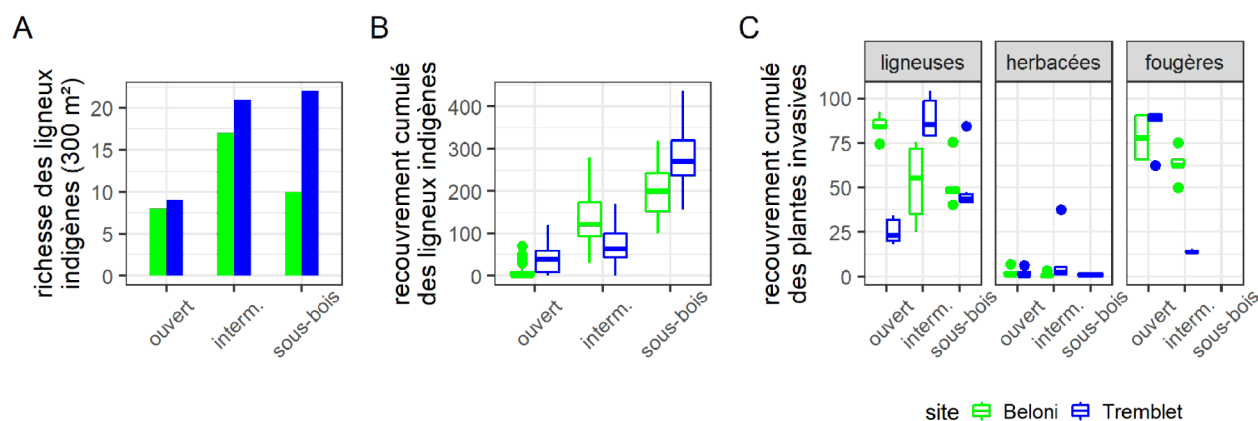


Figure 2.3. Richesse, recouvrement et niveaux d'invasions dans le dispositif expérimental avant intervention. **A-** Richesse spécifique des ligneux indigènes (hors plantules) selon les modalités d'ouverture du milieu à chaque site. **B-** Recouvrement des ligneux cumulé (hors plantules) dans chaque placette selon les modalités d'ouverture du milieu à chaque site. Les valeurs peuvent largement dépasser 100 % en raison de la stratification. **C-** Recouvrement cumulé au sein de trois groupes de plantes invasives (ligneuses, herbacées et fougères) selon les modalités d'ouverture du milieu à chaque site. Pour obtenir une réponse continue, les valeurs médianes pour chaque classe de recouvrement semi-quantitative sont utilisées (e.g. 87.5 % pour la classe [75 %-100 %]).

2.2.3 Influence des méthodes de lutte contre les plantes envahissantes

Une vingtaine d'espèces de plantes envahissantes et naturalisées sont contrôlées au cours des opérations de lutte (Tableau 2.1 & Figure 2.3C). Ces plantes comptent principalement des ligneux exotiques connus de longue date (Macdonald et al., 1991), mais aussi plusieurs espèces de fougères dont certaines sont indigènes et connues pour leur impact négatif sur la régénération des communautés indigènes à La Réunion (cf chapitre 5 dans Albert, 2020), comme ailleurs (Cohen et al., 1995; Kato-Noguchi et al., 2012; Slocum et al., 2004). Trois modalités de lutte contre les plantes envahissantes sont étudiées pour comprendre l'impact de la compétition avec celles-ci

(unité=50 m², Figure 2.2). Ces trois modalités représentent un gradient de gestion dans la mesure où les moyens engagés sont de plus en plus lourds et donc coûteux :

1. 'coupe initiale' : les plantes envahissantes ligneuses sont coupées à ras. Un recépage important est attendu pour les espèces envahissantes ligneuses, tout comme la reprise vigoureuse des fougères à rhizomes.
2. 'arrachage initial' : les plantes envahissantes sont coupées et arrachées avant l'installation des placettes. Si la reprise attendue est logiquement faible concernant le recépage, une explosion de diverses plantes exotiques très présentes dans la banque de graine (*Clidemia h.*, *Rubus a.*) n'est pas à exclure là où le milieu est ouvert (Albert, 2020; Baret et al., 2008; Cadet, 1977).
3. 'arrachage initial et contrôle annuel de la repousse' : identique à la modalité précédente, mais le contrôle de la repousse des plantes envahissantes est prévu une fois par an. Ce contrôle doit idéalement être réalisé au moment de la baisse des précipitations en octobre/novembre et demande du savoir-faire afin de ne pas endommager les plantules indigènes (qu'elles soient issues des semis directs ou qu'elles poussent spontanément).

Tableau 2.1. État initial synthétique des principales plantes invasives et naturalisées selon le niveau d'ouverture du milieu et le site. Les espèces envahissantes sont classées par groupe fonctionnel et rangées par ordre décroissant de recouvrement. Liste des abréviations dans l'ordre alphabétique : ARDCRE : *Ardisia crenata* ; ARUGRA : *Arundina graminifolia* ; BEGCUC : *Begonia cucullata* ; BOEPEN : *Boehmeria penduliflora* ; CLIHIR : *Clidemia hirta* ; DICLIN : *Dicranopteris linearis* ; DIODIG : *Diospyros digyna* ; ELECAR : *Elettaria cardamomum* ; IMPBAL : *Impatiens balsamina* ; KALPIN : *Kalanchoe pinnata* ; LANCAM : *Lantana camara* ; MANIND : *Mangifera indica* ; NEPspp : *Nephrolepis biserrata* & *N. abrupta* ; PASSUB : *Passiflora suberosa* ; PSICAT : *Psidium cattleianum* ; PTEAQU : *Pteridium aquilinum* ; RUBALC : *Rubus alceifolius* ; RUEBRE : *Ruellia brevifolia* ; SCHTER : *Schinus terebinthifolius* ; SCLSIE : *Scleria sieberi* ; SPAPLI : *Spathoglottis plicata* ; SYZCUM : *Syzygium cumini* ; SYZJAM : *Syzygium jambos* ; TRIMAU : *Tristemma mauritianum*.

		Sous-bois	Intermédiaire	Ouvert
Béloni	ligneux	PSICAT, SYZJAM, ARDCRE, SCHTER, MANIND	SCHTER, PSICAT, SYZJAM, PASSUB, DIODIG, SYZCUM, RUBALC	SCHTER, PSICAT, SYZJAM, LANCAM, PASSUB, SYZCUM, CLIHIR
	herbacées		RUEBRE, KALPIN, IMPBAL	BEGCUC
	fougères		NEPspp	NEPspp, PTEAQU
Tremblet	ligneux	PSICAT, RUBALC, ARDCRE, CLIHIR, DIODIG,	PSICAT, CLIHIR, RUBALC, TRIMAU	PSICAT, BOEPEN, CLIHIR, RUBALC, TRIMAU, ARDCRE
	herbacées	ELECAR	SCLSIE	ARUGRA, SPAPLI
	fougères		DICLIN	DICLIN, PTEAQU

Pour des raisons environnementales et historiques, le recouvrement des plantes invasives est généralement dominé par des plantes différentes entre et au sein des sites (Tableau 2.1 & Figure 2.3C). Pour illustrer les différences inter-sites, les plantes qui dominent les milieux ouverts au Tremblet sont *Dicranopteris l.* et *Psidium c.* (la seconde émergeant difficilement des fourrés denses constitués par la première) tandis que *Schinus t.* et *Nephrolepis* spp dominent très largement leurs strates respectives à Béloni. Pour illustrer les différences intra-site, les zones intermédiaires sont beaucoup plus sévèrement envahies par *Psidium c.* au Tremblet que ne le sont les sous-bois et milieux ouverts. C'est d'ailleurs en milieu intermédiaire au Tremblet que l'effort de lutte a été le plus lourd (cf 2.4.1.1).

2.2.4 Influence de la dératisation

Deux modalités sont étudiées pour comprendre l'impact de la prédation des graines par les rats (unité=450 m², Figure 2.1 & Figure 2.2) :

1. 'dératisation' : des biocides au difénacoum sont déployés préalablement aux semis directs et pendant environ deux mois pour faire baisser au maximum la pression potentielle de prédation des graines. Cette action a bénéficié de l'expertise de l'AVE2M.
2. 'pas de dératisation' : pas de déploiement de biocides. Les super-blocs sans dératisation devraient logiquement être négativement impactés par les rats. Étant donné le rayon d'action minimum des rats (30 m, M. Quiriet, communication personnelle) et les contraintes spatiales imposées par les gestionnaires, nous avons opté pour une distance minimale de 50 m entre les super-blocs. Cette distance est également jugée suffisante sur la base de précédents travaux au Tremblet qui ont révélé une forte variabilité de la prédation des graines à une échelle spatiale moindre (cf chapitre 5 dans Albert, 2020).

2.2.5 Influence des assemblages semés

Pour estimer notre capacité à restaurer la forêt tropicale humide via des semis directs, deux facteurs sont croisés au sein de chaque parcelle (unité = 2,5 m², Figure 2.2).

2.2.5.1 Influence de la masse de graine

Les limites des groupes fonctionnels sont définies arbitrairement en divisant en trois groupes de 12 espèces le continuum de masse de graine allant de 12 g à 1,4.10⁻⁵ g (Figure 2.2). Quatre modalités sont étudiées pour comprendre l'impact de la masse de graines : 'petites graines', 'moyennes graines', 'grosses graines' et 'toutes graines'. Pour cette dernière, il s'agit d'un mélange d'espèces appartenant aux plantes à petites, moyennes et grosses graines. Ce facteur a plusieurs ambitions : (i) tester les attendus classiques concernant les traits des graines, *i.e.* les plantes à petites graines devraient mieux recruter en milieux ouverts à l'inverse des plantes à grosses graines généralement plus adaptées aux milieux fermés ; (ii) mais aussi tester dans quelle mesure les plantes à grosses graines ayant perdu la dispersion pourraient être capables de se maintenir dans des zones envahies. Et ainsi accréditer selon laquelle les plantes envahissantes gagnent actuellement par forfait à la Réunion (Albert, 2020).

2.2.5.2 Influence de la richesse de semis

Ce facteur compte deux modalités : 'basse richesse / haute densité' et 'haute richesse / basse densité' avec respectivement 6 et 12 espèces pour chaque modalité de masse de graine. La combinaison des deux facteurs donne ainsi huit modalités par parcelle de 50 m² et 36 espèces à semer (Figure 2.2 ; Tableau 2.2). L'objectif principal de ce facteur n'est pas tant de tester un effet de la diversité qui demande des dispositifs beaucoup plus conséquents, que de pouvoir intégrer dans la modalité 'haute richesse' des espèces menacées souvent délaissées dans ce type d'expérimentation et/ou produisant de modestes quantités de diaspores (*e.g. Hernandia m.* en GG-HR). À l'opposé, les espèces produisant de grandes quantités de diaspores peuvent être semées jusqu'à 4 fois par parcelle de 50 m² (*e.g. Mimusops b.* en GG-HR, GG-BR, TG-HR, TG-BR). *In fine*, cela permettra de tester s'il est préférable de semer des assemblages riches avec une densité de graines moindre par espèce ou des assemblages plus pauvres avec une plus haute densité de graines.

Tableau 2.2. Détail des 36 espèces ligneuses indigènes retenues pour les semis directs. Elles sont rangées par ordre croissant de la masse moyenne de graine, les lignes horizontales matérialisant les limites entre les groupes 'PG', 'MG' et 'GG'. Sont également donnés le nombre moyen de graines par fruit, la masse de graine (mg), la forme de croissance, le statut de protection et le statut UICN (DD, données manquantes ; LC, préoccupation mineure ; NT, quasiment menacé ; VU, vulnérable ; EN, en danger ; CR, en danger critique d'extinction). Pour le catalogue, cf Annexe 2.

nom binomial	famille	graines.fruit ⁻¹	masse-graine	forme-croissance	protection	UICN
<i>Begonia salaziensis</i>	Begoniaceae	1500,00	0,014	arbrisseau	NON	LC
<i>Bremeria landia</i>	Rubiaceae	543,33	0,040	petit arbre	NON	LC
<i>Mussaenda arcuata</i>	Rubiaceae	1071,22	0,050	liane	NON	LC
<i>Ficus lateriflora</i>	Moraceae	468,62	0,110	grand arbre	NON	LC
<i>Psiloxylon mauritianum</i>	Myrtaceae	102,15	0,140	petit arbre	NON	LC
<i>Bertiera borbonica</i>	Rubiaceae	277,49	0,180	arbuste	NON	DD
<i>Ficus reflexa</i>	Moraceae	200,00	0,800	petit arbre	NON	LC
<i>Ficus rubra</i>	Moraceae	267,33	0,870	petit arbre	NON	LC
<i>Ficus densifolia</i>	Moraceae	163,43	0,910	grand arbre	NON	LC
<i>Polyscias cutispongia</i>	Araliaceae	12,14	3,000	petit arbre	OUI	CR
<i>Polyscias repanda</i>	Araliaceae	8,71	3,090	petit arbre	NON	LC
<i>Aphloia theiformis</i>	Aphloiaceae	5,76	6,320	petit arbre	NON	LC
<i>Piper borbonense</i>	Piperaceae	1,00	14,150	liane	NON	LC
<i>Hibiscus aff. boryanus</i> ³	Malvaceae	20,00	32,000	petit arbre	NON	DD
<i>Scaevola taccada</i>	Goodeniaceae	1,00	51,560	arbuste	NON	LC
<i>Antirhea borbonica</i>	Rubiaceae	1,00	60,960	petit arbre	NON	LC
<i>Acanthophoenix crinita</i>	Arecaceae	1,00	87,367	palmier	NON	VU
<i>Myonima obovata</i>	Rubiaceae	4,85	163,110	petit arbre	NON	LC
<i>Sideroxylon borbonicum</i>	Sapotaceae	1,01	273,650	grand arbre	NON	LC
<i>Syzygium borbonicum</i>	Myrtaceae	1,00	286,790	grand arbre	OUI	EN
<i>Poupartia borbonica</i>	Anacardiaceae	1,00	345,000	grand arbre	OUI	CR
<i>Molinaea alternifolia</i>	Sapindaceae	1,00	361,500	grand arbre	NON	LC
<i>Doratoxylon apetalum</i>	Sapindaceae	1,00	402,320	grand arbre	NON	LC
<i>Dictyosperma album</i>	Arecaceae	1,00	679,850	palmier	OUI	CR
<i>Terminalia bentzoe</i>	Combretaceae	1,00	742,000	grand arbre	OUI	CR
<i>Syzygium cymosum</i>	Myrtaceae	3,65	750,000	grand arbre	NON	LC
<i>Elaeodendron orientale</i>	Celastraceae	1,00	1028,700	grand arbre	NON	LC
<i>Diospyros borbonica</i>	Ebenaceae	9,00	1046,560	grand arbre	OUI	VU
<i>Labourdonnaisia calophylloides</i>	Sapotaceae	1,00	1311,130	grand arbre	NON	LC
<i>Noronhia broomeana</i>	Oleaceae	1,00	1898,060	grand arbre	OUI	VU
<i>Hyophorbe indica</i>	Arecaceae	1,00	2611,620	palmier	NON	NT
<i>Ochrosia borbonica</i>	Apocynaceae	1,00	3460,722	petit arbre	OUI	VU
<i>Strongylodon lucidus</i> ⁴	Fabaceae	1,00	3899,500	liane	NON	VU
<i>Hernandia mascarenensis</i>	Hernandiaceae	1,00	4732,850	grand arbre	OUI	CR
<i>Mimusops balata</i>	Sapotaceae	4,07	6615,870	grand arbre	NON	LC
<i>Pandanus purpurascens</i>	Pandanaceae	1,00	12034,180	arbuste	NON	LC

3 Espèce endémique encore non décrite, ayant potentiellement perdu son disperseur indigène (cf 4.1.4).

4 Seule espèce dont la zoochorie est très improbable.

2.3 Réglementation

La mise en place de cette expérimentation a demandé diverses autorisations auprès des gestionnaires d'espaces naturels et des services de l'état. Les autorisations permettent l'emprunt de divers chemins réservés aux travaux forestiers, l'intervention contre les plantes envahissantes, la dératissage préalable au semis, la matérialisation du dispositif au sol, les collectes des diaspores, les semis directs, et les suivis, et ce, pour l'ensemble des espèces animales et végétales concernées par le projet :

- autorisation du Parc national de la Réunion (Arrêté n° DIR-I-2021-259 et arrêté n° DIR-I-2021-189).
- autorisation de la direction régionale de l'Office National des Forêts du 02/09/2021
- autorisation préfectorale portant dérogation aux interdictions prévues sur les neuf espèces protégées semées (Arrêté n° DEAL/SEB/UBIO/2022-74 ; Tableau 2.2).

2.4 Installation de l'expérimentation

L'installation s'est déroulée en six grandes actions entre septembre 2021 et février 2022 : certaines se sont logiquement enchaînées (lutte contre les plantes invasives puis matérialisation des placettes, puis semis directs), d'autres se sont nécessairement chevauchées avec par exemple la récolte qui s'est déroulée tout au long de l'installation de cette expérimentation (Figure 2.4).

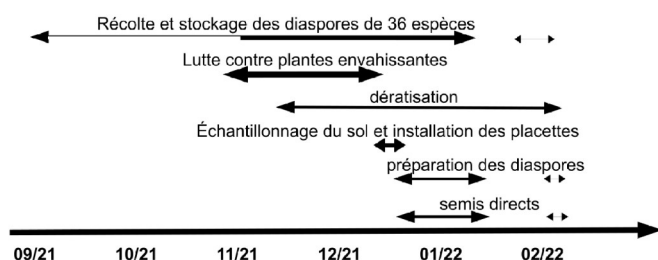


Figure 2.4. Les six grandes actions de l'installation de l'expérimentation. L'épaisseur des traits indique l'intensité de l'effort pour chacune.

2.4.1 Lutte contre les plantes envahissantes

2.4.1.1 Moyens humains

Cette action cruciale de l'installation se déroule sur cinq semaines en novembre / décembre 2021 (Figure 2.4). Au final, le chantier de lutte nécessite environ 90 jours-hommes sur 35 journées intensives avec la participation de 35 personnes, pour la plupart des bénévoles mobilisés dans le cercle des acteurs de la conservation, mais aussi des agents du Parc national et de l'Université de La Réunion. Le temps à allouer par parcelle de 50 m² varie d'un à cinq jours-hommes selon les modalités de lutte, les plantes envahissantes et le niveau d'invasion concernés. Les plus fortes différences entre les modalités 'coupe' et 'arrachage' au sein du même bloc ont par exemple été observées au Tremblet (i) en milieu 'ouvert' où l'arrachage des rhizomes de fougère est particulièrement fastidieux et (ii) en milieu 'intermédiaire' où l'arrachage des imposants chicots de goyavier constitue la limite de ce qui peut être entrepris avec les moyens matériels dont nous disposons.

2.4.1.2 Les techniques de lutte

L'ensemble du chantier de lutte est mené en coupe mécanique manuelle avec un outillage léger (machette, ébrancheur, scie japonaise, pioche de terrassier, barre à mine, Figure 2.5). Nous utilisons une tronçonneuse pour couper les plus gros diamètres de goyavier pendant une demi-journée seulement au Tremblet. L'utilisation des équipements de protection individuelle (gants et lunettes notamment) permet de minimiser les blessures malgré la participation de nombreux bénévoles, parfois néophytes. Un relevé phytoécologique est préalablement réalisé dans chaque parcelle de 50 m² qui constitue l'unité de gestion de la lutte. Lorsque la végétation est trop dense, le marquage préalable des ligneux indigènes est réalisé pour limiter le risque de blessure. Au total, environ 2000 m² de zones envahies sont nettoyées (36 parcelles de 50 m² + les accès dégagés, Figure 2.2) :

- Pour les 600 m² à traiter en 'coupe initiale', les plantes envahissantes sont coupées à ras afin que les chicots gênent le moins possible les déplacements et l'installation postérieure des placettes. La biomasse coupée est mise en andains le long des blocs expérimentaux.
- Pour les 1200 m² à traiter en 'arrachage', les systèmes racinaires des ligneux sont arrachés en minimisant l'impact négatif sur les systèmes racinaires des ligneux indigènes à proximité. Un soin particulier est également apporté à arracher les rhizomes des fougères envahissantes (*Dicranopteris l.*), mais cette opération est beaucoup plus délicate quand les rhizomes sont assez profonds (*Pteridium a.* à Béloni). Ce protocole a déjà été testé dans un contexte similaire (Albert, 2020) et s'avère plus aisé à mettre en œuvre sur des coulées de lave avec des sols hyper-squelettiques en comparaison avec des « vrais » sols. Sur les coulées, les racines ont en effet tendance à rester traçantes et sont assez facilement arrachées pour peu qu'un bras de levier de taille suffisante soit conservé lors de la coupe (plus de 2 m sont nécessaires sur les plus gros chicots de goyavier). À l'inverse, les systèmes racinaires sont beaucoup mieux ancrés dans les sols profonds où il serait téméraire d'espérer dégager de telles surfaces dans le temps imparti.

Après la lutte dans les zones les plus envahies initialement, certaines parcelles du dispositif sont quasi vides avec une entrée massive de lumière au niveau du sol (Figure 2.5). Le dégagement de ces zones a d'ailleurs été réalisé en priorité afin de pouvoir mieux circuler et installer la dératization dès mi-novembre 2021.

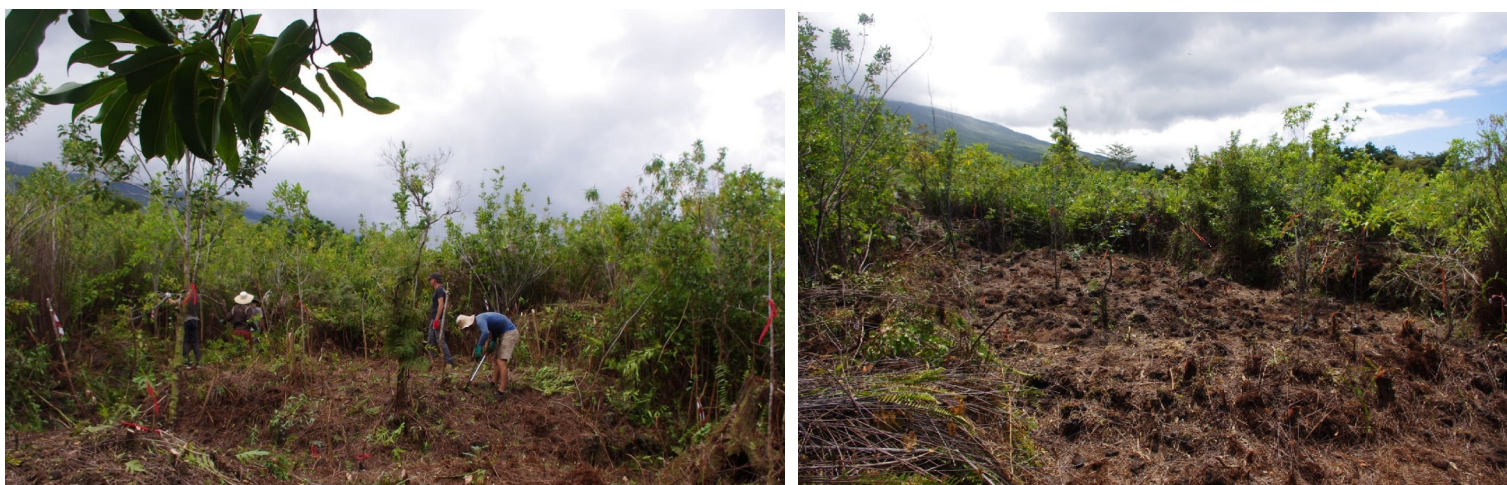


Figure 2.5. Chantier de lutte dans la trouée à Béloni. A gauche, chantier en cours. A droite, bloc de 150 m² après lutte. Le très faible recouvrement des plantes indigènes est bien visible ici. Photos : A. Rhumeur

2.4.2 Dératisation

Pour comprendre le potentiel impact des rats en tant que prédateur de graines, la moitié du dispositif expérimental est dératifiée entre mi-novembre 2021 et fin janvier 2022 (Figure 2.4).

2.4.2.1 Pourquoi employer un biocide ?

Eu égard aux problèmes écotoxicologiques que l'utilisation des biocides pose (Duron et al., 2017), ce choix est néanmoins retenu car cela permet une faible fréquence d'intervention sur le terrain tout en minimisant la mise en contact avec des animaux potentiellement porteurs de zoonose et parce que les différentes alternatives ne sont pas déployables :

- des cages d'exclusion ont déjà été utilisées en forêt tropicale humide et sont particulièrement efficaces (Albert, 2020). Malgré les faibles surfaces déployées lors de cette précédente expérimentation (40 placettes de 1 m²), cela a demandé un gros travail d'ajustage en raison des substrats irréguliers rencontrés sur les coulées de lave récentes. De plus, les plantules à croissance rapide comme *Calophyllum t.* exigent une hauteur de cage importante pour éviter le dépérissement des plantules au contact du métal. C'est donc irréalisable pour les 360 m² de placettes à dératifier dans le cadre de ce projet. Rappelons de plus que contrairement à d'autres îles, nul besoin de recourir à des exclusions pour protéger les plantules de grands herbivores introduits (e.g. *Cervus timorensis*).
- l'utilisation de cages de piégeage impliquerait de passer un budget temps démesuré à gérer la dératification alors que cette expérimentation requiert une multitude d'autres tâches ne souffrant aucune alternative. En effet, il faudrait relever *a minima* 18 cages (36 idéalement) au moins une fois par jour pendant environ deux mois et demi. De même se posent des contraintes sanitaires à manipuler des rats vecteurs de zoonose.
- les pièges Good Nature A24 sont réputés efficaces mais ne sont pas déployables au début de ce projet. En effet, même à son échelle modeste, cette expérimentation aurait nécessité *a minima* 18 pièges (36 idéalement), impliquant un coût important en comparaison avec la dératification par biocide (facteur 8 à 16) (Duron et al., 2017). Nous avons conscience que l'utilisation de biocides n'est pas satisfaisante et avons depuis acquis des pièges A24 pour de futures opérations de dératification.

2.4.2.2 Déploiement de la dératification

Après signature d'une convention de prêt avec l'AVE2M, nous acquérons des boîtes d'appâtage en PVC rigide disposant d'un système de fermeture intégré. Il s'agit du moyen le plus efficace pour (1) éviter la dispersion des biocides dans l'environnement (notamment en raison des fortes pluies sur Saint-Philippe qui peuvent occasionner la formation de petits cours d'eau temporaires) et (2) protéger les animaux ne pouvant pénétrer à l'intérieur, comme les tangués. Néanmoins, si l'empoisonnement d'animaux terrestres non-ciblés ne peut pas être totalement exclu, l'absence de vertébrés indigènes terrestres menacés parmi celles-ci, l'absence de lot de chasse et de captages d'eau potable sur la zone d'étude et la petitesse du dispositif en comparaison avec les opérations de lutte courantes en milieu agricole minimisent les impacts collatéraux potentiels.

Nous déployons mi-novembre 2021 six postes d'appâtage étanches dans chacun des six super-blocs à dératifier (36 postes en tout, Figure 2.6). Quatre et deux postes sont respectivement disposés aux angles et à mi longueur des grands côtés des super-blocs. 100 g de pâte fraîche de difénacoum sont déposés initialement dans chaque poste d'appâtage. La consommation par les rats est relevée chaque semaine et les postes d'appâtage réapprovisionnés en fonction. Durant le

ré-approvisionnement, les doses sont diminuées jusqu'à 50 g par poste si la consommation n'a pas augmenté ou a durablement baissé et/ou pour assurer la circulation de l'air entre les appâts susceptibles de moisir (au Tremblet en particulier).

Parallèlement, jusqu'à six pièges cameras sont déployés pour comprendre l'efficacité du dispositif de dératisation. Nous étudions d'abord quels sont les vertébrés qui fréquentent les postes d'appâtage (Figure 2.6). Puis, une fois les semis directs débutés, les pièges cameras servent essentiellement à tester si les super-blocs non dératisés sont moins fréquentés et donc moins sujets à de la prédation des graines que les super-blocs dératisés. Par la suite, ces observations pourront éventuellement être reliées à des différences significatives de recrutement des plantules.



Figure 2.6. Dispositif de dératisation et de suivi des rats. En haut, à gauche, poste d'appâtage ouvert nettoyé avant la recharge en biocides. À noter la présence régulière dans les postes de divers gastéropodes. Au centre, suivi des vertébrés fréquentant les postes via des pièges caméras. À droite, suivi des vertébrés fréquentant les placettes après les semis directs. En bas, poste d'appâtage avec appâts mangés à 100 %. Photos : A. Gorissen, S. Albert & O. Flores.

2.4.3 Installation des placettes

Une fois les opérations de lutte terminées, nous procédons aux prélèvements de sol et à l'installation proprement dite des placettes (Figure 2.4).

2.4.3.1 Échantillonnage du sol

Pour ouvrir la « boîte noire » que constitue le sol en forêt tropicale humide, nous souhaitons obtenir une description de ses indicateurs de base avant les semis directs.

Nous échantillonnons le sol à l'échelle de la parcelle de 50 m². Ce que nous appelons 'sol' ici se résume essentiellement à l'horizon organique dans la mesure où il n'existe pas de sol structuré en horizons successifs sur ces coulées récentes qui portent généralement des leptosols hypersquelettiques (Meunier et al., 2010). À l'aide d'une robuste pelle plantoir, nous prélevons 5 échantillons de 100 g environ dans chaque parcelle : quatre sur les deux diagonales à un mètre des angles et au centre du quadrilatère de 7 m de côté (Figure 2.2). Dans de nombreuses parcelles où la roche affleure, il faut gratter dans les fissures pour parvenir à récolter le contenu d'une pelle. Les 36 analyses de sol standard (pH, pH KCl, N, C, P, K, Ca, Mg, Na, CEC) sont confiées au CIRAD le 15 décembre 2021.

2.4.3.2 Matérialisation des placettes

Nous procédons ensuite à l'installation des placettes en quatre jours autour du 20 décembre 2021.

La matérialisation au sol des quadrilatères de 2,3 m de côté se veut relativement simple avec du fil électrique de 2,5 mm² et des cornières galvanisées. Dans chaque quadrilatère, une diagonale est matérialisée afin d'obtenir deux placettes de 2,5 m². Après randomisation des huit modalités de semis, les placettes sont doublement étiquetées : une étiquette en plastique jaune pour visualiser rapidement les assemblages à semer et une en aluminium pour les suivis sur le long terme (Figure 2.7).



Figure 2.7. Vue de diverses placettes installées en milieu intermédiaire à Béloni. Au premier plan, la placette TG-HR signifie 'Toutes graines – Haute richesse'. Photo : O. Flores.

2.4.4 Récolte et stockage des diaspores

Cette action est probablement la plus délicate. En premier lieu, les fenêtres de fructification des espèces cibles ne doivent pas être manquées car le renvoi des récoltes à l'année suivante ne peut être envisagé dans un projet prévu sur deux années seulement. Les quantités de diaspores requises doivent de même être anticipées (et le design expérimental bien défini en amont donc) et la localisation des semenciers bien connue, ce qui nécessite un effort de prospection important. Enfin, diverses précautions doivent être prises pour maintenir le potentiel germinatif des espèces.

2.4.4.1 La temporalité des récoltes

La récolte de la plupart des espèces cibles doit idéalement être réalisée dans les trois semaines précédant le semis car elles sont généralement récalcitrantes (Doust et al., 2008). Pourtant, étant donné que nous souhaitons réaliser les semis sur la durée la plus courte possible pour limiter les effets de priorité (Hess et al., 2019), s'imposer une telle fenêtre de récolte réduirait le nombre d'espèces potentiel loin des objectifs de diversité, et ce, bien que le pic de diversité de fructification soit généralement observé en janvier (S. Albert, données non publiées). Les récoltes débutent par conséquent en septembre 2021 avec des espèces dont la probabilité de trouver des fruits à partir de novembre est très faible (e.g. *Bremeria l.*) et se concentrent sur la période allant de novembre 2021 à mi-janvier 2022 (à noter que *Molinaea a.* qui a été tardivement récoltée pour compléter le design expérimental fait exception, Figure 2.4). En cas de récolte ultérieure d'une même espèce, les lots récoltés en dernier sont privilégiés. Quant aux rares plantes à semences non-récalcitrantes, elles peuvent être récoltées dès septembre 2021 et stockées sans soucis.

2.4.4.2 Les quantités requises

La quantité de diaspores requise dimensionne l'effort d'échantillonnage pour chaque espèce. Cette quantité découle non seulement des densités de semis prévues (pour le détail du calcul, cf 2.4.6), mais aussi de l'intensité d'utilisation des espèces dans le design expérimental (Figure 2.2). Au sein de la même modalité de masse de graine, les disparités concernant le nombre de diaspores requis peuvent logiquement être très fortes : les espèces présentes dans une seule modalité de semis (e.g. 'grosses graines' & 'haute richesse') ne nécessitent que peu de fruits en comparaison avec celles présentes dans quatre modalités de semis (e.g. 'grosses graines', 'toutes graines' & 'haute richesse', 'basse diversité'). Tout l'enjeu consiste à cibler les espèces connues préalablement pour être les plus prolifiques (e.g. *Mimusops b.*), sans pour autant fermer la porte à d'autres dont la fructification est beaucoup plus irrégulière mais parfois pléthorique (e.g. *Scolopia h.*).

2.4.4.3 Localisation des semenciers

Les diaspores sont collectées en forêt tropicale humide sur toute la commune de Saint-Philippe : depuis les rampes de Basse Vallée jusqu'au rempart de la caldeira au Tremblet et depuis la réserve littorale ONF jusqu'à la Vallée Heureuse à 800 m d'altitude (même si 90 % des récoltes ont été réalisées en dessous de 600 m). Parmi les 36 espèces semées (Tableau 2.2 & Annexe 2), les seules espèces collectées hors de Saint-Philippe concernent deux espèces à petites graines qui ont été partiellement collectées sur la route des radiers à Sainte-Rose, *Aphloia t.* et *Polyscias repanda*. Outre le fait qu'il s'agit du même habitat, cela ne constitue pas un problème car ce projet ne vise pas seulement à rétablir la dispersion des plantes à grosses graines qui ne se déplacent plus (ou très mal), mais aussi la dispersion à longue distance de plantes à petites graines qui ont perdu leurs agents de dispersion les plus efficaces comme les roussettes. Il y a encore quelques siècles, de telles plantes à petites graines pouvaient en effet traverser la caldeira pendant la nuit (cf les travaux d'Oleksy et al. [2019] à Maurice).

Pour mener à bien les collectes, la connaissance naturaliste joue un rôle très important. Car si certaines espèces communes fructifient massivement quel que soit le corridor concerné (e.g. les Sapotaceae cibles, *Terminalia b.*), des heures de prospection sont nécessaires pour trouver les semenciers de la plupart des espèces. Les jumelles sont cruciales pour repérer de loin les arbres en fruits et les routes forestières sont très utiles de ce point de vue pour raccourcir les marches d'approche. Mais de longues marches s'imposent sur les planèzes comme dans les remparts pour débusquer les arbres isolés qui fructifient massivement au sein de populations parfois peu prolifiques (e.g. *Ochrosia b.*). La connaissance des espèces rares est également capitale, certains semenciers aujourd'hui très isolés étant parfois les seules ressources disponibles pour le projet (e.g. les rares mais prolifiques *Hernandia m.*, *Poupartia b.*). À l'inverse, certaines espèces cibles sont très communes en dessous de 500 m, et cette année encore, ne fructifient pas (ou très peu) au moment où nous pourrions les collecter (e.g. *Tambourissa e.*), ce qui soulève une éventuelle rupture de pollinisation (Albert et al., 2021b).

Les diaspores sont collectées sous les arbres mères pour la majorité des espèces. Cela doit être réalisé rapidement après la tombée des fruits pour limiter la perte de viabilité associée aux conditions abiotiques (dessiccation pour les espèces récalcitrantes), aux potentiels ennemis naturels (insectes foreurs de graines), voire à une germination précoce dans le fruit peu compatible avec un stockage en chambre froide ultérieur. Environ un quart des espèces est néanmoins récolté sur les arbustes ou les arbres, généralement à l'aide d'une perche télescopique ou après avoir installé des filets sur les jeunes infrutescences pour certaines espèces. Ce sont essentiellement des plantes à petites graines pour lesquelles l'intégrité des fruits doit être préservée avant les semis (e.g. *Polyscias repanda*, cf 2.4.5.1), mais aussi quelques plantes à

moyennes et grosses graines dont les fruits matures restent tardivement sur les infrutescences (e.g. *Hyophorbe indica*). Pour les plantes à petites graines dont les infrutescences constituent l'unité de collecte, les fruits doivent être triés avant le stockage (Figure 2.8).



Figure 2.8. Tri des fruits de *Polyscias repanda* (infrutescences visibles au centre de la photo) à la station de recherche de Mare Longue. Les fruits mûrs doivent être séparés des fruits immatures en raison du caractère asynchrone de la fructification chez cette espèce. Photo : R. Gusset.

2.4.4.4 Le stockage

Les diaspores doivent ensuite être stockées en chambre froide jusqu'à la phase de préparation des graines le(s) jour(s) précédant le semis. Elles sont stockées dans des sacs ou bacs étanches pour éviter la dessiccation du péricarpe et de la graine *in fine*. Dans ces conditions, le maintien des graines dans la pulpe du fruit permet de préserver au mieux le potentiel germinatif des espèces récalcitrantes.

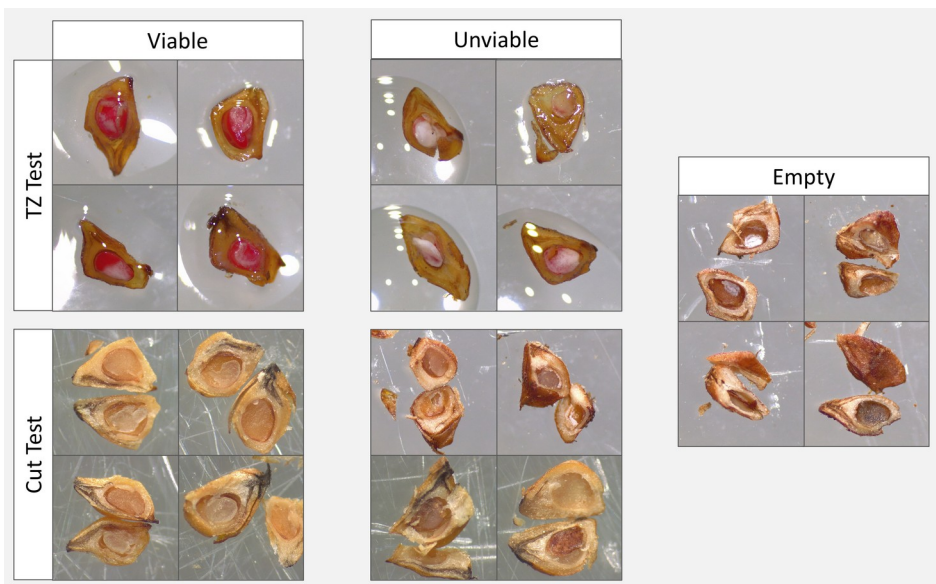


Figure 2.9. Tests de viabilité des graines de *Ficus densifolia*. Ces résultats non-ambigus de test au tétrazolium ('TZ') et de coupure ('cut') montrent des graines viables, non viables et vides ('empty'). Pour le test TZ, les graines viables sont colorées en rouge carmin et les graines non viables restent blanches ou ne sont pas colorées. Pour le test de coupure, les graines viables ont un endosperme ferme et humide, tandis que les graines non viables sont décolorées, sèches ou brunes. Il est difficile de distinguer les graines vides des graines non viables sur les photos, mais cela est plus commode à la loupe binoculaire. Figure reproduite avec l'aimable autorisation de M. Megens.

En réalité, les stratégies de germination demeurent mal connues pour la plupart des espèces cibles, et bien que le projet ECOFORRUN n'ait pas les moyens de pousser l'investigation pour

l'ensemble d'entre elles, nous avons choisi les figuiers indigènes (*Ficus* spp) pour comprendre leurs faibles taux de germination dans la plupart des projets de restauration à La Réunion comme ailleurs (Doust et al., 2008). Pour ce faire, nous testons la potentielle récalcitrance des graines en utilisant des tests de viabilité. Bien que ces derniers offrent une méthode peu reproductible (en particulier pour les tests au tétrazolium), nos résultats suggèrent une forte baisse de la viabilité des graines de *Ficus densifolia* après deux mois de conservation en chambre froide (Figure 2.9, Megens, 2022). Ces résultats méritent confirmation, mais étayent néanmoins le besoin de limiter le temps de conservation des plantes à fruits charnus en chambre froide.

2.4.5 Préparation des graines : dépulpage, tri et levée de dormance

Avant les semis directs, les diaspores des plantes à fruits charnus subissent un indispensable nettoyage manuel des graines. Cela reproduit expérimentalement le comportement des frugivores qui se nourrissent de la pulpe et débarrassent la graine de cette dernière. Ce faisant, les frugivores contribuent à lever des dormances non innées, *i.e.* induites par la persistance de la pulpe (Albert et al., 2022; Rogers et al., 2021a; Traveset, 1998).

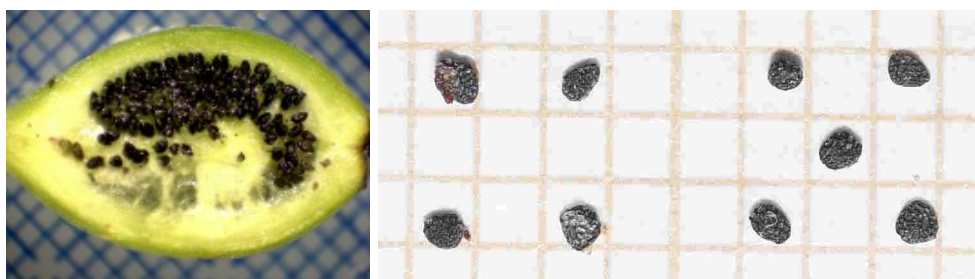


Figure 2.10. Diaspores de *Mussaenda* a. sur du papier millimétré. À gauche, coupe longitudinale du fruit qui compte entre 500 et 1000 graines. À droite, les graines pesant environ 0,04 mg. Photos : A. Gorissen

L'ensemble des collectes de fruit est mélangé pour chaque espèce afin de maximiser la diversité intraspécifique des semis (après avoir écarté d'éventuelles récoltes trop anciennes néanmoins). La préparation des diaspores fait ensuite l'objet de deux types de protocoles selon la masse de graine : (1) les plantes dont les graines moyennes à grosses sont aisément manipulables au niveau macroscopique ; (2) les plantes dont les petites graines ne peuvent être facilement comptées ni aisément manipulables à la main (*cf* Figure 2.10).

2.4.5.1 Les plantes à petites graines

Pour le semis de l'ensemble des plantes à petites graines, nous gardons le fruit comme unité d'estimation du nombre de graines en utilisant le trait 'nombre moyen de graines par fruit'. Pour ces espèces, le dépulpage intervient ainsi lors de la préparation des lots pour le semis (*cf* 2.4.6). Nous faisons ce choix car la préparation préalable des graines comme pour les plantes à moyennes et grosses graines pose divers problèmes :

- l'extraction des graines est non seulement fastidieuse et coûteuse en temps, mais pourrait également compromettre le potentiel germinatif des espèces. En effet, le tri implique de sécher des graines dont la récalcitrance potentielle n'est pas documentée pour la plupart des espèces. De ce point de vue, le rapport surface / volume élevé des plantes à petites graines invite à la prudence.
- Une fois les graines préparées, la préparation des nombreux lots en amont des semis nécessiterait de multiples pesées comme proxy du nombre de graines (jusqu'à 36 x 4 pesées pour les espèces dans les quatre modalités de semis, Figure 2.2). De plus, ces graines sont souvent sensibles aux forces électrostatiques qui rendent leur manipulation

délicate, y compris le jour du semis où les pots doivent pouvoir être vidés aisément.

Parmi les principaux inconvénients à conserver le fruit comme unité de semis, il y a d'abord l'incertitude associée au nombre moyen de graines par fruits. Outre le fait que certaines approches statistiques peuvent prendre en compte cette incertitude, les taux de germination généralement beaucoup plus faibles des espèces à petites graines en comparaison avec les plantes à grosses graines laissent supposer un impact négligeable sur le recrutement. Autre inconvénient, la densité de semis requise pour une espèce avec un nombre de graines par fruit très élevé peut être théoriquement couverte par un unique fruit (e.g. *Mussaenda a.*, Figure 2.10), ce qui pose un potentiel problème de diversité intraspécifique. Dans ce cas de figure, nous travaillons avec des moitiés voire des quarts des fruits issus d'individus différents (cf 2.4.6).

2.4.5.2 Les plantes à moyennes et grosses graines

Hormis *Strongylodon l.* (Fabaceae) dont les graines ont été récoltées directement en forêt, les graines de l'ensemble de ces espèces sont dépulpées dans les jours qui précèdent les semis directs (Figure 2.11). Les techniques sont variées selon le type de fruit charnu. Pour la plupart des espèces, les fruits sont sortis de chambre froide et laissés à fermenter dans un sac à température ambiante pendant une demi-journée. La pulpe peut dès lors être plus facilement enlevée. À noter l'exception de *Terminalia b.* dont les péricarpes sont mis à sécher pendant plusieurs jours pour faciliter le dépulpage.

Pour de nombreuses espèces, le dépulpage peut être réalisé directement avec les doigts (*Diospyros b.*, *Doratoxylon a.*, *Mimusops b.*, etc). Pour d'autres, la pulpe peut être écrasée sur la maille d'un tamis (*Poupartia b.*, Figure 2.11). Les fruits riches en latex des Sapotaceae (*Labourdonnaisia c.*, *Sideroxylon b.*) sont particulièrement fastidieux à dépulper, mais cette opération est facilitée sous un filet d'eau tiède (éviter l'eau > 35°C qui polymérise le latex). Enfin, les fruits dont le péricarpe demeure relativement rigide doivent être ouverts voire décortiqués à l'aide d'un objet tranchant (*Terminalia b.*, *Hibiscus aff. b.*). Ensuite, le rinçage des graines placées dans un tamis permet souvent d'obtenir un amas de graines propres. Pour une minorité d'espèces, il reste que des débris de même taille que les graines ne peuvent être séparés *via* un tamis. Dans ce cas, l'utilisation d'un aspirateur à boîte⁵ permet de réaliser une séparation de densité très efficace (*Hibiscus aff. b.*, *Piper b.*).



Figure 2.11. Préparation des semences avant les semis directs. À gauche, dépulpage au couteau de *Terminalia b.* après séchage des fruits. Au centre, dépulpage des fruits de *Poupartia b.* dans un tamis. À droite, après une première étape d'ouverture du péricarpe d'*Hibiscus aff. b.* et un premier tri par la taille, tri des graines par la densité en utilisant un aspirateur à boîte. Photos : A. Gorissen et A.-L. Herold.

Une dormance peut persister chez certaines espèces malgré l'enlèvement de la pulpe. Sur la base

⁵ Pour les plans de l'aspirateur à boîte, cf <https://www.realseeds.co.uk/seedcleaner.html>

des connaissances actuelles, cette dormance exogène peut être levée via différentes techniques : scarification mécanique pour *Hernandia m.*, séparation mécanique des méricarpes ligneux pour *Ochrosia b.*, trempage des graines pour enlever les tanins fortement inhibiteurs pour *Terminalia b.*, etc. Comme pour le dépulpage, notre action pourrait reproduire une puissante action mécanique des grands vertébrés éteints comme les tortues géantes ou les perroquets (Rogers et al., 2021a; Traveset, 1998).

2.4.6 Calcul des densités de semis

Nous souhaitions initialement fixer une densité fixe au sein de chaque groupe de taille de graine. Mais cela est rapidement apparu irréaliste en raison des fortes disparités de masse de graine au sein de chaque groupe, avec par exemple un facteur 400 chez les plantes à petites graines. Pour ces dernières, cela aurait conduit à devoir semer (et récolter !) des quantités gigantesques d'*Aphloia t.* qui ne compte 'que' 6 graines/fruit environ ou à privilégier l'emploi des espèces avec les plus petites graines pour faciliter les récoltes (avec un biais à la clé). Nous optons donc pour une densité théorique continue basée sur la masse de graine. Étant donné les ordres de grandeur impliqués ($> 10^6$ entre les *extrema*), la relation retenue (R) est :

$$(R) \log(\text{densité}) = a * \log(\text{masse_graine}) + b$$

avec $\log(\text{densité})$ le logarithme de la densité de graines à semer par m^2 , a la pente de la droite, $\log(\text{masse}_{\text{graine}})$ le logarithme de la masse de graine moyenne en g, et b l'ordonnée à l'origine.

Pour définir les paramètres a et b , nous utilisons simplement les valeurs des *extrema* dans les espèces cibles, avec $a = (\log(\text{densité})_{\text{min}} - \log(\text{densité})_{\text{max}}) / (\log(\text{masse_graine})_{\text{min}} - \log(\text{masse_graine})_{\text{max}})$. Si la masse de graine est connue pour ces deux espèces, il reste néanmoins à définir leur densité de semis. Pour ce faire, nous nous appuyons sur deux principaux critères : les ordres de grandeur réalistes d'une pluie de graine fonctionnelle, et les implications opérationnelles et statistiques.

L'objectif de cette expérimentation étant de restaurer la dispersion, nous devrions nous approcher des pluies de graines observées dans les écosystèmes avant les extinctions. Cela est notamment vrai pour les plantes à grosses graines qui sont souvent semées à haute densité. Bien qu'irréaliste du point de vue de la pluie de graines, cette densité élevée permet néanmoins de dégager de la puissance statistique. Mais le principal inconvénient est probablement qu'une telle densité est non déployable dans des projets de restauration de plus grande envergure, ce qui peut remettre en question la transposition des résultats expérimentaux eu égard à l'impact de la densité de semis (Meli et al., 2018).

- Pour des plantes à grosses graines, la pluie de graine atteint $1 \text{ graine.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ dans les écosystèmes peu défaunés des néotropiques (Terborgh et al., 2011). Mais ces valeurs sont probablement en deçà de ce qui était observé à La Réunion où les tailles des populations de grands vertébrés étaient beaucoup plus élevées que dans les systèmes continentaux contemporains (Cheke et Hume, 2008). Par conséquent, nous choisissons comme densité de semis minimale 2 graines.m^{-2} , ce qui correspond à un seuil minimum faible mais non réhibitoire pour les futures analyses statistiques avec 5 graines par placette.
- Pour les plantes à petites graines qui sont encore bien dispersées à La Réunion grâce à la persistance de divers passereaux frugivores, nous pouvons nous appuyer sur nos précédents travaux qui ont mesuré la pluie de graine au Tremblet (Albert, 2020). Ils montrent que la pluie de graines mesurée pour les plantes indigènes avec les plus petites graines atteint $320 \text{ graines.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ en moyenne. Nous pourrions appliquer le même

raisonnement que pour les plantes à grosses graines et rehausser cette valeur, la pluie de graine ayant été plus élevée dans le passé avec les grands frugivores qui se nourrissaient également de plantes à petites graines. Cependant, les valeurs testées pour la définition de la relation (R) rendraient les objectifs de récolte beaucoup trop élevés. De plus, notre objectif n'est pas tant de rétablir la dispersion de ces espèces (puisque'elle est encore partiellement assurée), que de rétablir des événements de dispersion à longue distance. Par conséquent, nous conservons comme densité de semis maximale 320 graines.m⁻², ce qui correspond à 800 graines par placette.

Ainsi, après le calcul des pentes et ordonnées à l'origine sur la base de ces *extrema*, la relation (R) s'appliquant aux assemblages de 'haute richesse' devient :

$$(R) \log(\text{densité})_{\text{haute richesse}} = -0,3716 * \log(\text{masse_graine}) + 1,8175$$

Pour la modalité 'basse diversité' qui compte moitié moins d'espèces par placette (Figure 2.2), nous multiplions par deux cette densité pour maintenir la densité de semis au sein de chaque modalité de masse de graine.

Les densités de semis théoriques dimensionnent les récoltes à réaliser avant les semis (cf 2.5.4.2). Mais les récoltes n'ont pas permis d'atteindre les objectifs pour toutes les espèces cibles. Nous maintenons néanmoins les semis directs de ces espèces, pour trois raisons principales : (1) le déficit de graines n'atteint pas une modalité de masse de graine en particulier ; (2) les espèces concernées apportent une intéressante diversité phylogénétique et fonctionnelle ; (3) elles peuvent être semées avec une densité qui demeure statistiquement acceptable : *Polyscias cutispongia*, *Antirhea b.*, *Terminalia b.* et *Elaeodendron o.* sont semées à hauteur de 50-75 % des densités initialement prévues, la seule exception concerne *Myonima o.* semée à 25 % seulement.

2.4.7 Déploiement des semis directs

Pour limiter au maximum l'effet de priorité (Hess et al., 2019), *i.e.* que certaines espèces recrutent davantage que d'autres parce qu'elles ont été semées avant, il est primordial de limiter au maximum dans le temps la phase des semis directs. De même, il est crucial que les semis interviennent rapidement après la fin de la lutte contre les plantes envahissantes pour limiter l'effet de priorité des plantes déjà présentes dans la banque de graines (pour beaucoup exotiques envahissantes). Malgré nos efforts dans ce sens, les semis de 35 espèces se sont échelonnés sur trois semaines entre le 24/12/2021 et le 13/01/2022. Des contraintes logistiques et climatiques nous ont même contraints à semer la dernière espèce, *Moliniaea a.*, début février 2022.

Nous présentons ci-dessous les techniques de semis directs qui diffèrent selon les modalités de masse de graine comme cela a déjà été présenté dans la partie 'Préparation des graines' (cf 2.5.5).

2.4.7.1 Les plantes à petites graines

Chaque session de semis est préparée par groupe de six espèces à chaque site. Étant donné qu'un pot correspond à une placette, jusqu'à 72 (18 parcelles x 4 modalités) pots étanches par session sont nécessaires lorsque les quatre modalités de densité/diversité sont impliquées (PG-HR, PG-BR, TG-HR, TG-BR, Figure 2.12). Le fruit servant d'unité de comptage pour les densités de semis, le nombre de fruits par pot et par espèce est d'abord calculé. Pour la modalité HD, ce nombre varie entre 14 fruits pour *Aphloia t.* (environ 6 graines par fruit) et 0,5 fruit pour *Begonia s.* (> 1500 graines par fruit).

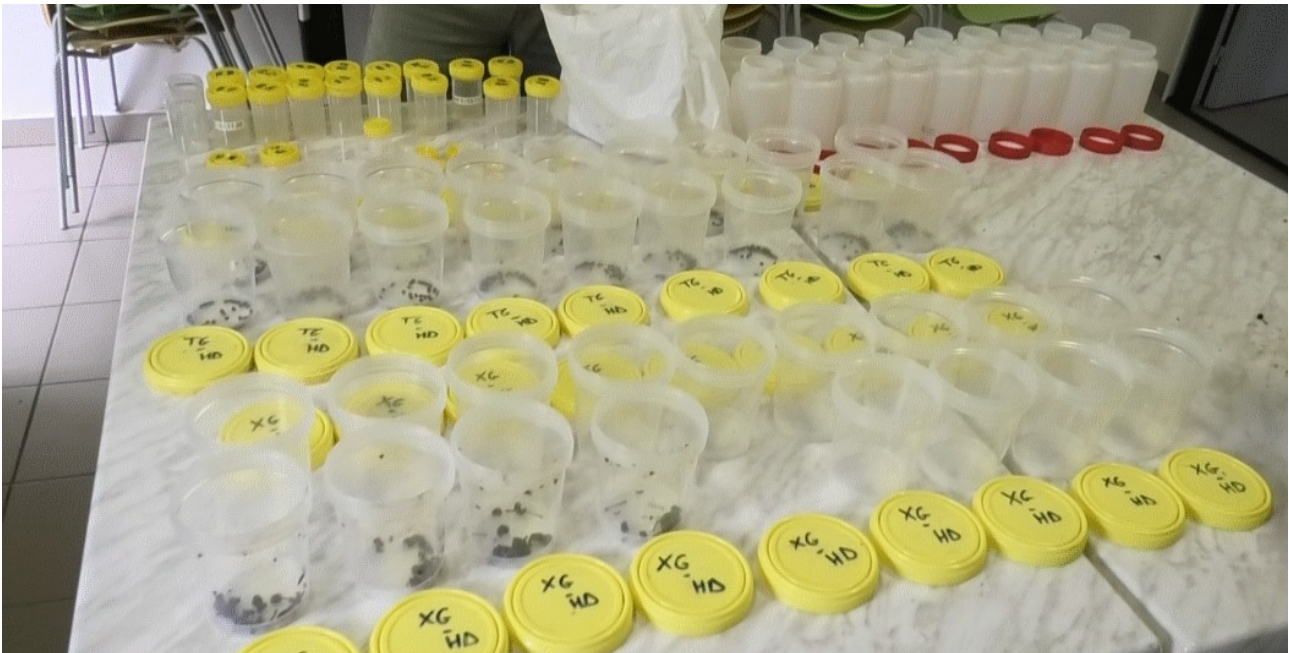


Figure 2.12. Répartition des graines dans les 72 pots avant les semis directs. Photo : O. Flores.

Pour chaque espèce, l'ensemble des fruits issus des différentes collectes est mélangé. Pour les espèces nécessitant plus de deux fruits par modalité, on peut donc espérer un semis avec une diversité satisfaisante. Pour les espèces nécessitant moins de deux fruits par modalité, les fruits sont en revanche divisés en deux, voire en quatre avant d'être placés dans les différents pots pour éviter que les graines ne proviennent toutes d'un unique individu (Figure 2.13). Les fruits sont ensuite écrasés entre les doigts ou contre la paroi du pot, en prenant soin de se rincer les doigts avec un filet d'eau au-dessus de chaque pot sans le faire déborder pour autant. Le volume minimal d'eau est de 100 mL et peut idéalement être augmenté jusqu'à 200 mL. Une fois les pots prêts, ils sont rangés dans un bidon de 60 L lui-même sanglé sur une claie de portage.

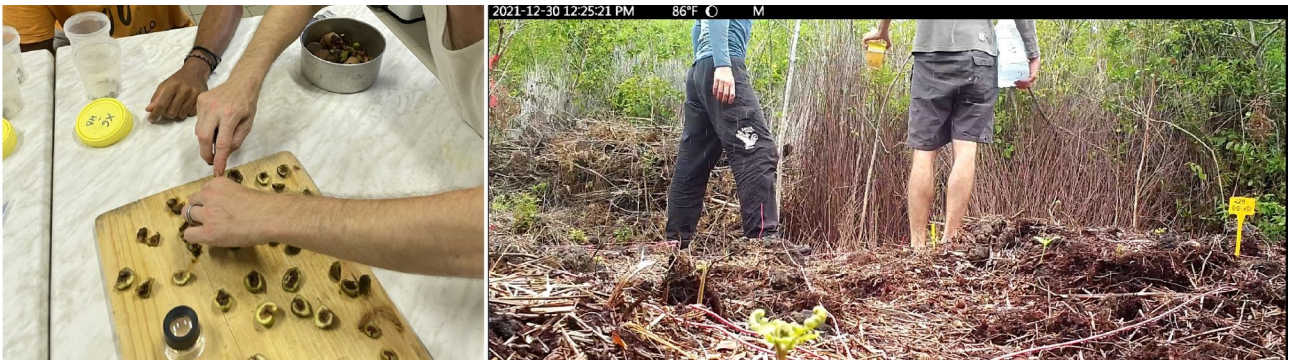


Figure 2.13. Illustration des semis de plantes à petites graines. **À gauche**, préparation des pots de semis à la station de recherche de Mare Longue. Des figes de *Ficus lateriflora* sont coupées en quatre avant d'être réparties dans les pots avec cinq autres espèces. À noter la loupe pour inspecter la présence d'achènes non parasités dans les figes. **À droite**, semis directs à Béloni de six espèces à petites graines. Au centre de la photo, pot étanche contenant les graines de six espèces dans 150 mL d'eau. À noter le bidon de 5 L utilisé pour le rinçage. Photos : B. Nilamegame & S. Albert

Sur le terrain, le contenu de chaque pot est secoué vigoureusement, puis versé dans la placette adéquate. Le contenu doit être réparti sur l'ensemble de la surface et le pot rincé autant de fois que nécessaire pour le débarrasser des minuscules graines restées sur la paroi plastique (Figure 2.13). Pour le rinçage de l'ensemble de pots d'une session de semis, il faut prévoir au moins 25 L d'eau. À ce titre, une récupération d'eau de pluie (bâche+ bac) a été installée au Tremblet en raison de l'éloignement du site et de la difficulté à monter à dos d'homme les volumes supplémentaires en plus du matériel de semis.

2.4.7.2 Les plantes à moyennes et grosses graines

Comme pour les plantes à petites graines, les semis sont préparés par groupe de six espèces à chaque site dans la mesure du possible. Étant donné qu'un pot correspond à une placette, jusqu'à 72 (18 x 4) pots par session sont nécessaires lorsque les quatre modalités de semis sont impliquées (MG-HR, MG-BR, TG-HR, TG-BR ou GG-HR, GG-BR, TG-HR, TG-BR, Figure 2.12).



Figure 2.14. Exemple de semis direct à la volée de plantes à grosses graines en décembre 2021 à Béloni. Les 9 espèces visibles sont : 1 *Strongylodon l.*, 2 *Hyophorbe i.*, 3 *Mimusops b.*, 4 *Hernandia m.*, 5 *Diospyros b.*, 6 *Terminalia b.*, 7 *Pandanus p.*, 8 *Ochrosia b.*, 9 *Elaeodendron orientale*. Photo : A. Gorissen.

L'ensemble des graines préparées préalablement est mélangé et le nombre adéquat de graines est ensuite placé dans chaque pot. Les pots sont ensuite emportés sur le terrain et le semis pratiqué à la volée dans les placettes concernées (Figure 2.14). Outre son intéressante rapidité d'exécution, le semis à la volée a vocation à s'approcher du comportement des grands frugivores éteints qui ne faisaient pas de cache à La Réunion. De plus, cette technique de semis a montré de bons résultats dans nos précédentes expérimentations (Albert, 2020) et sera transposable à des semis de grande envergure par les airs (cf 4.5)

2.5 Suivis de plantules et contrôle de la repousse des plantes invasives

2.5.1 Levée des espèces semées à semis + 5 mois

Étant donné le temps nécessaire avant de voir germer la plupart des espèces semées (Albert et al., 2022), le premier suivi n'intervient qu'en avril / mai 2022. Ce premier suivi se focalise sur le comptage des plantules des plantes indigènes semées uniquement.

2.5.2 Suivi à semis + 9 mois

2.5.2.1 Contrôle de la repousse préalable

Le protocole de gestion des plantes invasives implique de contrôler leur repousse dans un tiers du dispositif (cf 2.2.3). Pour maximiser l'efficacité de ce contrôle, cette opération est effectuée en septembre 2022 juste avant la baisse des précipitations qui intervient généralement en octobre (ce qui a effectivement été observé, Figure 3.2). Cette opération nécessite environ 7 à 10 jours-hommes pour nettoyer le tiers du dispositif et maintenir des accès peu encombrés.

2.5.2.2 Levée des plantes indigènes et reprise des invasives à semis + 9 mois

Nous évaluons dans la foulée pour chaque espèce (1) le comptage des plantules pour les plantes indigènes ligneuses semées ou ayant levé spontanément, et (2) le recouvrement des plantes invasives dans les deux modalités de gestion où ces plantes n'ont pas été contrôlées ('coupe initiale' et 'arrachage initial').

Pour évaluer la performance des plantes, nous mesurons la hauteur maximale des plantules par espèce et par placette à l'aide d'un mètre de charpentier. Ces mesures se font au niveau du bourgeon apical pour les plantes ligneuses ou au niveau de la feuille la plus haute pour les fougères, plantes herbacées ou monocotylédones arborescentes. Environ 25 jours-hommes sont nécessaires pour réaliser ce protocole.

2.5.3 Suivi à semis + 15 mois

Bien que nous souhaitions initialement réaliser le contrôle de la repousse des plantes invasives en octobre 2023 (environ un an après le précédent), la fin du projet en mai 2023 et l'incertitude entourant les moyens disponibles au second semestre 2023 dans l'équipe nous ont conduit à effectuer ce contrôle dès mars 2023.

Un dernier suivi des plantules est mené en mars 2023 et reprend les mêmes méthodes que celles présentées en 2.5.2.2. Les deux mesures de hauteur maximale obtenues offrent la possibilité d'évaluer la croissance des plantules entre septembre 2022 et mars 2023.

2.6 Données

L'ensemble des données relatives au projet sont centralisées dans un fichier unique avec les métadonnées décrites de manière détaillée, ce qui permettra le transfert aisé aux collègues qui prendront le relais. Le versement des données au SINP est prévu après la publication des résultats dans une revue à comité de lecture.

2.7 Analyses

Dans un souci de simplification analytique, les statistiques utilisées dans ce bilan scientifique mobilisent essentiellement des boîtes à moustaches, des diagrammes en barres et des analyses en composantes principales. Les résultats sont donc souvent présentés sous forme de comparaison de médianes. L'ensemble des analyses est réalisé avec le logiciel R version 4.1.

Les résultats sont présentés en quatre parties principales.

2.7.1 Descripteurs additionnels des variables testées

Cette partie présente divers descripteurs des variables testées, *i.e.* les analyses de sol pour les variables 'site' et 'ouverture du milieu', la pluviosité pour la variable 'site' et la consommation de raticides pour la variable 'dératissage'.

2.7.1.1 Indicateurs de sols

L'ensemble des indicateurs de sol étant quantitatifs, nous utilisons une analyse en composantes principales pour obtenir une vision synthétique de ces 12 indicateurs (pH, pH KCl, N, C, P, K, Ca, Mg, Na, CEC, C/N, C/P). Nous étudions ensuite les deux principales composantes en fonction des variables 'site' et 'ouverture du milieu'.

2.7.1.2 Pluviosité

L'analyse se résume à des diagrammes en barres comparant les pluviométries quotidiennes et mensuelles mesurées aux deux sites sur la période juin 2022 à avril 2023.

2.7.1.3 Consommation de raticides

La consommation cumulée de raticides entre novembre 2021 et janvier 2022 est calculée comme proxy de l'effort de dératisation à chaque site et pour chaque niveau d'ouverture du milieu.

2.7.2 Diversité des plantules indigènes à semis + 15 mois

Nous évaluons ici les changements dans les indices de Shannon, masses moyennes de graine pondérées et diversité phylogénétique des placettes inventoriées en mars 2023. Nous adoptons ici une définition très large pour 'plantule' qui comprend l'ensemble des plantules indigènes ligneuses de 2 à 150 cm de haut rencontrées dans une placette. Compte-tenu du fait que les 288 placettes expérimentales sont distribuées aléatoirement, la diversité spontanée des plantules ne devrait donc pas impacter de manière différentielle les diverses modalités de semis directs.

2.7.2.1 Diversité spécifique

Nous utilisons le classique indice de Shannon H' pour calculer la diversité spécifique qui intègre la richesse spécifique (nombre d'espèces) et l'équitabilité (répartition des individus au sein de ces espèces) :

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \cdot \log_2(p_i)$$

où p_i est l'abondance proportionnelle d'une espèce présente dans une placette et S la richesse spécifique de cette placette. L'indice de Shannon des 288 placettes est étudié en fonction des cinq facteurs testés (Figure 2.2).

2.7.2.2 Masse de graine moyenne pondérée

Pour estimer dans quelle mesure la taille de graine des assemblages semés influence le trait 'masse de graine' dans les communautés de plantules, nous calculons la masse de graine moyenne pondérée (MGMP) par l'abondance des espèces dans chaque placette en utilisant le package R 'BAT' (le trait masse de graine est donné pour toutes les espèces indigènes en Figure 3.6). Estimer MGMP permet aussi de mettre en évidence la levée de plantules issue de la pluie de graines que nous ne pouvons contrôler ; par exemple (i) des valeurs élevées de MGMP dans des placettes 'PG' révéleraient la levée massive de plantules au pied de semenciers à grosses graines, (ii) des valeurs faibles de MGMP dans des placettes 'GG' révéleraient la levée massive de plantules issues de petites graines bien dispersées (par les frugivores relictuelles ou le vent). MGMP est étudiée en fonction des variables 'masse de graine des assemblages semés', 'ouverture du milieu' et 'site'.

2.7.2.3 Diversité phylogénétique

Les communautés de plantes sont phylogénétiquement riches et généralement surdispersées en forêt tropicale humide (Albert et al., 2018). L'un des principes de cette expérimentation étant de maximiser la diversité phylogénétique à travers les semis, nous contrôlons si l'augmentation de l'indice de Shannon entraîne bien une augmentation de la diversité phylogénétique. Cette relation pouvant être fortement modulée par l'environnement (Webb et al., 2002), la diversité

phylogénétique est également étudiée en fonction des variables 'ouverture du milieu' et 'site'. Nous calculons la diversité phylogénétique de Faith avec le package R 'picante' (Kembel et al., 2010). À cet égard, nous construisons un arbre phylogénétique pour chacune des 288 placettes en utilisant le package R 'V.PhyloMaker2' (Jin et Qian, 2019).

2.7.3 Bilan spécifique pour les ligneux indigènes à semis + 15 mois

Cette partie traite les résultats concernant la levée de l'intégralité des espèces ligneuses indigènes (*i.e.* semées ou non). Nous excluons ici les plantules qui étaient déjà présentes avant les semis fin 2021.

2.7.3.1 Bilan du nombre de plantules

Pour offrir une vue synthétique des résultats, les nombres cumulés de plantules dans l'ensemble du dispositif sont calculées pour chacune des 63 espèces ligneuses indigènes en septembre 2022 et en mars 2023. L'intégralité des comptages pour les 36 espèces semées est représentée, y compris lorsque les comptages sont nuls.

2.7.3.2 Bilan des hauteurs maximales de levée

Pour les 42 espèces indigènes (semées ou non) présentant un minimum de cinq mesures dans l'ensemble du dispositif, les hauteurs maximales sont représentées en fonction des variables 'site', 'ouverture du milieu' et 'gestion des plantes invasives'. Pour comprendre quelles sont les conditions optimales pour la croissance des plantules, seule la modalité présentant la valeur médiane la plus élevée est représentée dans le cœur de ce rapport. Pour la figure (Annexe 4) qui présente les données brutes pour les 42 espèces retenues, une variable 'semis' est également introduite en raison de la présence d'espèces avec des plantules issues des semis directs ou de levées spontanées

2.7.4 Bilan pour les plantes invasives et herbacées indigènes à semis + 15 mois

Cette partie traite les résultats de recouvrement concernant les herbacées indigènes et les plantes envahissantes ligneuses ou herbacées.

2.7.4.1 Bilan des recouvrements

Pour offrir une vue synthétique de la reprise des plantes invasives et herbacées indigènes estimée par recouvrement, ces plantes sont divisées en quatre groupes : (1) les fougères invasives comme *Dicranopteris l.* ou *Pteridium a.*, (2) les autres fougères (indigènes), (3) les herbacées indigènes, (4) les angiospermes exotiques qu'elles soient ligneuses ou herbacées. Quinze mois après la mise en œuvre des modalités de lutte, les recouvrements cumulés sont calculés dans chaque placette pour chacun de ces quatre groupes.

2.7.4.2 Bilan des hauteurs maximales pour les principales plantes invasives

Pour les 14 taxa les plus recouvrants, c'est-à-dire ceux dont le recouvrement cumulé dépasse 50 % d'une placette dans l'ensemble du dispositif, les hauteurs maximales sont représentées en fonction des variables 'site', 'ouverture du milieu' et 'gestion des plantes invasives'.

3 Résultats

3.1 Descripteurs additionnels des variables testées

3.1.1 Indicateurs de sol

Les deux composantes principales résument environ 80 % de la variabilité des 12 indicateurs de sol (Figure 3.1). Une structuration très nette des facteurs 'site' et 'ouverture du milieu' apparaît respectivement sur les composante 1 et composante 2. Sur la composante 1, les lithosols de Béloni ont des valeurs bien supérieures de C, N, P, Capacité d'Échange Cationique, K échangeable, Ca échangeable, Mg échangeable, Na échangeable à celles du Tremblet. Les lithosols de Béloni sont également plus acides en moyenne ($\text{pH-eau}_{\text{Béloni}} = 5,8$ vs $\text{pH-eau}_{\text{Tremblet}} = 6,1$) et avec des valeurs C/N plus favorables qu'au Tremblet ($C/N_{\text{Béloni}} = 16,2$ vs $C/N_{\text{Tremblet}} = 19,9$). Sur la composante 2, les parcelles en milieu ouvert présentent des pH plus acides (en particulier à Béloni) et sont associées à des valeurs C/N (et dans une moindre mesure C/P) beaucoup plus élevées qu'en sous-bois ($C/N_{\text{ouvert}} = 21,7$ vs $C/N_{\text{sous-bois}} = 15,5$). Les parcelles en milieu intermédiaire présentent clairement des valeurs intermédiaires. En milieu ouvert, ces résultats traduisent des difficultés de minéralisation et une limitation en azote potentiellement forte, voire très forte notamment au Tremblet où les valeurs C/N peuvent dépasser 25 sur la coulée de 1800 et sont supérieures à 20 dans la moitié du dispositif expérimental !

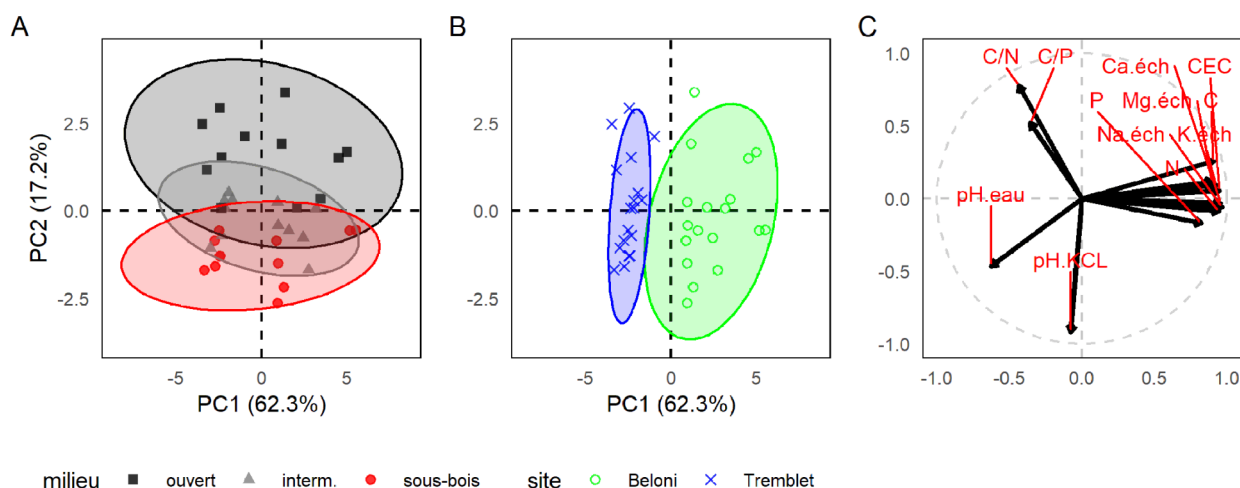


Figure 3.1. Analyse en composantes principales réalisée sur une dizaine d'indicateurs du sol. Les deux composantes résumant l'information sont mises en perspective avec les variables **A-** ouverture du milieu (ouvert : disque rouge ; intermédiaire : triangle gris ; sous-bois : carré noir) et **B-** site (Béloni : cercle vert ; Le Tremblet : croix bleue). **C-** Contributions aux deux principales composantes des différents indicateurs du sol : pH eau, pH KCl, C, N, P, Capacité d'Échange Cationique, K échangeable, Ca échangeable, Mg échangeable, Na échangeable.

3.1.2 Pluviosité

La pluviométrie entre les deux sites ne peut être comparée qu'à partir de fin août 2022 (Figure 3.2) mais elle montre un écart de cumul énormes : 1835 mm à Béloni *versus* 2988 mm au Tremblet. Il faut rester prudent car nous ne disposons en l'état que de huit mois de mesures, mais cela va néanmoins dans le sens de nos hypothèses concernant des écarts importants de précipitations à la même altitude sur la commune de Saint-Philippe. Cet écart est probablement associé à l'orientation des planètes, *i.e.* sud-sud-est à Béloni, plein est au Tremblet ; les précipitations au Tremblet pourraient ainsi être comparables à celles de Saint-Rose qui sont généralement considérées comme les *maxima* à La Réunion (Réchou et al., 2019).

Météo France ne dispose que d'une station permanente de mesure à Saint-Philippe au Baril, *i.e.* à proximité de Béloni mais au niveau de la mer (*i.e.* valeurs plus faibles qu'à Béloni) ; les données font état de précipitations moyennes annuelles de 3700 mm à comparer avec les 2720 mm enregistrés sur 309 jours à Béloni (Figure 3.2), soit une baisse d'au moins 15 % par rapport aux normales. Cet écart illustre bien l'épisode de niña qui affecte l'océan Indien ces dernières années et la sécheresse qui touche le sud de La Réunion en particulier.

En 2022, le minimum de précipitation mensuel intervient en octobre à Beloni (30 mm) et en novembre au Tremblet (170 mm, Figure 3.2), comme cela était prévisible dans le sud-est de La Réunion (Réchou et al., 2019). On a donc bien une petite saison sèche à Béloni (mais pas au Tremblet) au sens du diagramme ombrothermique. Le détail révèle qu'il y a eu 'seulement' 5 jours de pluie à Béloni en novembre/décembre et que l'essentiel des précipitations est tombé en une journée à la mi-novembre. Si la baisse des précipitations est beaucoup moins marquée au Tremblet, on note tout de même un cumul de précipitations faible lors de la seconde quinzaine de novembre. Sur cette base, on peut s'attendre à un stress hydrique pour les plantules beaucoup plus sévère à Béloni, en particulier sur les sols hypersquelettiques en milieu ouvert.

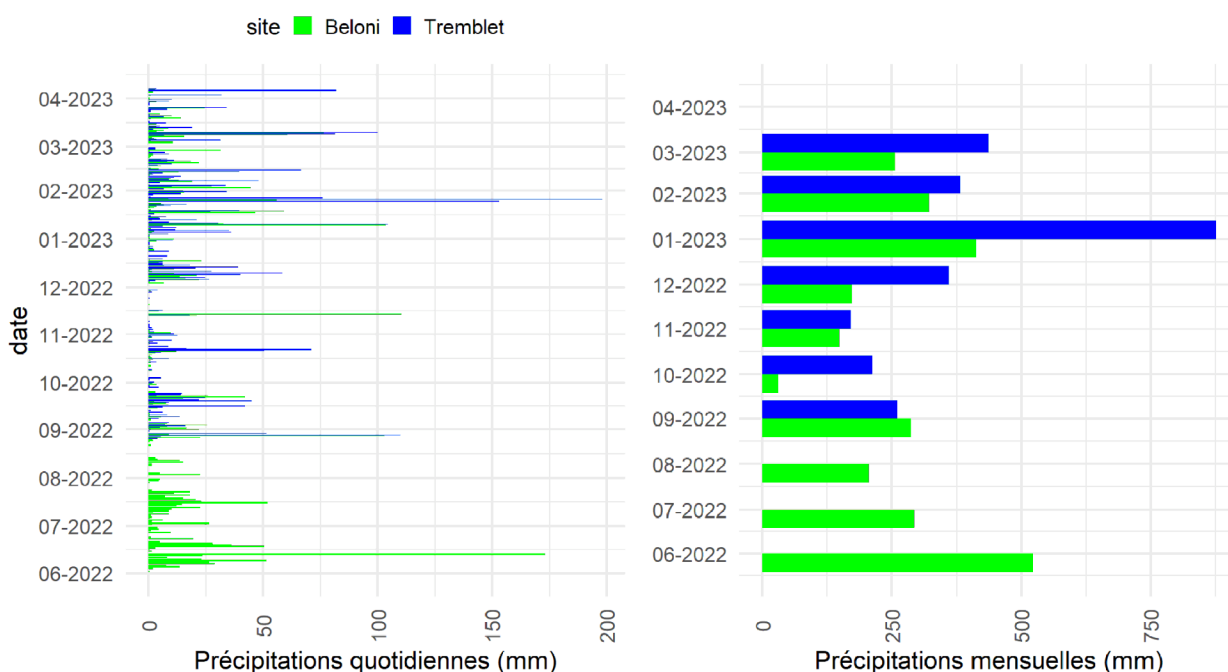


Figure 3.2. Précipitations (mm) quotidiennes et mensuelles aux deux sites d'études entre juin 2022 et avril 2023.

3.1.3 Consommation de raticides

La consommation cumulée de raticides entre novembre 2021 et janvier 2022 montre de très fortes disparités entre les modalités d'ouverture du milieu et les sites (Figure 3.3C, axe Y de droite). Aux deux sites, la consommation est d'autant plus grande que l'ouverture du milieu est forte, ce phénomène étant particulièrement marqué à Béloni où la consommation médiane de raticides est 8 fois plus importante en milieu ouvert qu'en sous-bois ! En dehors du milieu ouvert à Béloni, les consommations restent modestes dans l'ensemble et nous ne pouvons pas rigoureusement démêler les causes de ces disparités. L'habitat pourrait conditionner les niveaux populationnels et les comportements ; par exemple *Rattus rattus* pourrait être davantage arboricole lorsque la canopée est haute et les ressources abondantes, et être moins enclin à consommer des raticides dans le sous-bois. Si ces questions ouvertes vont au-delà des objectifs du projet, l'implication importante pour notre expérimentation est que les placettes n'ont pas été dératées au même niveau malgré nos efforts de standardisation (pour plus de détails concernant l'analyse temporelle

des consommations, cf Heymans et Thomas, 2022).

3.2 Diversité des plantules indigènes à semis +15 mois

3.2.1 Diversité spécifique

L'indice de Shannon mesure la diversité spécifique des plantules ligneuses indigènes dans chaque placette. Les variables avec la plus forte influence sur cet indice sont dans l'ordre décroissant 'taille de graine des assemblages semés', 'ouverture du milieu', 'richesse du semis', 'gestion des plantes invasives' et 'site' (résultats d'un GLMM non présentés). Cela démontre que les traits des graines des espèces ont plus d'influence sur la diversité des communautés que les conditions environnementales malgré un puissant gradient d'ouverture du milieu.

Dans l'ensemble, l'indice de Shannon est d'autant plus élevé que la taille de graine des assemblages semés est importante, les placettes 'TG' (toute taille de graine) ayant logiquement tendance à montrer des valeurs intermédiaires entre les *extrema* des autres modalités de taille de graine (Figure 3.3A). Au Tremblet, l'indice de Shannon médian culmine dans les placettes 'GG' (grosse graine) quel que soit le niveau d'ouverture considéré, même s'il demeure proche de celui des placettes 'MG' (moyenne graine) et 'TG' en milieu ouvert. À Béloni, l'indice de Shannon médian culmine généralement dans les placettes 'GG' en milieux intermédiaire et en sous-bois, tandis qu'il est maximal dans les placettes 'TG' en milieu ouvert. En milieu ouvert, la diversité spécifique est d'ailleurs indéniablement beaucoup plus forte au Tremblet qu'à Béloni, où plusieurs plantes indigènes lèvent pourtant spontanément, parfois en masse. Il n'y a qu'en milieu ouvert à Béloni où les placettes 'MG' montrent un indice de Shannon médian plus élevé que dans les placettes 'GG' ; les placettes 'MG' présentent en revanche des valeurs médianes plus élevées que dans les placettes 'PG' dans l'ensemble du dispositif expérimental (Figure 3.3A).

Semer 12 espèces au lieu de 6 a un effet d'autant plus positif sur l'indice de Shannon que la taille de graine des assemblages semés est importante (Figure 3.3A). C'est d'ailleurs dans les placettes 'GG' & 'haute richesse' que les médianes et valeurs maximales de l'indice de Shannon sont rencontrées à chaque site. Cela illustre combien les semis de plantes à grosses graines fonctionnent bien pour la plupart des espèces. À l'opposé, semer 12 espèces dans les placettes 'PG' n'a aucun effet sur l'indice de Shannon.

L'indice de Shannon médian est d'autant plus élevé que l'effort de gestion des plantes invasives est important, même si l'effet positif de la modalité 'arrache + contrôle' demeure faible par rapport à 'arrache initial'(Figure 3.3B). Cet effet est particulièrement net au Tremblet en comparaison avec Béloni où les tendances sont plus disparates ; on y note en milieu ouvert un effet en cloche de l'effort de gestion sur l'indice médian, avec la 'coupe initiale' qui a un effet particulièrement négatif (malgré le couvert rapidement en place dû aux rejets vigoureux) et 'arrachage + contrôle' qui semble contre-productif en mettant les placettes à nu dans un contexte environnemental particulièrement stressant.

L'indice de Shannon médian ne montre pas de différence notable entre les modalités de dératisation dans l'ensemble (Figure 3.3C). On note une légère augmentation de l'indice médian en milieu ouvert à Béloni où les consommations de raticides ont été beaucoup plus importantes que dans le reste du dispositif expérimental, mais des analyses statistiques (non présentées) révèlent que cet effet n'est pas significatif. Enfin, ces résultats montrant une absence d'impact des rats sur la diversité spécifique sont corroborés par l'absence de détection de prédation des graines via les divers pièges photos déployés après les semis et l'absence de graines détruites trouvées *in situ* dans la litière malgré nos observations répétées.

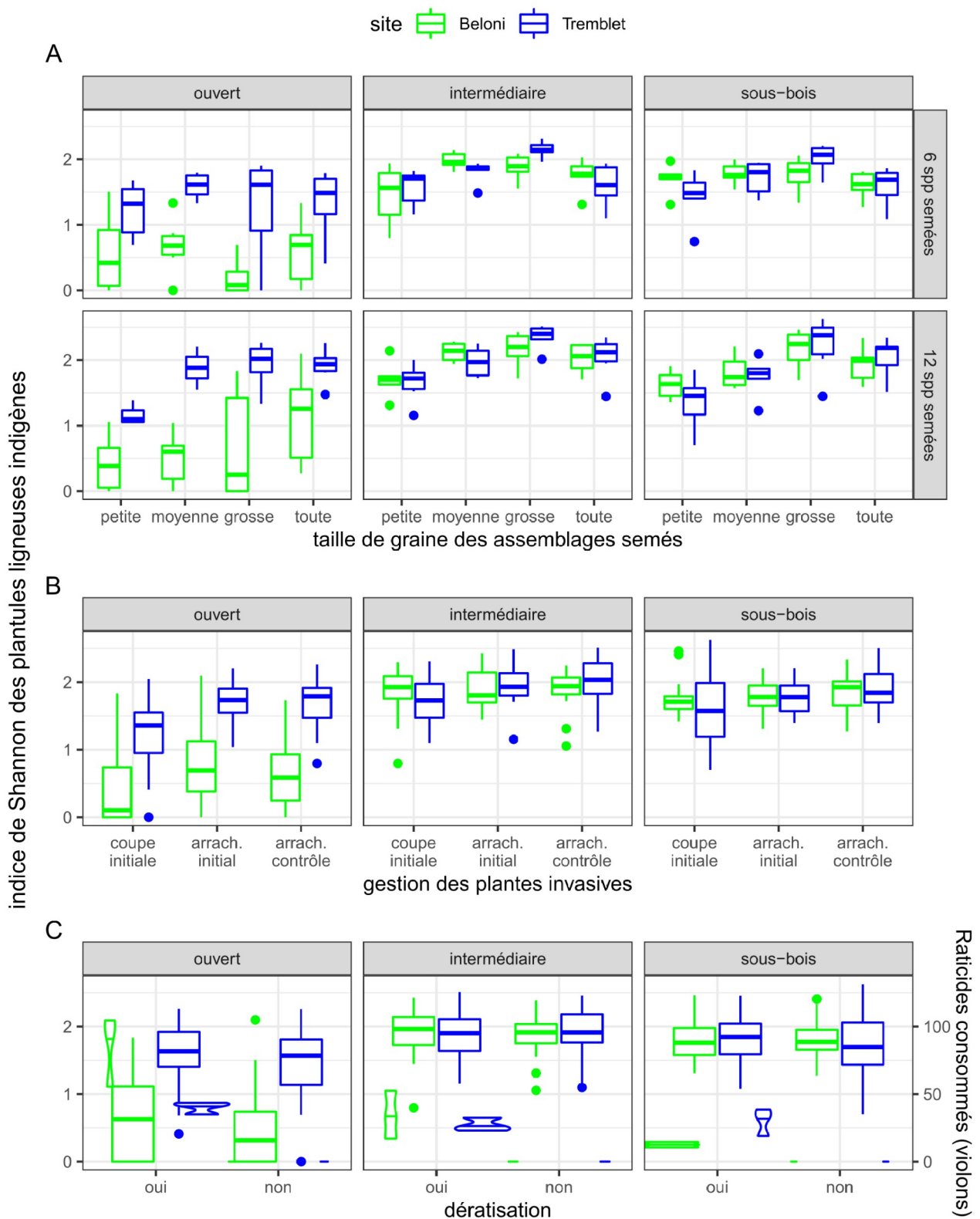


Figure 3.3. Diversité spécifique mesurée par l'indice de Shannon dans les 288 placettes expérimentales. Aux variables 'ouverture du milieu' (panneaux horizontaux) et 'site' (couleur) s'ajoutent en **A**- les variables 'taille de graine des assemblages semés' (abscisses) et 'richesse semée' (panneaux verticaux), en **B**- la variable 'gestion des plantes invasives' (abscisses) et en **C**- la variable 'dératisation' (abscisses). Pour cette dernière figure, notez le second axe Y à droite et les violons qui présentent la consommation cumulée de raticides entre novembre 2021 et janvier 2022.

3.2.2 Masse de graine moyenne pondérée

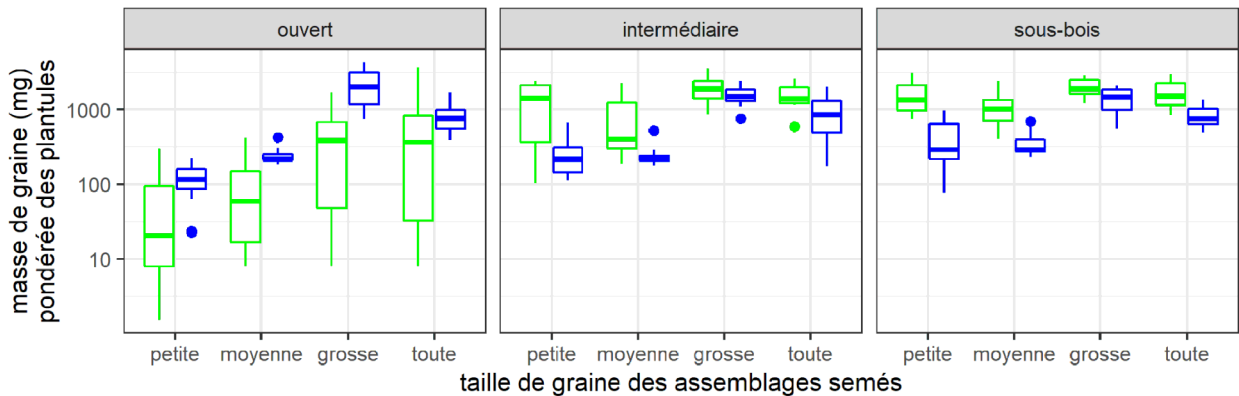


Figure 3.4. Masse de graine moyenne pondérée (MGMP) en mg en fonction de la taille de graine des assemblages semés (abscisses), de l'ouverture du milieu (panneaux horizontaux) et du site (couleur).

En milieu ouvert aux deux sites, la masse de graine moyenne pondérée (MGMP) est très positivement corrélée à la taille de graine des assemblages semés car de fortes limitations de la dispersion s'y exercent (Figure 3.4). En d'autres termes, il n'existe pas dans ce contexte de semenciers féconds à grosses graines ni de dispersion depuis les zones adjacentes pour enrichir les placettes là où nous n'effectuons pas de semis. Au Tremblet, les valeurs très élevées de MGMP dans les placettes 'GG' montrent aussi que ce sont uniquement les plantules issues des semis directs qui ont levé et qu'il n'y a pas de levée spontanée de plantes à petites graines pionnières malgré la présence de multiples semenciers (e.g. *Agarista s.*, *Nuxia v.*, *Weinmannia t.*). Ce constat est d'ailleurs valable pour les autres modalités de semis au Tremblet, à l'opposé de Béloni où environ un quart des placettes a des valeurs de MGMP proches de 30 mg en raison de la levée spontanée massive de *Dodonaea v.* (détail en Figure 3.6).

En milieu intermédiaire et en sous-bois, les tendances sont très contrastées selon les sites. Au Tremblet, MGMP demeure d'autant plus forte dans les placettes 'GG' que le nombre de semenciers à grosses graines dans la canopée est faible (Figure 3.4) ; MGMP montre en revanche des valeurs comparables dans les placettes 'PG' et 'MG' en raison de la levée massive d'espèces à moyennes graines. À Béloni, les valeurs de MGMP relativement élevées et peu variables quelles que soient les placettes de semis révèlent une levée souvent massive de plantes à grosses graines (*Mimusops b.*, *Labourdonnaisia c.*) au pied des multiples semenciers cultivés par l'ONF ; certaines espèces à moyennes graines comme *Ocotea o.* peuvent également tirer MGMP vers le haut en recrutant au pied des semenciers tout en étant encore assez bien dispersée (Figure 3.6).

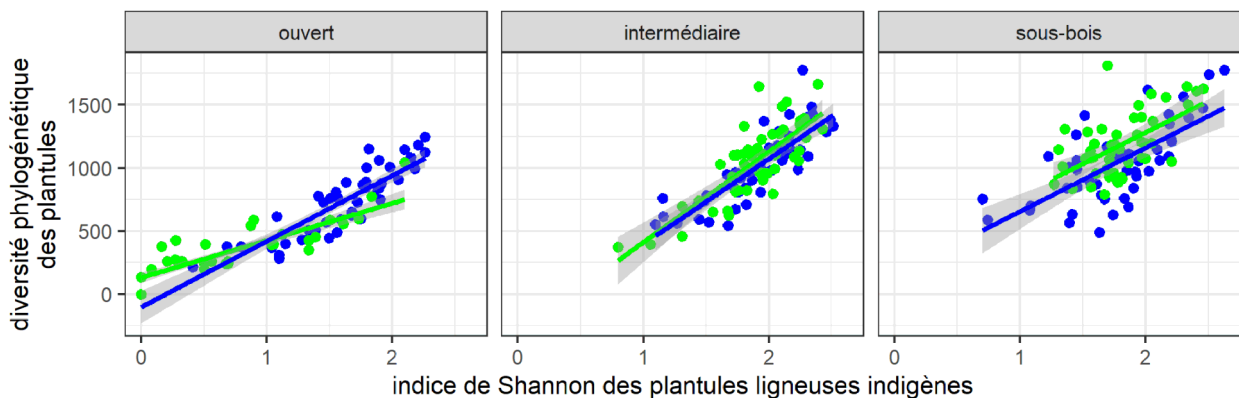


Figure 3.5. Diversité phylogénétique de Faith des communautés de plantules en fonction de l'indice de Shannon, de l'ouverture du milieu (panneaux horizontaux) et du site (couleur).

3.2.2 Diversité phylogénétique

La diversité phylogénétique de Faith augmente fortement avec l'indice de Shannon et de manière relativement comparable entre les sites et selon les modalités d'ouverture du milieu. Cependant, le milieu ouvert à Béloni constitue une exception notable car la diversité phylogénétique y augmente nettement moins vite qu'ailleurs avec l'indice de Shannon ; cela traduit une agrégation phylogénétique des communautés de plantules (Kembel et al., 2010) dans ces placettes où les conditions environnementales sont les plus difficiles à l'échelle du dispositif expérimental.

3.3 Bilan spécifique pour les ligneux indigènes

3.3.1 Bilan pour les espèces semées à semis +15 mois

Après nos semis directs à la charnière 2021/2022, les premières germinations interviennent dès début janvier 2022 chez diverses espèces qui ne présentent pas de dormance ou chez celles où la dormance a été levée avec succès. Les levées succèdent aux germinations, avec de nouvelles espèces qui continuent à germer parallèlement et ce, jusqu'au dernier suivi mené en mars 2023 (Figure 3.6). Ainsi, certaines espèces absentes des suivis en mai 2022 sont relevées en septembre 2022 (*Begonia s.*, *Hyophorbe i.*), parfois en nombre (*Dictyosperma a.*, *Mussaenda a.*). *Elaeodendron o.* est la dernière espèce semée à lever avec trois plantules relevées à Béloni en mars 2023. D'autres espèces comme *Poupartia b.*, *Terminalia b.*, *Ochrosia b.*, *Strongyloдон l.* présentent une situation plus complexe aux deux sites : malgré des levées précoces, les levées se poursuivent en mars 2023, parfois en assez grand nombre comme chez *Ochrosia borbonica*. Pour cette dernière comme pour *Poupartia b.* et *Terminalia b.*, cela témoigne d'une levée de dormance partielle malgré les protocoles mis en oeuvre (cf 2.4.5).

À semis + 15 mois, 33 espèces semées sur 36 présentent au moins une plantule à l'issue des semis directs ('GG' : 12 ; 'MG' : 12 ; 'PG' : 9 ; Figure 3.6). 6802 plantules issues des semis directs sont rencontrées dans l'ensemble du plan d'expérimentation ('GG' : 2249 ; 'MG' : 4320 ; 'PG' : 233 plantules). Considérons les taux de levée (Figure 3.6) :

- Ils sont d'autant plus grands que les masses de graines sont élevées, avec de fortes disparités néanmoins au sein de chaque groupe en raison de la présence de semenciers ('GG' : 18.8 % ± 16.2 ; 'MG' : 12.8 % ± 13.2 ; 'PG' : 0.1 % ± 0.2). Ces taux peuvent sembler modérés, mais il ne faut pas oublier qu'ils intègrent l'ensemble des modalités d'ouverture du milieu et de gestion des invasives. Ainsi, malgré quelques exceptions (*Elaeodendron o.* en 'GG', *Myonima o.* et *Sideroxylon b.* en 'MG'), cela montre que les semis directs ont relativement bien fonctionné pour les plantes à grosses et moyennes graines.
- Pour les plantes à petites graines, le bilan est particulièrement décevant. Nous obtenons par exemple des taux de levée quasi nuls chez les quatre espèces de figuiers. On observe de même presque aucune levée chez deux Rubiaceae à petites graines (*Bremeria l.*, *Bertiera b.*), chez *Begonia s.* (aucun semencier sur place) et *Psiloxylon mauritianum*. *Mussaenda a.*, *Aphloia t.* et *Polyscias repanda* montrent des résultats plus encourageants, notamment dans les zones ouvertes où ces espèces sont attendues ; cependant, la mortalité a malheureusement été très forte, en particulier à Béloni où les conditions environnementales ont été difficiles pendant la saison sèche (cf Annexe 3 pour un bilan détaillé espèce par espèce).

statut UICN DD LC NT VU EN CR

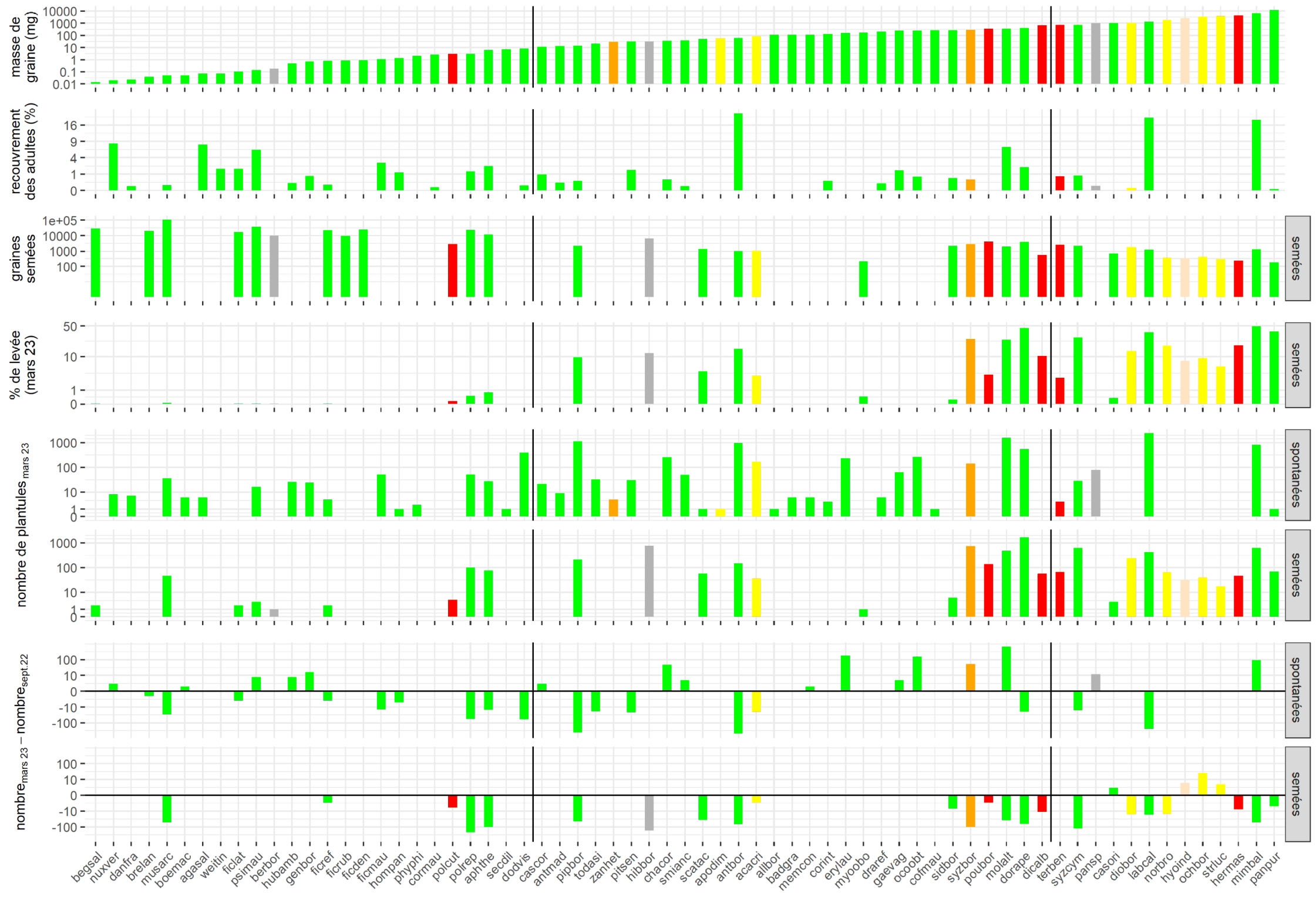


Figure 3.6 (page précédente). Bilan pour les 63 espèces ligneuses indigènes (dont 36 semées et 46 ayant levé spontanément) rangées par ordre croissant de masse de graine. Les barres verticales matérialisent les limites entre les 3 classes de taille de graine pour les semis. Sont donnés de haut en bas : le statut de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (DD, données manquantes ; LC, préoccupation mineure ; NT, quasiment menacé ; VU, vulnérable ; EN, en danger ; CR, en danger critique d'extinction) ; la masse moyenne de graine (en mg) ; le recouvrement cumulé des individus adultes dans le dispositif expérimental ; le nombre cumulé de graines semées ; le taux de levée moyen en mars 2023 ; le comptage cumulé de plantules en mars 2023 pour les espèces semées ou non ; la différence des comptages cumulés entre mars 2023 et septembre 2022. Notez les échelles non-linéaires en ordonnées.

Légende des espèces dans l'ordre alphabétique des identifiants : *acacri*, Acanthophoenix crinita ; *agasal*, Agarista salicifolia ; *allbor*, Allophylus borbonicus ; *antbor*, Antirhea borbonica ; *antmad*, Antidesma madagascariense ; *aphthe*, Aphloia theiformis ; *apodim*, Apodytes dimidiata ; *badgra*, Badula grammisticta ; *begsal*, Begonia salaziensis ; *berbor*, Bertiera borbonica ; *boemac*, Boehmeria macrophylla ; *brelan*, Bremeria landia ; *cascor*, Casearia coriacea ; *casori*, Elaeodendron orientale ; *chacor*, Chassalia corallioides ; *cofmau*, Coffea mauritiana ; *corint*, Hancea integrifolia ; *cormau*, Cordyline mauritiana ; *danfra*, Danais fragrans ; *dicalb*, Dictyosperma album ; *diobor*, Diospyros borbonica ; *dodvis*, Dodonaea viscosa ; *dorape*, Doratoxylon apetalum ; *draref*, Dracaena reflexa ; *erylau*, Erythroxylum laurifolium ; *ficden*, Ficus densifolia ; *ficlat*, Ficus lateriflora ; *ficmau*, Ficus mauritiana ; *ficref*, Ficus reflexa ; *ficrub*, Ficus rubra ; *gaevag*, Gaertnera vaginata ; *genbor*, Geniostoma borbonicum ; *hermas*, Hernandia mascarenensis ; *hibbor*, Hibiscus aff. boryanus ; *hompan*, Homalium paniculatum ; *hubamb*, Hubertia ambavilla ; *hyoind*, Hyophorbe indica ; *labcal*, Labourdonnaisia calophylloides ; *memcon*, Memecylon confusum ; *mimbal*, Mimusops balata ; *molalt*, Molinaea alternifolia ; *musarc*, Mussaenda arcuata ; *myoobo*, Myonima obovata ; *norbro*, Noronhia broomeana ; *nuxver*, Nuxia verticillata ; *ochbor*, Ochrosia borbonica ; *ocoobt*, Ocotea obtusifolia ; *panpur*, Pandanus purpurascens ; *pansp*, Pandanus sp. ; *phyphi*, Phyllanthus phillyreifolius ; *pipbor*, Piper borbonense ; *pitsen*, Pittosporum senacia ; *polcut*, Polyscias cutispongia ; *polrep*, Polyscias repanda ; *poubor*, Poupartia borbonica ; *psimau*, Psiloxylon mauritianum ; *scatac*, Scaevola taccada ; *secdil*, Secamone dilapidans ; *sidbor*, Sideroxylon borbonicum ; *smianc*, Smilax anceps ; *strluc*, Strongylodon lucidus ; *syzbor*, Syzygium borbonicum ; *syzcym*, Syzygium cymosum ; *terben*, Terminalia bentzoe ; *todasi*, Todalialia asiatica ; *weitin*, Weinmannia tinctoria ; *zanhet*, Zanthoxylum heterophyllum.

Tableau 3.1. Bilan de la richesse et du nombre de plantules en mars 2023 selon le statut de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (DD, données manquantes ; LC, préoccupation mineure ; NT, quasiment menacé ; VU, vulnérable ; EN, en danger ; CR, en danger critique d'extinction) pour les espèces ayant levé après semis ou ayant levé spontanément.

	DD	LC	NT	VU	EN	CR
semées (richesse)	2	19	1	5	1	5
semées (nb)	774	4569	30	393	728	308
semées (%)	11.4	67.2	0.4	5.8	10.7	4.5
spontanées (richesse)	1	40	0	2	2	1
spontanées (nb)	78	9068	0	170	146	3
spontanées (%)	0.8	95.8	0	1.8	1.5	0.03

Onze espèces semées sont menacées (VU, EN, CR) selon les critères de l'UICN France et al. (2013) et neuf espèces protégées par la loi française. Nos résultats à semis + 15 mois montrent que les semis directs permettent d'obtenir des résultats particulièrement encourageants pour ces espèces menacées qui enrichissent considérablement les communautés de plantules (Tableau 3.1 & Figure 3.6) ; il est d'ailleurs troublant de constater que les taux de levée très faibles sont rencontrés chez des espèces considérées en 'préoccupation mineure'. Enfin, parmi les espèces sans évaluation par l'UICN (cf 4.1.2), *Hibiscus* aff. *boryanus* montre non seulement des effectifs remarquables (773 plantules en mars 2023, Figure 3.6), mais elle est surtout capable de lever dans l'ensemble du dispositif après semis, y compris dans les zones les plus difficiles de Béloni (Annexe 3). Ses performances en matière de croissance présentées dans la section 3.3.3 en font incontestablement la plus belle surprise du projet.

3.3.2 Bilan pour la régénération spontanée à semis +15 mois

En parallèle des semis directs, 46 espèces régénèrent spontanément en levant au pied des

semenciers, depuis la banque de graines ou suite à un évènement récent de dispersion (9465 plantules, Tableau 3.1 & Figure 3.6). Parmi les espèces régénérant spontanément et dépassant les 100 plantules cumulées en mars 2023, on note dans l'ordre décroissant :

- à Béloni *Labourdonnaisia c.* (GG), *Piper b.* (MG), *Mimusops b.* (GG), *Dodonaea v.* (PG), *Antirhea b.* (MG), *Ocotea o.* (MG), *Erythroxylum l.* (MG), *Doratoxylon a.* (MG), *Acanthophoenix c.* (MG) *Syzygium borbonicum* (MG) et *Molinaea a.* (MG).
- au Tremblet *Molinaea a.* (MG), *Antirhea b.* (MG), *Labourdonnaisia c.* (GG), *Doratoxylon a.* (MG), *Chassalia c.* (MG) et *Piper b.* (MG).

Ce bilan montre que (1) de rares espèces à grosses graines présentent un grand nombre de plantules. Leurs plantules sont quasiment toutes rencontrées au pied de semenciers plantés par l'ONF (*Labourdonnaisia c.*, *Mimusops b.*) ou dans la forêt ancienne au Tremblet (Annexe 3) ; une unique plantule sur 2388 de *Labourdonnaisia c.* a par exemple été rencontrée en aval de semenciers en milieu 'intermédiaire' au Tremblet. (2) Très clairement, l'essentiel des espèces capables de recruter spontanément en masse sont à graines de taille moyenne. Dans ce groupe, la plupart des plantules lèvent au pied des semenciers, mais une part importante provient également d'évènements de dispersion comme l'attestent les 169 plantules spontanées d'*Acanthophoenix c.* qui n'a aucun semencier dans le dispositif expérimental. (3) Parmi les plantes à petites graines, *Dodonaea v.* a explosé en milieu ouvert à Béloni malgré des semenciers rares. Hormis cette exception, les plantes à petites graines ne sont pas capables de s'installer spontanément en masse malgré la présence de nombreuses espèces encore bien dispersées (par le vent ou les frugivores [Albert, 2020]) et de nombreux semenciers féconds dans le dispositif expérimental (e.g. *Agarista s.*, *Homalium p.*, *Nuxia v.*, *Psiloxylum m.* ; Figure 3.6). Ainsi, il ne faut pas attendre que ces espèces jouent un rôle significatif dans la dynamique forestière indigène, ce qui corrobore les résultats de la section 3.2.2.

Après levée spontanée, 319 plantules appartenant à 5 espèces menacées sont présentes en mars 2023, ce qui représente seulement 3.33 % des plantules contre 21 % pour les plantules issues des semis (Tableau 3.1). Parmi les belles surprises chez des espèces rares sans semencier reportés dans le dispositif expérimental, on note des plantules de *Zanthoxylum h.* (EN) et *Apodites d.* (VU) (à Béloni uniquement, Figure 3.6).

3.3.3 Bilan des hauteurs maximales des plantules à semis +15 mois

Parmi 42 espèces ayant levé après décembre 2021, les plantules ont tendance à être d'autant plus grandes que la masse moyenne de graine est élevée (Figure 3.7) ; les hauteurs maximales médianes restent néanmoins très variables entre les espèces. Seules quatre espèces ont des valeurs médianes supérieures à 20 cm, dans l'ordre décroissant *Strongylodon l.* ('GG' semée, Figure 3.8), une liane qui mesure parfois plus 4 m en milieu 'intermédiaire' à Béloni ; *Dodonaea v.* ('PG' spontanée, Figure 3.9) qui montre des résultats spectaculaires en milieu 'ouvert' à Béloni ; puis viennent les plantes menacées *Hernandia m.* ('GG' semée) et *Hyophorbe i.* ('GG' semée) en pleine croissance dans les sous-bois de Béloni et du Tremblet. Huit espèces ont ensuite des valeurs médianes comprises entre 15 et 20 cm de haut (1 'MG' spontanée, 1 'GG' spontanée, 3 'GG' semées, 3 'MG' semées). Parmi celles-ci, *Hibiscus aff. b.* ('MG' semée) est en fait la troisième espèce ligneuse indigène à croître le plus rapidement (jusqu'à 74 cm, Figure 3.8), mais le grand nombre de plantules installées en sous-bois tire la médiane vers le bas. La majorité des espèces présente des hauteurs maximales < 10 cm (Figure 3.7), ce qui peut découler de germinations récentes pour quelques espèces (e.g. *Memecylon c.* 'MG' spontanée) mais traduit surtout des vitesses de croissance très faibles pour de nombreuses espèces, notamment à petites graines.

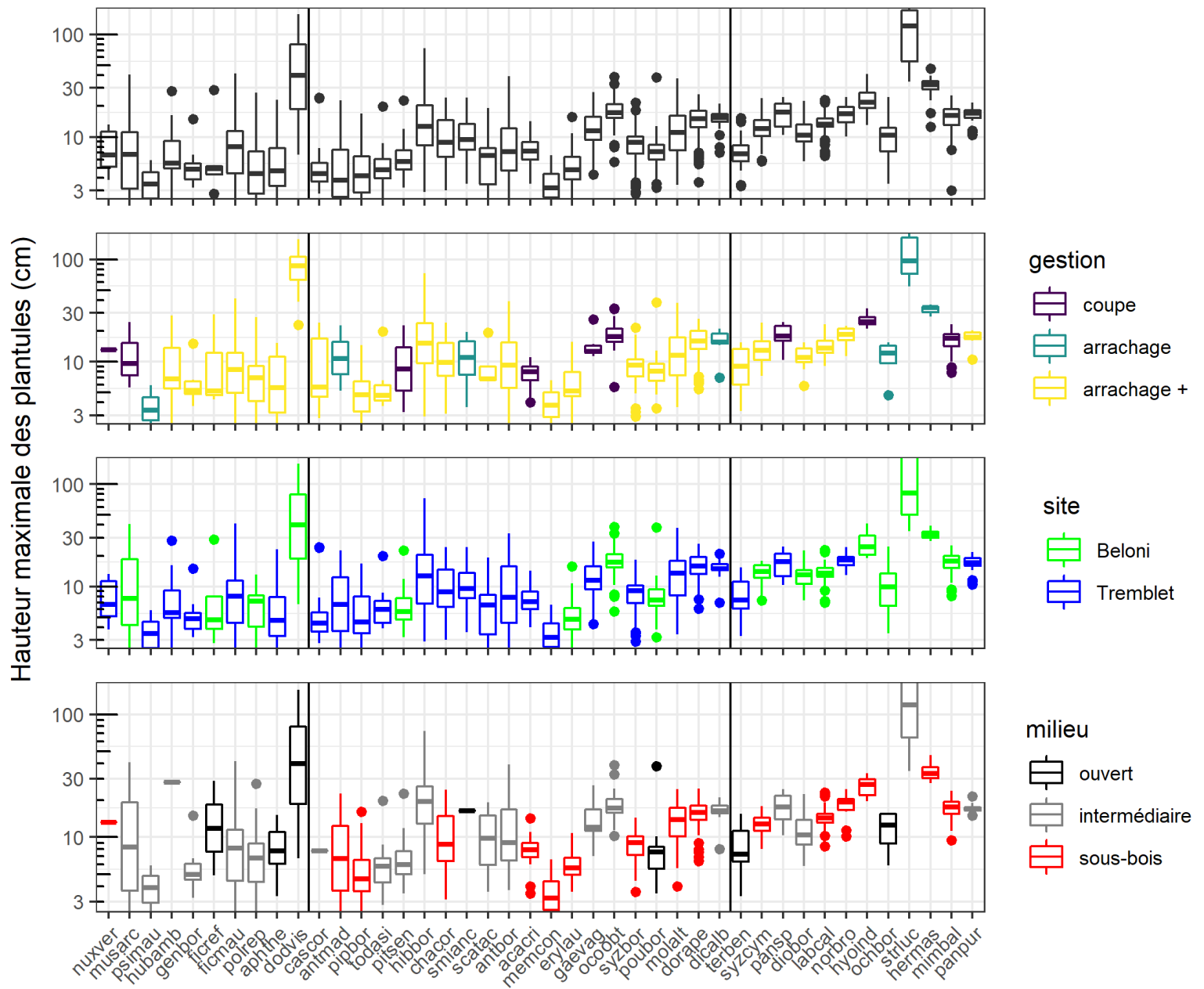


Figure 3.7 Boîtes à moustaches des hauteurs maximales pour les 42 espèces indigènes présentant un minimum de cinq mesures. De haut en bas sont données les hauteurs maximales dans l'ensemble du dispositif, en fonction des variables 'gestion des plantes invasives', 'site' et 'ouverture du milieu'. Pour chaque espèce, seule la modalité présentant la valeur médiane la plus élevée est représentée (pour le détail des données, cf Annexe 4). Par exemple à l'extrême gauche pour l'espèce 'nuxver', la distribution des hauteurs maximales est donnée pour la modalité 'coupe' car la valeur médiane (13.4) est supérieure à celle des modalités 'arrachage' et 'arrachage contrôle'. Les valeurs sur l'axe Y sont limitées à 150 cm, mais les valeurs maximales pour 'strluc' atteignent plus de 400 cm. Les espèces sont rangées par ordre croissant de taille de graine de gauche à droite ; les lignes noires verticales matérialisent les limites entre les groupes de taille de graine ('PG' à gauche, 'MG' au centre, 'GG' à droite). Notez l'échelle log en ordonnées.

Légende des espèces dans l'ordre alphabétique des identifiants : acacri, *Acanthophoenix crinita* ; antbor, *Antirhea borbonica* ; antmad, *Antidesma madagascariense* ; aphthe, *Aphloia theiformis* ; cascor, *Casearia coriacea* ; chacor, *Chassalia corallioides* ; dicalb, *Dictyosperma album* ; diobor, *Diospyros borbonica* ; dodvis, *Dodonaea viscosa* ; dorape, *Doratoxylon apetalum* ; erylau, *Erythroxylum laurifolium* ; ficmau, *Ficus mauritiana* ; ficref, *Ficus reflexa* ; gaevag, *Gaertnera vaginata* ; genbor, *Geniostoma borbonicum* ; hermas, *Hernandia mascarenensis* ; hibbor, *Hibiscus aff. boryanus* ; hubamb, *Hubertia ambavilla* ; hyoind, *Hyophorbe indica* ; labcal, *Labourdonnaisia calophylloides* ; memcon, *Memecylon confusum* ; mimbal, *Mimusops balata* ; molalt, *Molinaea alternifolia* ; musarc, *Mussaenda arcuata* ; norbro, *Noronhia broomeana* ; nuxver, *Nuxia verticillata* ; ochbor, *Ochrosia borbonica* ; ocoobt, *Ocotea obtusifolia* ; panpur, *Pandanus purpurascens* ; pansp, *Pandanus sp.* ; pipbor, *Piper borbonense* ; pitsen, *Pittosporum senacia* ; polrep, *Polyscias repanda* ; poubor, *Poupartia borbonica* ; psimau, *Psiloxylum mauritianum* ; scatac, *Scaevola taccada* ; smianc, *Smilax anceps* ; strluc, *Strongylodon lucidus* ; syzbor, *Syzygium borbonicum* ; syzcym, *Syzygium cymosum* ; terben, *Terminalia bentzoe* ; todasi, *Todaliala asiatica*.

La hauteur maximale des plantules est d'autant plus grande que la compétition avec les plantes invasives est maintenue à un niveau bas ; sur 42 espèces, la médiane des hauteurs maximales culmine en effet (i) pour la modalité 'arrachage contrôle' pour 26 espèces, (ii) pour la modalité 'arrachage' pour 7 espèces et (iii) pour la modalité 'coupe' pour 9 espèces (Figure 3.7). L'analyse détaillée révèle que les hauteurs maximales culminent pour la modalité 'coupe' uniquement en milieu 'intermédiaire' et en 'sous-bois' où les niveaux de compétition avec les plantes invasives sont modérés à faibles. Chez les espèces héliophiles soumises habituellement à une forte compétition en milieu ouvert, la modalité 'arrachage contrôle' peut avoir un impact spectaculaire sur la croissance de plusieurs plantes indigènes (Figure 3.9).

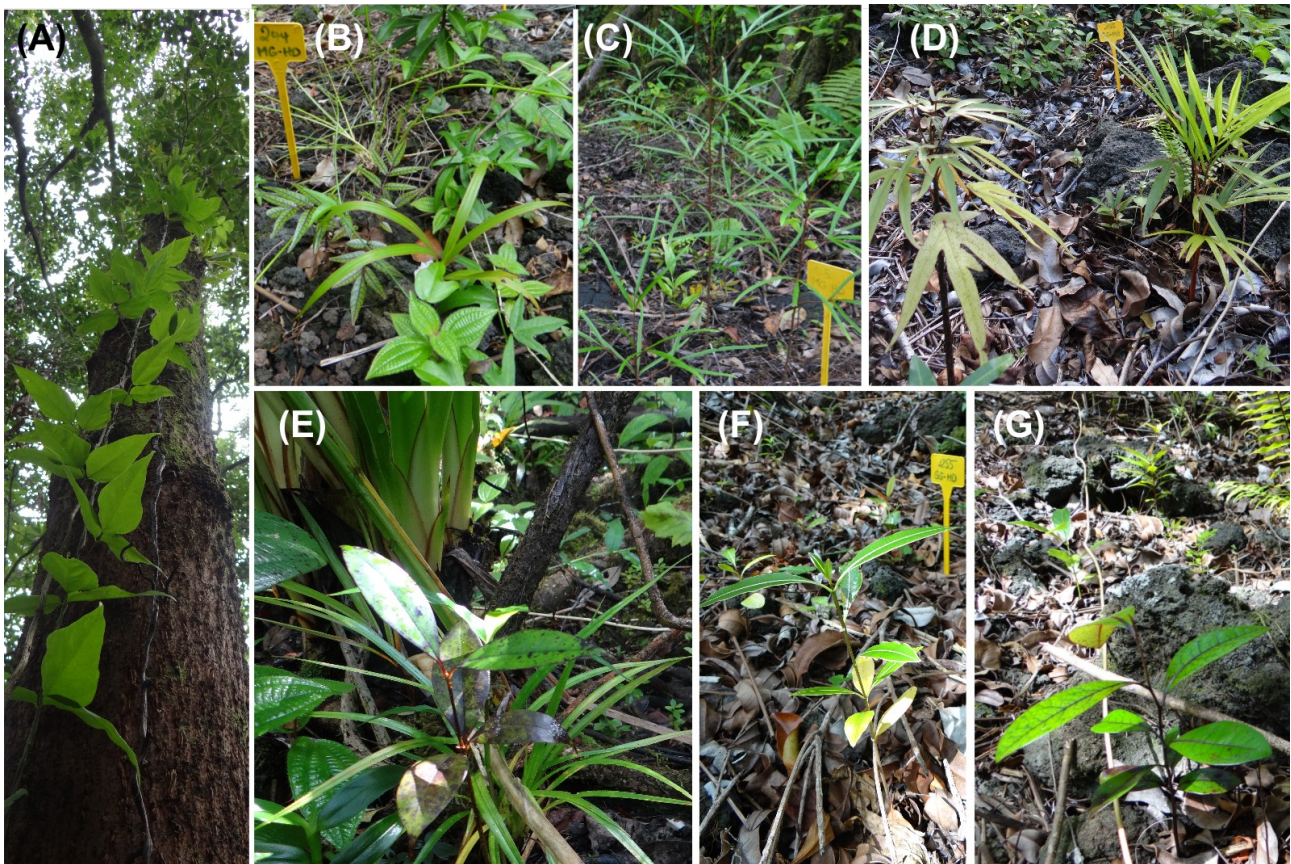


Figure 3.8 Illustration en mars 2023 des hauteurs atteintes par diverses espèces indigènes en milieux intermédiaire et en sous-bois. Les statuts de l'UICN sont donnés entre parenthèses. **A-** *Strongylydon l.* (VU) à Béloni ; **B-** *Poupertia b.* (CR, à gauche) et *Dictyosperma a.* (CR, à droite) à Béloni ; **C-** *Hibiscus aff. b.* (DD) et *Polyscias repanda* (LC) au Tremblet ; **D-** *Hernandia m.* (CR, à gauche) et *Hyophorbe i.* (NT, à droite) à Béloni ; **E-** *Noronhia b.* (VU, au premier plan) et *Pandanus p.* (LC, au second plan) au Tremblet ; **F-** *Ochrosia b.* (VU) à Béloni ; **G-** *Diospyros b.* (VU) à Béloni. Les étiquettes jaunes mesurent 25 cm de haut. Photos : S. Albert

La hauteur maximale des plantules culmine généralement en sous-bois chez les espèces dont les graines sont les plus grosses, avec des exceptions notables comme les espèces menacées *Terminalia b.* ou *Poupertia b.* (Figure 3.7 & 3.8 & 3.9). Pour les espèces à grosses graines adaptées au sous-bois, les valeurs sont remarquablement constantes (Figure 3.7) et les plantules le plus souvent en bonne santé (Figure 3.8). La médiane de la plupart des plantes à petites graines culmine en milieu intermédiaire, voire en milieu ouvert comme cela était attendu (Figure 3.7). Il reste que pour des espèces normalement adaptées à ces conditions de lumière, on peut regretter les vitesses de croissances (très) faibles, en plus du faible nombre de plantules documenté en 3.3.1 et 3.3.2 (à l'exception de *Dodonaea v.* toujours). Notez dans le sous-bois l'unique plantule de *Nuxia v.* qui a probablement échappé à l'échantillonnage initial ; les rares plantules ayant incontestablement levé récemment en milieu ouvert mesurent 7 cm au maximum.

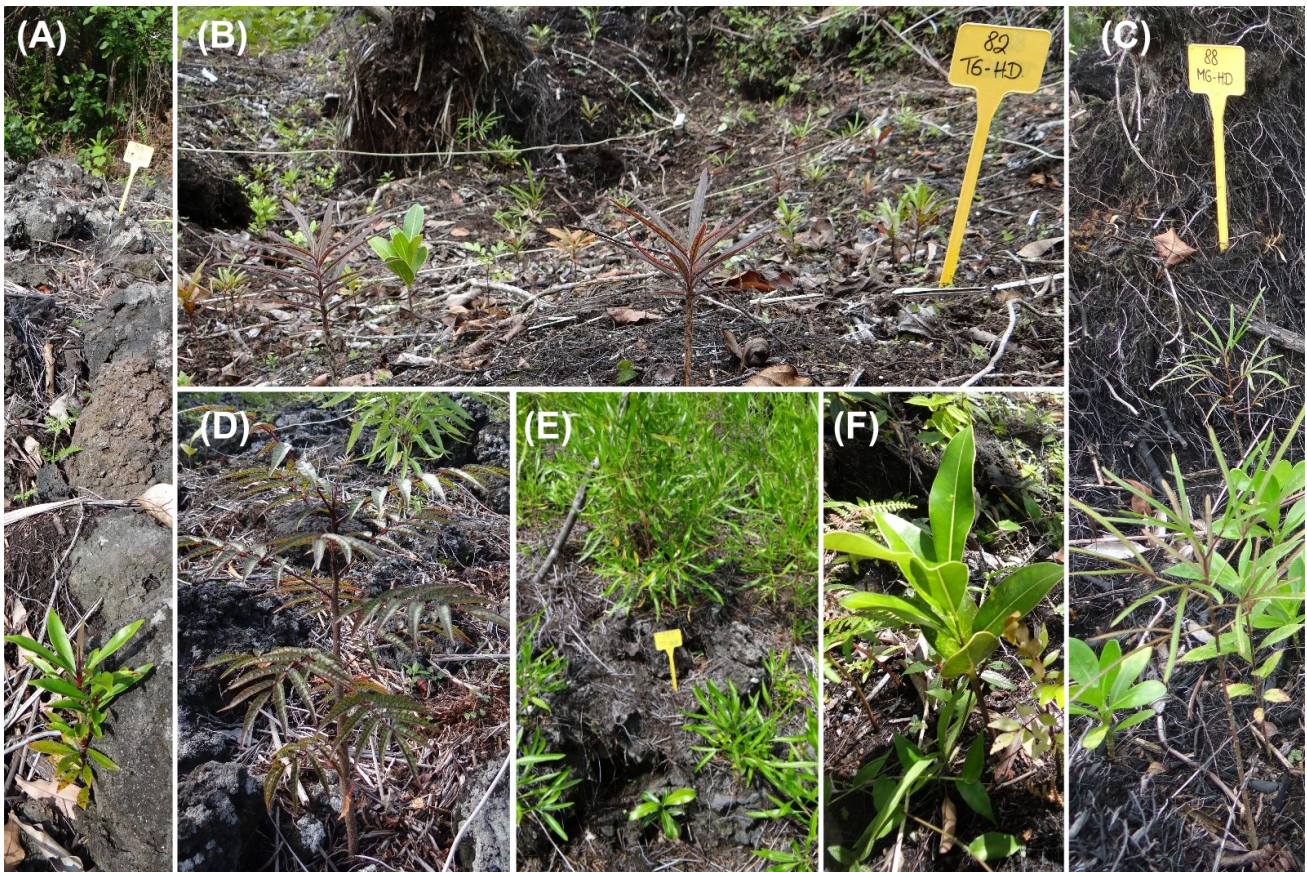


Figure 3.9 Illustration en mars 2023 des performances de diverses espèces indigènes en milieu ouvert où les plantes invasives sont ‘arrachées contrôlées’. Les statuts de l’UICN sont donnés entre parenthèses. **A-** *Syzygium b.* (EN) à Béloni ; **B-** *Terminalia b.* (CR, au premier plan), *Mimusops b.* (LC, second plan) et *Syzygium c.* (LC, second plan) au Tremblet ; **C-** *Hibiscus aff. b.* (DD, premier plan et arrière-plan) et *Scaevola t.* (LC, second plan) au Tremblet ; **D-** *Poupertia borbonica* (CR) à Béloni ; **E-** *Dodonaea v.* (LC) et *Mimusops b.* (LC, premier plan) à Béloni (notez la différence de hauteur entre les deux espèces) ; **F-** *Mimusops b.* (LC) au Tremblet. Les étiquettes jaunes mesurent 25 cm de haut. Photos : S. Albert

3.4 Bilan pour les plantes invasives et les plantes herbacées indigènes à lutte initiale + 15 mois

Cette section présente le bilan en mars 2023 de la reprise des plantes invasives et herbacées indigènes échantillonnées via des mesures de recouvrement.

3.4.1 Bilan pour les plantes herbacées indigènes (non invasives)

Les plantes ‘herbacées indigènes’ et ‘autres fougères’ montrent dans l’ensemble des recouvrements très faibles en mars 2023 (Figure 3.10). En milieu ‘ouvert’, elles sont quasiment absentes, en particulier à Béloni. Au Tremblet, des plantules de *Machaerina i.* voire certaines orchidées ne sont pas rares, notamment dans les modalités ‘arrachage’ et ‘arrachage contrôlé’, mais ces plantes demeurent très peu recouvrantes en mars 2023. En milieu ‘intermédiaire’, les herbacées indigènes sont un peu plus présentes, notamment au Tremblet où *Machaerina i.* pourrait exploser à l’avenir dans la modalité ‘arrachage contrôlé’. C’est surtout en ‘sous-bois’ au Tremblet qu’on note une augmentation importante du recouvrement de ces plantes. Dans ce contexte, de nombreuses fougères indigènes (*Alsophila b.*, *Ctenitis c.*, *Blechnum a.*, *Sphaerostephanos u.*, *Ochropteris p.*, etc.) et sélaginelles prospèrent au côté de quelques orchidées parfois imposantes (e.g. *Phaius t.*).

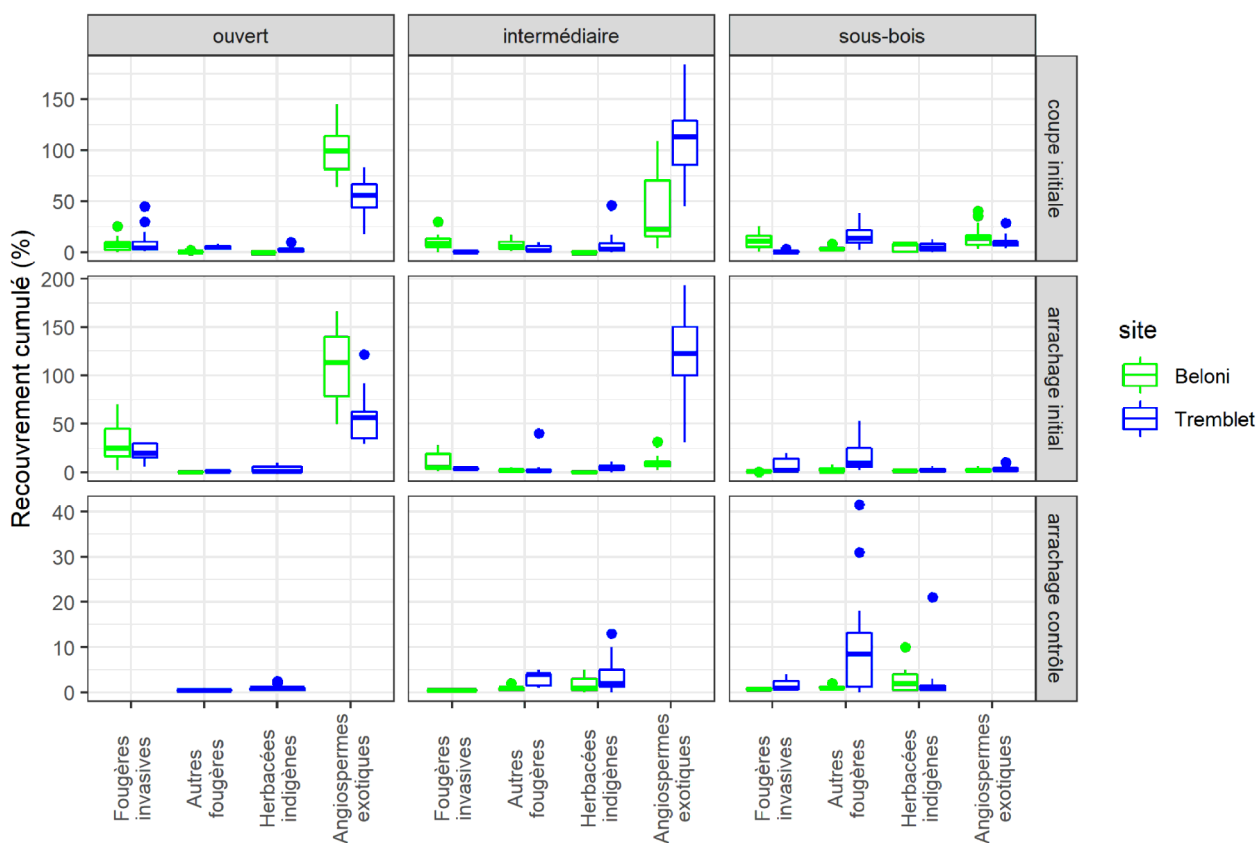


Figure 3.10 Recouvrements cumulés par placette pour les plantes invasives et herbacées indigènes (classées en quatre groupes en abscisses) en fonction de trois variables : l'ouverture du milieu (panneaux horizontaux), la gestion des plantes invasives (panneaux verticaux) et le site (couleur).

3.4.2 Bilan pour les plantes invasives

Les fougères invasives traitées en novembre 2021 ne sont vigoureuses qu'en milieu ouvert (Figure 3.10), en particulier *Pteridium a.* (Figure 3.11) en raison de ses rhizomes profonds difficiles à arracher sans occasionner des dégâts sur les ligneux indigènes. En revanche, on ne note pas de reprise de *Dicranopteris l.* après arrachage au Tremblet ; cette dernière montre également de grandes difficultés pour rejeter lorsque les rhizomes n'ont pas été rigoureusement arrachés. La reprise de *Nephrolepis* spp est très peu vigoureuse à Béloni, ce qui nous a conduits à maintenir cette fougère dans la modalité 'arrache contrôle' lors des nettoyages successifs.

Les différentes modalités de lutte ont un impact considérable sur la reprise des angiospermes exotiques, aussi bien matière de recouvrement (Figure 3.10), que de croissance (Figure 3.11) et de richesse des taxa.

Après 'coupe initiale', les plantes invasives ligneuses rejettent vigoureusement en milieux 'ouvert' et 'intermédiaire' comme cela était prévisible. Cela est particulièrement vrai pour *Schinus t.* et *Psidium c.* qui dominent le recouvrement à Béloni et au Tremblet, respectivement ; ainsi, les rejets de *Schinus t.* mesurent majoritairement plus de 2 m en milieu ouvert (Figure 3.11). La très forte variabilité en milieu 'intermédiaire' montre combien il est difficile de prédire la reprise des plantes invasives y compris lorsque la végétation était initialement très homogène (Figure 3.12). Dans le 'sous-bois', les rejets de la principale plante envahissante aux deux sites, *Psidium c.*, sont en revanche peu vigoureux (Figure 3.10).

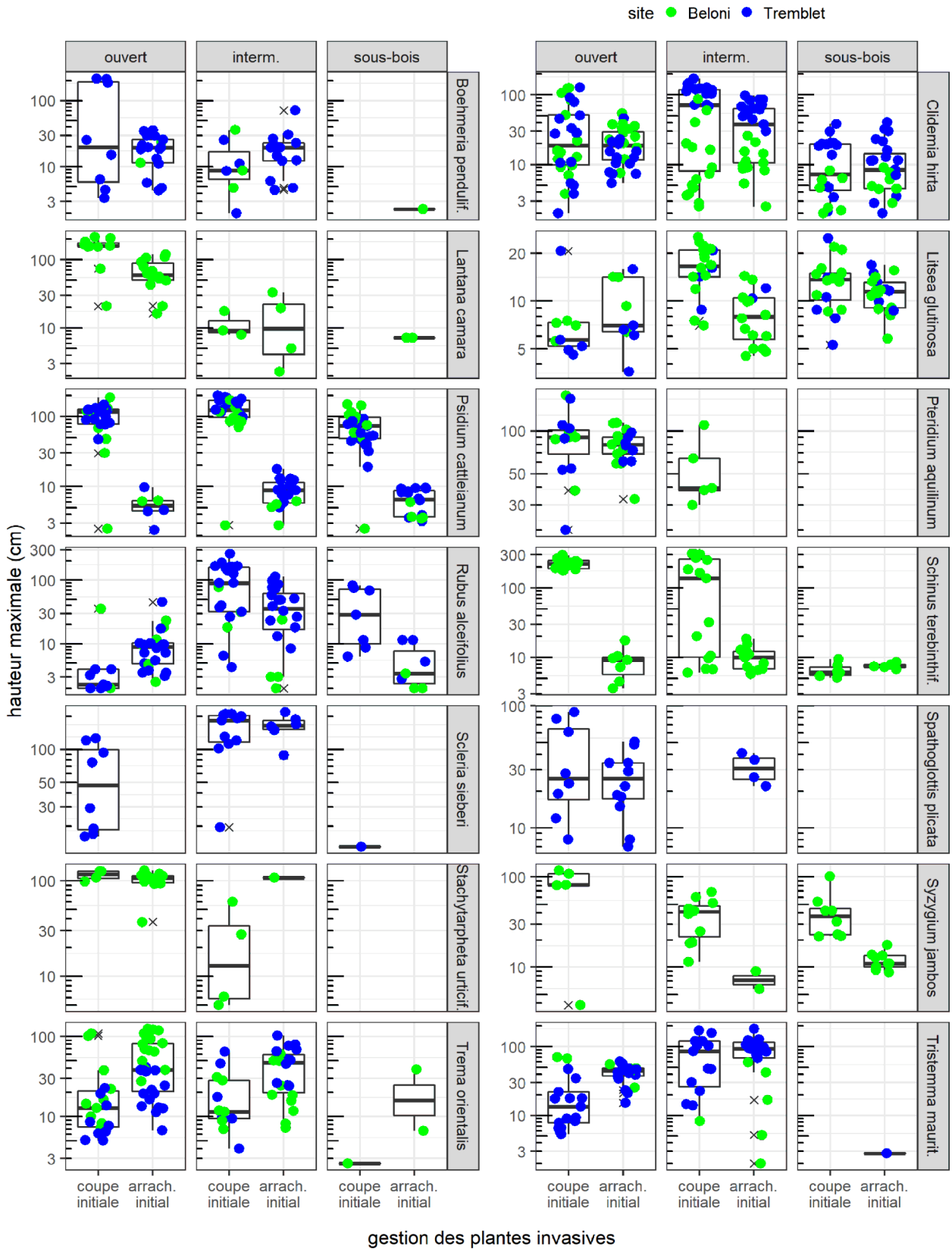


Figure 3.11 Boîtes à moustaches des hauteurs maximales pour les 14 espèces invasives (panneaux verticaux) les plus recouvrantes en fonction des variables 'ouverture du milieu' (panneaux horizontaux) et 'gestion des plantes invasives' (abscisses). Pour cette dernière variable, ces espèces invasives ne sont présentes que dans deux modalités conformément au protocole. À titre additionnel, le 'site' est donné par la couleur des points. Notez l'échelle log.

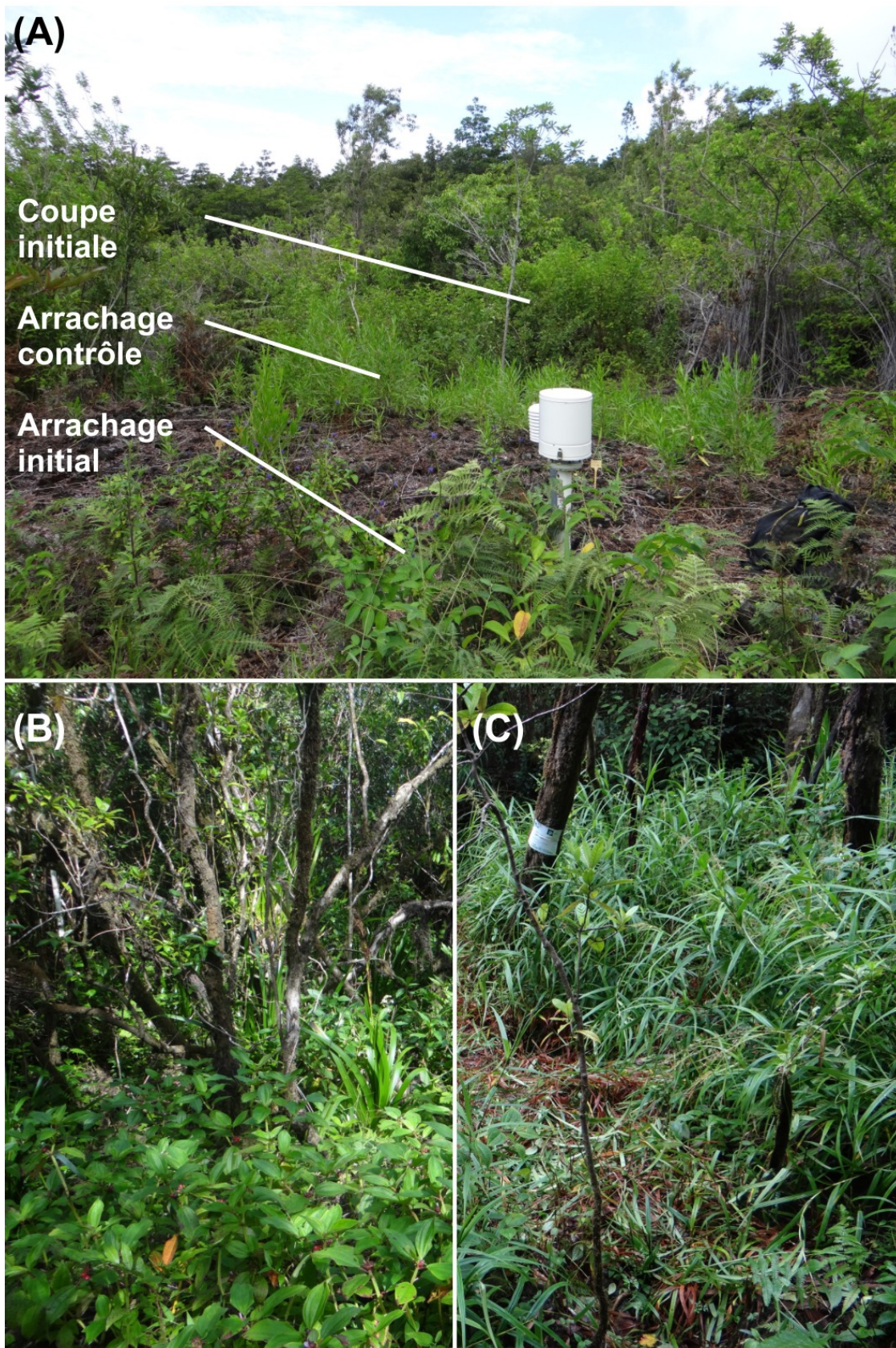


Figure 3.12 Illustration en mars 2023 de la dérive écologique suivant la lutte contre les plantes invasives. **A-** À Béloni, vue d'un bloc de 150 m² en milieu ouvert avec les trois modalités de gestion des invasives menant à des assemblages radicalement différents. Notez le pluviomètre de Béloni. **B- & C-** Après arrachage initial de *Psidium c.* au Tremblet, couvert dominé par *Tristemma m.* (*Melastomataceae*) dans un bloc (à gauche) et par *Scleria s.* (*Cyperaceae*) dans un autre (à droite). Photos : S. Albert

Après 'arrachage initial', on note de très fortes disparités entre les sites concernant les angiospermes exotiques (Figure 3.10). On n'observe pas de levée massive à partir de la banque de graines des ligneux auparavant dominants (*Schinus t.* et *Psidium c.*). À Béloni, les angiospermes exotiques ont néanmoins explosé en milieu 'ouvert' (herbacées surtout : de multiples poacées et cypéracées, *Stachytarpheta u.* ; ligneuses : *Trema o.*, *Clidemia h.*, *Lantana* spp, Figure 3.11) tandis que les nombreuses plantules visibles au Tremblet peinent à couvrir les placettes au centre de la coulée de 1800 (ligneuses surtout : *Clidemia h.*, *Boehmeria p.*, *Litsea g.*, *Rubus a.* ; herbacées : *Spathoglottis p.*, diverses graminoides, Figure 3.11). En milieu 'intermédiaire', on note le phénomène opposé avec très peu de recouvrement en angiospermes exotiques à Béloni tandis qu'au Tremblet, les valeurs de recouvrement cumulé atteignent des sommets (jusqu'à 200%, Figure 3.10). Cela provient probablement d'une ouverture de la canopée plus importante au Tremblet qu'à Béloni (cf Figure 2.3B) et de conditions de sol plus favorables qu'au centre de la coulée de 1800 (cf Figure 3.1). Comme évoqué dans le paragraphe précédent, on note néanmoins une variabilité importante entre les deux blocs du milieu 'intermédiaire' au Tremblet. Dans ce contexte, *Tristemma m.* peut constituer un couvert intéressant pour les plantes indigènes tandis que l'explosion de *Scleria s.* a déjà entraîné une surmortalité importante parmi les plantes indigènes (Figure 3.12). Enfin, en 'sous-bois', la levée des angiospermes invasives est particulièrement peu vigoureuse aux deux sites, comme cela était prévisible.

4 Discussion générale

Face aux conséquences délétères de la disparition des vertébrés frugivores (Albert et al., 2021b, 2020b; Hansen et al., 2008) et des invasions biologiques (Albert, 2020; Baret et al., 2006; Bissessur et al., 2019; Fenouillas et al., 2021; Macdonald et al., 1991; Strasberg, 1994) dans les Mascareignes, le projet ECOFORRUN propose d'associer des semis directs de ligneux indigènes à des protocoles de lutte contre les invasions pour diversifier la régénération de la forêt tropicale humide. Ce projet s'inscrit dans un contexte de regain d'intérêt au niveau mondial pour les semis directs (Shaw et al., 2020), qui demeurent néanmoins trop peu expérimentés dans la ceinture intertropicale (Lázaro-González et al., 2023). Quinze mois après l'installation d'un large dispositif expérimental dans les derniers corridors forestiers de basse altitude des Mascareignes, nos résultats montrent une remarquable diversification⁶ des assemblages de plantules indigènes dans des contextes écologiques variés (conditions abiotiques, niveaux d'invasion), offrant ainsi d'intéressantes perspectives pour de futurs projets de restauration écologique. Cette discussion s'organise en cinq sous-parties présentant les principaux enseignements des facteurs testés et les perspectives ouvertes par le projet : (1) la diversification de la régénération principalement influencée par les semis directs, l'ouverture du milieu, la gestion des plantes invasives et le site ; (2) la contribution de la régénération spontanée à la diversité des plantes indigènes ; (3) l'intérêt d'un tel plan factoriel croisé pour comprendre les niches de régénération des plantes indigènes, (4) le futur de cette expérimentation (avec la question majeure de la survie des plantules sur le long terme) et (5) plus généralement, le futur des semis directs à La Réunion avec les perspectives offertes pour des actions d'envergure en restauration écologique.

4.1 La remarquable diversification de la régénération grâce aux semis directs

Notre expérimentation montre une remarquable diversification de la régénération qui est influencée dans l'ordre décroissant par les variables taille de graine des assemblages semés, ouverture du milieu, richesse du semis, gestion des plantes invasives et site ; la dératisation n'a quant à elle pas

6 Terme habituellement utilisé en biologie de l'évolution, 'diversifier' signifie ici 'accroître la diversité d'espèces, de groupes d'espèces et de traits fonctionnels'.

d'effet significatif. Nous discutons ci-dessous (1) les fortes disparités des groupes de taille de semis dans leur capacité à diversifier la régénération, (2) le rôle majeur des variables 'ouverture du milieu', 'gestion des plantes invasives' et 'site', (3) les rats comme une menace directe mineure pour la régénération en forêt tropicale humide, et (4) la remarquable contribution des espèces menacées semées dans la diversification des communautés de plantules.

4.1.1 De fortes disparités selon la taille de graine des assemblages semés

Nos semis directs de ligneux indigènes sont capables d'installer des cohortes de plantules avec des hauts niveaux de diversité spécifique et phylogénétique aux deux sites (Figures 3.3A & 3.5). Les semis ont d'autant mieux fonctionné que les assemblages semés ont une taille de graine élevée et qu'ils comprennent un grand nombre d'espèces sans disperseurs indigènes ('GG' 12 / 12, 'TG' 6 / 12, 'MG' 4 / 12). Au contraire des trois autres, les assemblages 'PG' ne comptent que des espèces encore bien dispersées (du moins à une échelle spatiale modeste) et les mauvais résultats des semis montrent qu'on peut quasiment les considérer comme des placettes témoins où s'exprime surtout la régénération spontanée (comme le montre la masse moyenne des communautés de plantules, Figure 3.4).

Semer 12 espèces (au lieu de 6) a dans l'ensemble un impact positif sur la diversification de la régénération, mais il n'y a pas d'effet pour les assemblages 'PG' tandis que cet effet positif est très fort pour les assemblages 'GG' ; cela montre qu'il ne faut pas se priver de semer un grand nombre d'espèces à grosses graines pour peu que les diaspores soient disponibles. Rappelons que ces résultats sont particulièrement bons malgré des densités de semis modestes qui avaient vocation à (1) s'approcher des niveaux supputés de pluie de graines avant la disparition des frugivores et (2) être transposables sur des surfaces plus importantes, notamment dans la perspective de semis à plus large échelle (cf. 4.5.2).

Nos résultats montrent également que la performance des plantules (mesurée par la hauteur maximale) croît en moyenne avec la masse de graine des espèces (semées ou non d'ailleurs). Ainsi, en moyenne, les taux de levée et performances des espèces semées sont d'autant meilleurs que la taille de graine est élevée, ce que nous avons déjà montré dans une précédente étude pour un nombre limité d'espèces (Albert, 2020) et qui corrobore d'autres travaux dans toute la ceinture intertropicale (Camargo et al., 2021; Doust et al., 2008; Garcia-Orth et Martínez-Ramos, 2008; Passaretti et al., 2020; Tunjai et Elliott, 2012).

4.1.2 Le rôle majeur de l'ouverture du milieu, de la gestion des plantes invasives et du site

Parmi les quatre variables extrinsèques aux semis directs, la diversité spécifique est influencée de manière significative et décroissante par l'ouverture du milieu, la gestion des plantes invasives et le site. Il reste que ces variables agissent souvent en interaction.

C'est en milieu ouvert que les modalités 'arrachage initial' et 'arrachage contrôle' ont un impact d'autant plus positif par rapport à la 'coupe initiale' et que les disparités entre les sites sont les plus fortes (Figure 3.3B) :

- À Béloni, les conditions édaphiques difficiles associées à une ouverture du milieu presque totale et des précipitations limitantes (épisode de niña !) y expliquent le peu de diversité spécifique indigène. L'agrégation phylogénétique des communautés de plantules y révèle également une attraction phénotypique classiquement observée lorsqu'un puissant filtre environnemental est à l'œuvre (Webb et al., 2002). La difficulté des conditions dans ce

contexte s'illustre particulièrement bien par l'effet contre-productif de l'arrachage-contrôle sur la diversité spécifique (Figure 3.3B), cette opération ayant enlevé une bonne partie du couvert existant formé par des plantes exotiques (Figure 4.1). À l'échelle du dispositif, c'est là que les assemblages 'TG' se démarquent (Figure 3.3A) car ils comportent les espèces les plus pionnières des trois autres assemblages.

- Au Tremblet, les tapis de plantules obtenus en milieu ouvert pour les modalités 'GG', 'MG' et 'TG' nous ont agréablement surpris (Figure 3.3A, discussion au niveau spécifique en 4.3.2). Le succès de ces assemblages riches en espèces avec une forte limitation de la dispersion montre combien les espèces héliophiles sont menacées par la perte des vertébrés frugivores (Rogers et al., 2021b). Enfin, la remarquable diversification des communautés de plantules sur des sols *a priori* défavorables (rapport C/N > 20 dans les deux blocs en milieu ouvert en 12/2021) est d'autant plus encourageante quand on constate les difficultés qu'ont les plantes invasives à recoloniser les placettes initialement arrachées (Figure 3.10).



Figure 4.1. Même parcelle de 50 m² en milieu ouvert à Béloni, modalité arrachage-contrôle, avant (à gauche) et après (à droite) le contrôle de la repousse en mars 2023. Après l'arrachage de l'essentiel de la biomasse constituée par des plantes exotiques, notez dans cette parcelle le peu de plantules indigènes, dont *Mussaenda a.* (semée) au premier plan et *Dodonaea v.* (spontanée) à l'arrière-plan à droite. Photos : S. Albert

En milieu intermédiaire, l'écart dans la diversité spécifique entre les placettes 'PG' et les trois autres assemblages semés se creuse également à Béloni où les conditions d'émergence des plantules sont plus clémentes (Figure 3.3A). Les assemblages 'GG' montrent d'excellents résultats au Tremblet par rapport à Béloni où la mortalité a été plus forte, probablement en raison des précipitations limitantes (Figure 4.2A). L'absence d'effet de la gestion des plantes invasives à Béloni (Figure 3.3B) est la conséquence de la plus grande fermeture de la canopée indigène.

En milieu fermé, l'impact davantage positif au Tremblet de la taille de graine des assemblages semés s'explique conjointement par une canopée très fermée sous laquelle la plupart des plantes à petites et à moyennes graines ont des difficultés à s'établir (forte compétition pour la lumière ; [Leishman et al., 2000]) et par une moindre présence de semenciers à grosses graines pouvant contribuer à la régénération spontanée. À Béloni, sous une canopée fermée mais moins dense qu'au Tremblet, c'est la régénération spontanée qui uniformise la diversité spécifique pour la modalité '6 espèces semées' ; cependant, les semis à 12 espèces permettent à la modalité 'GG' d'atteindre une diversité spécifique à peine inférieure à celle du Tremblet, et ce malgré une mortalité palpable en raison des précipitations limitantes (Figure 4.2B).



Figure 4.2. Illustration en mars 2023 de la mortalité après la saison sèche à Béloni. **A-** Plantule d'*Hernandia m.* mort sur pied. **B-** Plantules de *Syzygium c.* sèches sur pied. Les étiquettes jaunes mesurent 25 cm de haut. Photos : S. Albert

4.1.3 Les rats : une menace directe mineure pour la régénération en forêt tropicale humide

Bien que notre expérimentation ne soit pas parvenue à déployer une dératisation aussi efficace que celle déjà entreprise avec des cages d'exclusion (Albert, 2020), les rats, *Rattus norvegicus* et *Rattus rattus*, pourraient avoir un impact négligeable sur la régénération des communautés de plantes indigènes en forêt tropicale humide de basse altitude à La Réunion, comme déjà montré ailleurs (Wotton et Kelly, 2011). Cela pourrait concerner les rats aussi bien en tant que prédateurs de graines qu'en tant que brouteurs.

Les rats n'ont probablement pas joué un rôle important en tant que prédateur de graines dans le cadre de cette expérimentation comme le révèlent l'absence d'effet de la dératisation aux niveaux des communautés et spécifique (résultats non présentés), mais aussi l'absence de preuves directes d'interactions (graines détruites dans les placettes ou via les pièges photos). Le cas des plantes à grosses graines est à ce titre très instructif : la densité de semis est relativement faible et la forte limitation de la dispersion nous permet de contrôler le nombre de diaspores disponibles tout au long de l'expérimentation ; ces graines sont de plus faciles à retrouver dans la litière (y compris longtemps après les semis) et aisées à discerner sur les photos/vidéos. Nous avons suivi en particulier les graines de certaines espèces connues pour leur palatabilité déjà documentée (*Diospyros b.* [Albert et al., 2019]) ou supputée (*Hyophorbe i.*, *Noronhia b.* [Albert, 2020]), mais n'avons trouvé aucune graine détruite contrairement à nos précédentes expérimentations. L'existence de graines détruites et de vidéos éloquentes à l'époque ne s'accompagnaient pas pour autant d'une chute du recrutement de *Diospyros b.* ou *Calophyllum t.*, mais tout juste d'une baisse légèrement significative (Albert et al., 2019). Ainsi, quand bien même la dératisation aurait été effective partout où elle a été déployée, il est probable que son impact sur la diversité spécifique aurait été négligeable. Des cas de prédation des graines sévère comme celui des palmiers *Pritchardia* spp. à Hawaii (Shiels et Drake, 2015) ne semblent pas exister en forêt tropicale humide à La Réunion et cette limitation du recrutement y demeure au mieux secondaire (Wotton et Kelly, 2011).

Cette expérimentation teste l'impact potentiellement important des rats en tant que prédateurs de graines, mais ces rongeurs sont également connus comme potentiels brouteurs (Cuénin, 2020; Towns et al., 2006). Nous n'avons observé aucune trace de broutage par des rongeurs sur les plantules tout au long de ce projet, tout comme au cours des précédentes expérimentations en forêt tropicale humide (Albert, 2020; Albert et al., 2022). Le comportement des rats est probablement fortement modulé par les conditions abiotiques et notamment la disponibilité en eau comme le suggère l'intense herbivorie par les rats qui a mené à une forte surmortalité de diverses espèces en forêt semi-sèche (Cuénin, 2020). Ainsi, les rats semblent bien être une menace mineure pour la régénération en forêt tropicale humide ; y déployer à nouveau des moyens d'exclusion éthiquement discutables (Duron et al., 2017) paraîtrait dès lors injustifié.

4.1.4 La remarquable contribution des plantes rares / menacées à la diversification

Quatorze espèces rares et menacées (5 CR, 1 EN, 5 VU, 1 NT, 2 DD ; UICN France et al., 2013) ont été semées dans le dispositif et les résultats sont encourageants à très bons pour 12 d'entre elles en matière de levée (Figure 3.6) et de croissance (Figure 3.7). Toutes espèces indigènes confondues, le bilan du ratio de plantules appartenant à des espèces en préoccupation mineure (LC) est par exemple de 67.2 % pour les espèces semées à comparer aux 95.8 % de la régénération spontanée (Tableau 3.1). Ainsi, ces espèces qui ont pour la plupart perdu leurs disperseurs (7 espèces à grosses graines + 3 espèces à moyennes graines en incluant *Hibiscus* aff. *b.*) sont tout-à-fait capables de s'installer en forêt tropicale humide pour peu qu'on rétablisse la dispersion des graines.

Voir ces espèces menacées capables de trouver les conditions favorables dans le dispositif expérimental est une vraie satisfaction à l'issue du projet. Les résultats peuvent même être spectaculaires car trois d'entre elles appartiennent aux quatre espèces indigènes avec les croissances les plus rapides (*Strongylodon l.*, *Hernandia m.*, *Hyophorbe i.* ; Figures 3.7 & 3.8) ! Cependant, c'est *Hibiscus* aff. *b.* qui constitue indubitablement la plus belle surprise du projet. Cette nouvelle espèce pour la science encore non-décrite (Broke Mashburn, communication personnelle), a longtemps été confondue avec son espèce sœur, *Hibiscus boryanus*, qui présente des capsules déhiscentes comme cela est habituellement observé dans l'important genre *Hibiscus* (Pfeil et Crisp, 2005). En comparaison, les fruits d'*Hibiscus* aff. *b.* sont des capsules indéhiscentes dans lesquelles germent les graines sans possibilité de s'extraire du péricarpe, ce qui en fait une remarquable idiosyncrasie insulaire. Cette espèce a donc une stratégie de dispersion radicalement différente qui reposait peut-être sur des relations de frugivorie aujourd'hui disparues à La Réunion. Quoi qu'il en soit, bien qu'*Hibiscus* aff. *b.* soit aujourd'hui rare en forêt tropicale humide et recrute très peu au pied des semenciers (assignée à 'DD' car le statut UICN n'est pas encore défini), elle est capable de lever dans l'ensemble du dispositif expérimental après restauration de la dispersion, y compris (i) où les conditions abiotiques sont les plus difficiles (en milieu ouvert à Béloni, modalité 'arrachage contrôle') et (ii) où la compétition avec les plantes invasives peut-être très forte (en milieu intermédiaire au Tremblet, modalité 'arrachage'). *Hibiscus* aff. *b.* montre ainsi un remarquable potentiel pour de futurs projets de restauration écologique à La Réunion.

4.2 La contribution de la régénération spontanée à la diversité indigène

Nos résultats montrent que la régénération spontanée est relativement bonne dans le groupe des plantes à moyennes graines, mais elle l'est beaucoup moins chez les plantes à petites et grosses graines ; ce patron 'en cloche' a déjà été documenté à La Réunion (Albert et al., 2021b; Spadola, 2021), mais s'affirme ici de manière éclatante étant donné que nous testons une hétérogénéité environnementale qui devrait permettre à des espèces avec des stratégies écologiques variées de

se régénérer. Nous discutons ci-dessous (1) ce qui régénère encore bien aux deux sites, (2) pourquoi, à l'issue de cette expérimentation, nous avons de bonnes raisons de nous inquiéter pour les espèces d'arbres à petites graines qui sont souvent communes dans les canopées de basse altitude.

4.2.1 La régénération relativement bonne des espèces à moyennes graines

C'est parmi les plantes à moyennes graines que l'on rencontre le plus grand nombre d'espèces capables de régénérer spontanément (Albert et al., 2021b; Spadola, 2021). Certaines espèces à moyennes graines bénéficient encore de niveaux corrects de dispersion et peuvent parfois régénérer en assez grand nombre pour peu qu'il y ait des semenciers à l'échelle du paysage ; cela concerne notamment *Antirhea b.*, *Piper b.* et *Acanthophoenix c.*, mais aussi *Chassalia c.*, *Doratoxylon a.*, *Erytroxylum l.*, *Molinaea a.* voire *Ocotea obtusata*. Pour d'éventuels futurs projets de restauration, on peut s'interroger sur l'utilité de semer les espèces citées. En cas de stabilité des assemblages de frugivores à l'avenir, deux types de limitation de la dispersion devraient néanmoins conduire à semer ces espèces : dans le cas où ces plantes seraient absentes des canopées environnantes ou en l'absence de perchoirs en milieu ouvert, étant donné respectivement le rayon d'action limité et le comportement forestier du frugivore le plus effectif, *Hypsipetes borbonicus* (Albert, 2020). À Béloni, on observe même la régénération de deux espèces indigènes menacées, sans semencier visible sur site.

Hors des plantes à moyennes graines, il existe quelques exceptions avec une régénération spontanée massive dans le dispositif expérimental : chez les plantes à grosses graines, *Mimusops b.* et *Labourdonnaisia c.* à proximité de semenciers essentiellement à Béloni en sous-bois ; chez les plantes à petites graines, *Dodonaea v.* mais uniquement à Béloni en milieu ouvert (Figures 3.9E & 3.12A). Ces exceptions ne sont pas des surprises néanmoins car les deux premières espèces régénèrent plutôt bien dans les hectares permanents (Albert et al., 2022, 2021b), et la troisième est bien connue en restauration écologique au niveau global dans les milieux ouverts difficiles (Ellsworth et al., 2015; Pedrero-López et al., 2016).

4.2.2 Inquiétudes pour les ligneux à petites graines : comprendre les limitations de leur régénération

Notre expérimentation démontre que les plantes à petites graines régénèrent mal en moyenne quelles que soient les modalités du dispositif expérimental. Une méta-analyse récente montre que ce phénomène dépasse largement notre système d'étude (Mariano et Christianini, 2021). Étant donné le hiatus entre les niveaux de présence dans les canopées actuelles et le défaut de régénération observé (Figure 3.6), on peut s'attendre à ce que ces espèces aujourd'hui communes se raréfient considérablement demain dans les canopées de basse altitude à La Réunion (Albert et al., 2021b). Bien que les raisons demeurent obscures, notre expérimentation apporte quelques pistes de réflexion pertinentes. Nombre de ces espèces sont encore relativement bien dispersées comme révélé récemment (Albert et al., 2019) ; leur recrutement ne peut donc logiquement être restauré par nos semis car d'autres limitations sont à l'œuvre (contrairement aux 14 espèces sur 16 du projet dont la perte de la dispersion est indubitablement la limitation majeure). L'examen des limitations qui peuvent intervenir avant ('pré-dispersion') ou après la dispersion ('post-dispersion') (cf Wang et Smith, 2002) suggère que ce sont les limitations biotiques 'post-dispersion' qui prévalent pour la plupart des espèces.

4.2.2.1 Les limitations 'pré-dispersion' improbables

La principale limitation pré-dispersion concerne le défaut de production de graines viables qui suit généralement une altération de la pollinisation (Wang et Smith, 2002) : e.g. perte des pollinisateurs (Potts et al., 2010), fragmentation des habitats et dépression de consanguinité (Cuénin et al., 2019). La rupture de pollinisation semble improbable pour la plupart des espèces concernées qui fructifient en masse et produisent un grand nombre de graines (e.g. *Agarista s.* produit près de 45 % des graines de toutes les plantes anémochores y compris invasives, *Sideroxylon b.* produit annuellement et par arbre des milliers de fruits charnus bien visibles au pied des semenciers (Albert et al., 2019), mais ces espèces ne régénèrent pas ou très rarement en forêt de basse altitude. La dépression de consanguinité apparaît encore plus improbable au regard du nombre élevé de semenciers pour la plupart des espèces concernées.

La perte de viabilité des graines peut être artefactuelle et associée à des conditions de stockage de graines inappropriées avant les semis directs comme pour *Ficus densifolia* (Megens, 2022). Cependant, *Ficus rubra*, *Ficus lateriflora* et *Ficus reflexa* n'ont pas mieux levé malgré des semis intervenus très peu de temps après la récolte ; nos mauvais résultats ne sont pas surprenants car le semis direct de figuier est difficile dans toute la ceinture intertropicale (Doust et al., 2008; Kuaraksa et Elliott, 2013). Enfin, *Ficus densifolia*, *Ficus lateriflora* et *Ficus reflexa* produisent aux deux sites de nombreuses figues dont les akènes sont bien dispersés localement par la faune relictuelle (Albert et al., 2019). Pourtant, les plantules qui lèvent spontanément sont très rares et la mortalité forte, ce qui suggère que des limitations 'post-dispersion' sont à l'œuvre.

4.2.2.2 Les limitations 'post-dispersion' improbables

La plupart des espèces concernées sont sensées être héliophiles et pionnières (CBN-CPIE de Mascarin, 2017; Sarrailh et al., 2007), mais elles ne sont pas capables de lever voire de survivre en milieu ouvert en comparaison avec d'autres ligneux davantage tolérants à l'ombre, ce qui est particulièrement troublant (cf 4.3 pour la discussion au niveau spécifique). De même, il paraît improbable que le réchauffement climatique soit impliqué directement dans l'absence de régénération : il faudrait par exemple qu'un seuil critique de température ait été dépassé pour la germination de multiples espèces. Ce phénomène serait récent, étant donné que l'augmentation des températures s'observe surtout depuis les années 1980 (et dans les zones continentales et les latitudes plus hautes en particulier !); or, Cadet (1977) évoque déjà des soucis de dynamique forestière sur des espèces comme *Nuxia v.*, ce qui suggère que ces problèmes de régénération existaient déjà à l'époque. Enfin, la prédation des graines par des vertébrés paraît hautement improbable, étant donné que ce sont les graines les plus grosses qui sont le plus susceptibles d'être détruites par des vertébrés (Forget et al., 2005). Pour les rares espèces à moyennes graines régénérant très mal comme *Sideroxylon b.*, l'absence d'implication des rats a été formellement démontrée (Albert et al., 2019).

4.2.2.3 Les limitations 'post-dispersion' probables

Dans ce cas figure, des graines viables sont produites en masse ; elles sont capables de se disperser et d'atteindre des sites théoriquement favorables du point de vue des conditions abiotiques (lumière, précipitations, température) ; les graines ne sont pas prédatées après dispersion. C'est la perturbation de la germination *via* des 'nouvelles armes' ('*novel weapons*', Pinzone et al., 2018) et/ou la présence de pathogènes introduits qui pourrai(en)t fortement limiter la régénération (Dominguez-Begines et al., 2020).

La perturbation de la germination pourrait être induite directement par l'allélopathie ou par la

rupture de symbiose mycorhizienne (Pinzone et al., 2018). Les plantes invasives produisant une forte compétition chimique ne manquent pas dans notre dispositif expérimental, que ce soit chez les angiospermes (Kalisz et al., 2021) ou chez les fougères (Kato-Noguchi et al., 2012). Il est possible que de multiples composés allélopathiques persistent durablement dans le sol après l'arrache initial ou impactent durablement la germination des espèces indigènes via l'effondrement ou la transformation du microbiote édaphique (Grove et al., 2012).

Les micro-organismes introduits pourraient constituer de longue date la partie immergée de l'iceberg des invasions biologiques à La Réunion. Des travaux récents montrent clairement que les espèces pionnières à petites graines sont les plus sensibles aux maladies présentes dans les sols en milieu continental (Dominguez-Begines et al., 2020) ; étant donné la dysharmonie des systèmes insulaires, il est possible que ce patron y soit exacerbé, mais aucune étude n'existe sur ce sujet à notre connaissance. Curieusement, c'est un arbre emblématique à moyennes graines, *Sideroxylon b.*, qui pourrait aussi constituer un excellent modèle d'études parmi les plantes semées. Cette sapotacée présente des taux de levée très faibles avec en prime une forte mortalité (Figure 3.6), et nos multiples tests de levée de dormance par le passé n'ont rien changé à ces mauvais résultats. *Sideroxylon b.* pourrait être touchée par une maladie fongique introduite, peut-être une fusariose comme le suggéraient déjà Wyse Jackson et al. (1988) à Maurice sur des espèces sœurs. *Sideroxylon b.* régénère néanmoins beaucoup mieux en forêt de montagne, ce qui suggère qu'il pourrait exister une échappatoire altitudinale⁷.



Figure 4.3. Une des rares plantules d'*Agarista s.* en milieu ouvert au Tremblet sur un stipe de la fougère arborescente *Lomariocycas tabularis*. Photo : S. Albert

Enfin, les rares levées d'espèces pionnières sur des fougères arborescentes dans le dispositif expérimental (Figure 4.3) pourraient constituer un exemple de niche refuge de régénération. Parmi ces espèces, *Agarista s.*, avec sa production pléthorique de graines et sa symbiose mycorhizienne éricoïde, serait un excellent modèle d'études pour tester et démêler les hypothèses présentées dans cette section.

4.3 Mieux comprendre la niche de régénération des espèces indigènes grâce au plan factoriel croisé

Notre dispositif expérimental croisant les variables 'ouverture du milieu', 'gestion des plantes invasives' et 'site' offre potentiellement des conditions abiotiques adéquates pour la plupart des plantes indigènes de la forêt tropicale humide. Par exemple, l'arrachage-contrôle maintient des conditions de lumière théoriquement adéquates pour des plantes héliophiles à croissance lente en milieux 'ouvert' et 'intermédiaire' où la compétition avec les plantes invasives peut être très forte (Figure 3.10) ; les sites de Béloni et du Tremblet permettent de soumettre les espèces à des précipitations variables sous des niveaux de lumière comparables.

⁷ Ce qui constituerait chez les plantes un cas comparable aux oiseaux endémiques d'Hawaii (*Drepanidinae*) qui échappent au paludisme aviaire en altitude.

En s'appuyant sur la connaissance préalable des 'groupes de succession' au niveau spécifique (CBN-CPIE de Mascarin, 2017; Sarrailh et al., 2007) à semis + 15 mois, les espèces peuvent ainsi (1) se comporter comme attendu, (2) lever et croître où les conditions sont sensées être défavorables, (3) ne pas lever malgré des conditions de lumière sensées être favorables. Nos résultats montrent qu'il faut rester prudent vis-à-vis des groupes de succession assignés dans la littérature locale.

4.3.1 Espèces se comportant comme attendu

La plupart des espèces se comportent comme attendu. Voici les principaux exemples avec au moins cinq mesures de croissance (cf Annexe 4) :

- Pour les espèces plutôt 'pionnières', *Dodonaea v.*, *Hubertia a.*, *Ficus mauritiana* (spontanées) et *Scaevola t.* (semée essentiellement) n'existent pas en sous-bois ; *Terminalia b.* et *Poupartia b.* (semées) montrent de meilleures performances en milieu ouvert (même si la hauteur maximale ne le retranscrit qu'imparfaitement pour *Poupartia*) ; *Hibiscus aff. boryanus* et *Dictyosperma a.* (semées) croissent beaucoup mieux en milieu ouvert et intermédiaire qu'en sous-bois.
- Pour les espèces 'dryades', *Labourdonnaisia c.*, *Hyophorbe i.*, *Hernandia m.* et *Noronhia b.*⁸(semées) et *Acanthophoenix c.* (essentiellement spontanée) ne croissent bien qu'avec un couvert suffisant ; *Pandanus p.* (semée) semble également plutôt dryade même si cette espèce semble mieux tolérer l'ouverture du milieu (à confirmer).
- Pour les espèces 'forestières', *Casearia c.*, *Chassalia c.*, *Erythroxylum l.*, *Gaertnera v.* et *Memecylon c.* (spontanées) ne survivent pas en milieu ouvert.

Parmi les espèces non-assignées au préalable, nos résultats suggèrent que *Strongylodon l.* est dryade.

4.3.2 Espèces croissant sous des conditions de lumière sensées être défavorables

Certaines espèces semées sont capables de croître dans des conditions de lumière inattendue au regard des groupes de succession prédéfinis. Cela concerne surtout des plantes avec une forte barrière à la dispersion, ce qui a probablement biaisé par le passé les conclusions d'études observationnelles :

- Le cas le plus spectaculaire est probablement celui des deux espèces endémiques considérées 'dryade' et 'forestière', *Syzygium cymosum* et *Syzygium borbonicum* (semées), dont la croissance est maximale en milieu ouvert mais seulement où la compétition avec les plantes invasives est maintenue à son plus bas niveau (Annexe 4 ; Figure 3.9). Pourtant, ces deux *Syzygium* présentent des performances presque comparables en sous-bois, ce qui suggère une grande variabilité intraspécifique, probablement encore plus importante que celle documentée pour la surface foliaire spécifique (*Specific Leaf Area*) de diverses espèces semi-xérophiles à La Réunion (cf figure 4.2 dans Cuénin, 2020). Parmi les espèces considérées *a priori* 'dryades', *Mimusops b.*, *Ochrosia b.* voire *Diospyros b.* (semées) montrent également des performances proches selon les différents niveaux d'ouverture du milieu.
- De même, parmi les espèces semées et spontanées, *Polyscias repanda* et *Antirhea b.* ne sont pas 'nomades forestières' car elles croissent plus vite en milieu ouvert et intermédiaire qu'en sous-bois ; *Doratoxylon a.* n'est pas non plus 'forestière' car elle croît

8 Considérée 'dryade' ici versus 'forestière' dans Sarrailh et al. (2007)

aussi vite en milieu ouvert (sous arrachage-contrôle) qu'en sous-bois ; pas plus que *Molinaea a.* n'est 'nomade pionnière' car elle croît plus vite en sous-bois qu'en milieu ouvert.

- Parmi les espèces spontanées, *Geniostoma b.* est plus pionnière qu'elle n'est 'hémisciaphile', étant donné qu'elle est capable de croître en milieu ouvert (sous arrachage-contrôle) et qu'elle ne présente aucune plantule dans le sous-bois où elle est pourtant bien dispersée (Albert, 2020).

4.3.3 Espèces ne croissant pas malgré des conditions de lumière sensées être favorables

Parmi les nombreuses espèces qui ne lèvent pas (ou très peu) malgré des conditions de lumière favorables :

- les espèces pionnières ont déjà été considérées (cf 4.2.2) et concernent principalement les plantes anémochores à petites graines (e.g. *Agarista s.*, *Nuxia v.*, *Homalium p.*, *Weinmannia t.*) et quelques espèces semées comme *Sideroxylon borbonicum*. Leur absence (ou rareté) dans l'intégralité du dispositif expérimental permet d'écarter ce facteur abiotique parmi les facteurs limitant véritablement leur régénération à Béloni et au Tremblet ; cela vient ainsi invalider les explications traditionnellement fournies jusqu'à présent à La Réunion (Albert et al., 2021b; Cadet, 1977; Spadola, 2021; Strasberg, 1996).
- les espèces à petites graines considérées 'forestières', *Bertiera b.* et *Begonia s.* (semées), ne montrent pas davantage de succès dans le sous-bois où elles sont attendues ; il est même troublant de constater que l'unique plantule de *Bertiera b.* est rencontrée en plein soleil au Tremblet. *Psiloxylon m.* (spontanée essentiellement) est considérée 'dryade' mais ne lève quasiment pas dans le sous-bois tandis qu'elle ne croît (très lentement) qu'en milieu intermédiaire à proximité de semenciers au Tremblet.
- Enfin, *Ocotea o.* (spontanée) est considérée 'indifférente' mais elle n'est pas capable de survivre et croître à Béloni en milieu ouvert où les conditions sont particulièrement difficiles. Les semenciers sont rares au Tremblet et les plantules absentes, on ne peut donc s'appuyer sur ce dernier site pour mieux comprendre la stratégie écologique de cette espèce emblématique. Cette dernière est ainsi un parfait exemple d'espèce candidate pour de prochains semis.

4.4 La continuité de cette expérimentation

4.4.1 Ce qui est prévu a minima

Le protocole de gestion des plantes invasives implique de contrôler la repousse des plantes envahissantes dans un tiers du dispositif expérimental au moins une fois par an. Ce traitement annuel, mené en 2022 et en 2023, devra être poursuivi dans les prochaines années.

Trois suivis ont été menés en quinze mois depuis les semis directs, mais la fréquence et les modalités des suivis pour la suite restent à définir et dépendront des moyens humains mobilisables. Idéalement, un suivi annuel pourrait être réalisé dans les trois prochaines années ; la fréquence pourrait ensuite diminuer, l'enjeu étant de pouvoir suivre les plantules sur le long terme, ce qui arrive malheureusement trop peu souvent (Lázaro-González et al., 2023). Quoi qu'il en soit, il sera crucial de pouvoir contraster sur le long terme 'survie' et 'croissance', car les plantules peuvent survivre relativement longtemps « en végétant » sans avoir de réel avenir (Gallagher,

2013).

4.4.2 De nouveaux semis directs ?

Le dispositif existant pourrait donner lieu à un renouvellement des semis directs. La liste des 85 espèces ligneuses indigènes initialement définie offre en effet de multiples espèces candidates (Annexe 1). Pourraient être semées (i) de nouvelles espèces qui n'ont pu être récoltées et semées fin 2021 (quelques exemples emblématiques : en 'GG' *Calophyllum t.* au haut potentiel récemment illustré [Albert, 2020], *Drypetes c.* ; en 'MG' *Ocotea o.*, *Tambourissa e.*, *Xylopiya r.* ; 'en PG' *Phyllanthus c.*, *Dombeya aff. ciliata*), (ii) des espèces déjà semées notamment en cas de nouvelles hypothèses testées (cf 4.4.3).

Plutôt que de chercher à maximiser le nombre d'espèces à semer, de futurs semis pourraient se concentrer sur quelques espèces dont on estimerait la viabilité des graines, avec des tests de germination idéalement, étant donné le manque de reproductibilité des tests au tétrazolium (Megens, 2022). De même, réaliser les semis juste après la récolte des diaspores permettrait d'éviter tout stockage en chambre froide et limiterait ainsi les artefacts expérimentaux.

4.4.3 Tester de nouvelles hypothèses ?

C'est probablement du côté du sol que les perspectives sont les plus intéressantes, notamment pour comprendre l'absence de régénération de nombreuses plantes indigènes essentiellement à petites graines (cf 4.2.2.3). Refaire les analyses de sol dans quelques années permettrait de tester si notre protocole de restauration peut mener à une amélioration du fonctionnement du sol, en particulier pour la modalité 'arrachage contrôle' en milieu 'ouvert' ; une baisse des rapports C/N et C/P montrerait par exemple une meilleure minéralisation potentiellement due à une baisse de la concentration en composés allélopathiques (Grove et al., 2012). Dans ce cas de figure et en l'absence d'autres limitations majeures, on pourrait s'attendre à voir lever de multiples plantules d'espèces héliophiles indigènes (et exotiques qu'il faudrait continuer à contrôler dans la modalité consacrée). Parallèlement, des analyses moléculaires associées à des cultures bactériennes pourraient permettre de mieux comprendre le rôle des micro-organismes du sol dans les invasions de plantes (Dawson et Schrama, 2016). Un nouveau traitement pourrait également être déployé dans le dispositif expérimental, par exemple pour tester l'implication de champignons pathogènes comme l'ont remarquablement fait Dominguez-Begines et al. (2020). À terme, démêler ces limitations du recrutement pourrait permettre de restaurer la régénération de nombreuses espèces indigènes comme nous avons réussi à le faire pour les plantes ayant une forte limitation de la dispersion.

4.5 Vers des actions de restauration de plus grande envergure à La Réunion ?

Dans cette dernière section, nous examinons les pistes les plus prometteuses ouvertes par le projet ECOFORRUN pour le déploiement de protocoles de restauration à plus vaste échelle.

4.5.1 Les enseignements pour les chantiers de lutte : s'appuyer délibérément sur des plantes exotiques dans de futures actions ?

Depuis plus de 20 ans, de multiples chantiers de lutte sont menés par divers acteurs dans l'ensemble des habitats indigènes (projets LIFE +, Aires de Contrôle Intensif de l'ONF, Espaces Naturels Sensibles, etc.) et s'accompagnent généralement de plantations lourdes et coûteuses à mettre en œuvre. Nos résultats montrent pourtant que les semis directs constituent une alternative pertinente en forêt tropicale humide.

Dans les conditions optimales de régénération, planter certaines espèces est une perte de temps au regard de leur capacité à lever et croître après semis (cf Lázaro-González et al., 2023) ; ces espèces peuvent être communes comme *Calophyllum t.* (Albert et al., 2019) ou *Dodonaea v.*⁹ (Pedrero-López et al., 2016) mais aussi être rares comme *Hernandia m.*, *Hyophorbe i.* ou *Hibiscus aff. boryanus*. Pour la plupart des espèces étudiées, les préconisations sont plus complexes en raison des croissances lentes et dépendent surtout du contexte environnemental. En sous-bois, semer des espèces à grosses graines pourrait s'imposer la plupart du temps (cf 4.5.2), il faut inscrire ces actions dans le temps long et comprendre que des plantules 'végétant' pendant des années peuvent considérablement accélérer leur croissance à la moindre ouverture de la canopée.

Quand la canopée est davantage ouverte, la sévérité de la compétition avec les plantes invasives n'est pas évidente à anticiper, ce qui impose un suivi pour adapter le niveau de gestion et limite par la force des choses les surfaces à traiter. Contrôler la repousse des invasives est classiquement employé, mais nos résultats montrent qu'il n'est pas toujours nécessaire en particulier après un arrachage initial (Rehm et al., 2023) ; dans ce contexte, *Dodonaea v.* et surtout certaines plantes exotiques (non invasives ?) comme *Trema o.* ou *Tristemma m.* peuvent former un couvert peu dense facilitateur pour les plantules indigènes. Cela montre que certaines plantes exotiques devraient être considérées comme des alliées (Cordell et al., 2016), tout comme nous considérons certaines plantes indigènes comme invasives aux sites d'études (e.g. la fougère *Dicranopteris l.*). Comme souligné par Cordell et al. (2016), peut-être devrions-nous acter un changement de philosophie ('join them' !) et consacrer de prochains travaux à identifier les plantes exotiques qui pourraient nous aider à 'indigéniser' plus efficacement les écosystèmes envahis plutôt que de chercher à les 'restaurer' (au sens premier du terme). Ce qui ouvre de belles perspectives de recherche, avec par exemple des semis directs sous les canopées peu denses de *Casuarina equisetifolia* qui couvrent de vastes surfaces au Grand Brûlé (Figure 4.4) ; une telle expérimentation pourrait réserver de belles surprises et minimiser les implications des travaux de Potgieter et al. (2014).



Figure 4.4. Vue d'un sous-bois sous *Casuarina equisetifolia* (tronc à gauche) dans un kipuka au Nord du Grand Brûlé. La quasi-totalité des jeunes tiges appartient à *Antirhea borbonica* ; cet arbre indigène qui est encore bien dispersé par les frugivores relictuels, est capable de s'installer massivement sous la canopée de cette espèce envahissante. Photo : S. Albert.

9 Espèce non semée, mais dont la levée spontanée massive illustre son potentiel documenté ailleurs en restauration.

4.5.2 Des semis directs d'ores et déjà envisageables à vaste échelle

Déjà proposés auparavant dans la discussion générale d'Albert (2020), il s'agit ici de compléter la section intitulée '*Semer à large échelle et ré-ensauvager pour soutenir la dynamique forestière*'. Des semis à vaste échelle pourraient être rapidement déployés dans les sous-bois peu envahis sous canopée indigène relativement fermée. Dans ce contexte, les semis directs fonctionnent en effet très bien à Béloni et au Tremblet pour de multiples espèces. Nous discutons ci-dessous le déploiement de ces semis à large échelle spatiale qui pourrait (i) rétablir le recrutement d'espèces rares dans les corridors forestiers existants et (ii) ré-installer des populations d'espèces considérées communes à l'échelle de l'île mais localement éteintes.

Les ligneux rares ont tendance à produire peu de fruits dans l'absolu, étant donné que le nombre de semenciers est limité et/ou qu'il existe des limitations de la fécondité. Dans ces conditions, il ne semble pas possible de déployer des semis massifs (*i.e.* à vaste échelle avec une densité de semis s'approchant de la pluie de graines passée), et ce d'autant plus que les collectes peuvent interférer avec d'autres projets de restauration. Semer les espèces rares semble donc plus pertinent dans les corridors forestiers les mieux gérés où les enjeux sont énormes en raison de la perte de diversité de la régénération (Albert et al., 2021b). L'ancienne réserve naturelle de Mare Longue (68 hectares) qui comprend les placettes permanentes de l'Université pourrait par exemple accueillir des semis directs 'extensifs' : régulièrement, diverses espèces seraient récoltées et les graines dispersées sur une surface définie. C'est donc la disponibilité en diaspores qui conditionnerait la densité de semis pour les ligneux indigènes rares.

Les vastes surfaces protégées du Grand Brûlé où la diversité des ligneux indigènes s'est effondrée (Albert et al., 2020b) offrent d'intéressantes perspectives pour semer des espèces communes produisant de grandes quantités de fruits comme *Calophyllum t.*, *Mimusops b.*, *Labourdonnaisia c.* ou *Syzygium cymosum*. Semer ces arbres à grosses graines au Grand Brûlé est une nécessité si l'on souhaite rétablir leur dynamique forestière étant donné qu'ils ont quasiment disparu du Grand Brûlé et qu'ils sont très mal dispersés sur de longues distances par les grands vertébrés frugivores indigènes qui pourraient faire leur retour prochainement (*e.g.* la roussette noire et la perruche des Mascareignes). Un tel projet devrait commencer par cartographier les zones cibles à une échelle relativement fine en raison du haut niveau de fragmentation des habitats (maille de 100 x 100 m) ; la mosaïque de zones cibles qui en découlerait probablement serait un atout face à l'activité intense du Piton de la Fournaise qui détruit la végétation existante de manière quasi-aléatoire. Nous ne revenons pas ici sur le protocole détaillé pour les semis, mais rappelons les ordres de grandeur qu'impliquerait leur déploiement sur 50 hectares : avec une densité de semis de 0,5 graine/m² (*i.e.* légèrement inférieure à celle de notre expérimentation pour les plus grosses graines), il faudrait environ 1,5 tonne de graines pour *Calophyllum t.* ; ce qui nécessiterait un effort conséquent de collecte et de dépulpage ! Étant donné la difficulté de procéder au sol avec des claies de portage comme notre expérimentation l'a illustré encore une fois, des semis directs dans des zones reculées ne peuvent être envisagés que par hélicoptère (Novikov et Ersson, 2019; Shaw et al., 2020) ou par drone¹⁰ (Marzuki et al., 2021) depuis une aire d'acheminement des graines par la route (*e.g.* au niveau de la Vierge au Parasol sur la RN2). Gageons que de telles initiatives verront le jour et ne laisseront pas la plus grande aire protégée de basse altitude des Mascareignes perdre définitivement ses arbres les plus emblématiques.

10 Littérature très peu fournie, mais qui devrait s'étoffer rapidement car cette méthode est en plein essor.

5 Bibliographie

- Albert, S., 2020. Rupture des interactions mutualistes plantes à fruits charnus-vertébrés frugivores, et conséquences sur la régénération des forêts tropicales dans les Mascareignes (Doctoral dissertation). Université de La Réunion.
- Albert, S., Flores, O., Ah-Peng, C., Strasberg, D., 2021a. Forests without frugivores and frugivores without forests – an investigation into the causes of a paradox in one of the last archipelagos colonized by humans. *Front. Ecol. Evol.* 9. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.688768>
- Albert, S., Flores, O., Baider, C., Florens, F.B.V., Strasberg, D., 2021b. Differing severity of frugivore loss contrasts the fate of native forests on the land of the Dodo (Mascarene archipelago). *Biol. Conserv.* 257, 109131. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109131>
- Albert, S., Flores, O., Franc, C., Strasberg, D., 2019. Depauperate seed rain but effective recruitment after reinstated dispersal evidence strong impacts of frugivore extinctions on native forest regeneration after natural disturbance. Presented at the Island Biology, Third International Conference on Island Ecology, Evolution and Conservation. Saint-Denis, La Réunion.
- Albert, S., Flores, O., Michon, L., Strasberg, D., 2020a. Dating young (<1000 yr) lava flow eruptions of Piton de la Fournaise volcano from size distribution of long-lived pioneer trees. *J. Volcanol. Geotherm. Res.* 401, 106974. <https://doi.org/10.1016/j.jvolgeores.2020.106974>
- Albert, S., Flores, O., Rouget, M., Wilding, N., Strasberg, D., 2018. Why are woody plants fleshy-fruited at low elevations? Evidence from a high-elevation oceanic island. *J. Veg. Sci.* 29, 847–858. <https://doi.org/10.1111/jvs.12676>
- Albert, S., Flores, O., Stahl, M., Guilhabert, F., Strasberg, D., 2022. Tree recruitment after native frugivore extinction? A field experiment to test the impact of fruit flesh persistence in a tropical oceanic island. *J. Trop. Ecol.* 38, 370–376. <https://doi.org/10.1017/S026646742200027X>
- Albert, S., Flores, O., Strasberg, D., 2020b. Collapse of dispersal trait diversity across a long-term chronosequence reveals a strong negative impact of frugivore extinctions on forest resilience. *J. Ecol.* 108, 1386–1397. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13359>
- Auchoybur, G., Florens, F.B.V., 2005. Threats to the maintenance of *Canarium paniculatum* (Burseraceae) a Mauritian endemic canopy tree, in: *Frontiers in Tropical Biology and Conservation. The Annual Meeting of the Association of Tropical Biology and Conservation, 24-28th July 2005, University of Uberlândia, Brazil.* p. 164.
- Baider, C., Florens, F.B.V., 2011. Control of invasive alien weeds averts imminent plant extinction. *Biol. Invasions* 13, 2641–2646. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9980-3>
- Baret, S., Cournac, L., Thébaud, C., Edwards, P., Strasberg, D., 2008. Effects of canopy gap size on recruitment and invasion of the non-indigenous *Rubus alceifolius* in lowland tropical rain forest on Réunion. *J. Trop. Ecol.* 24, 337–345. <https://doi.org/10.1017/S0266467408004987>
- Baret, S., Rouget, M., Richardson, D.M., Lavergne, C., Egoh, B., Dupont, J., Strasberg, D., 2006. Current distribution and potential extent of the most invasive alien plant species on La Reunion (Indian Ocean, Mascarene islands). *Austral Ecol.* 31, 747–758. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2006.01636.x>
- Bissessur, P., Bunsy, Y., Baider, C., Florens, F.B.V., 2019. Non-intrusive systematic study reveals mutualistic interactions between threatened island endemic species and points to more impactful conservation. *J. Nat. Conserv.* 49, 108–117. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2019.04.002>
- Cadet, T., 1977. La végétation de l'île de la Réunion: étude phytoécologique et phytosociologique (Doctoral dissertation). Université d'Aix-Marseille.
- Camargo, P.H.S.A., Carlo, T.A., Brancalion, P.H.S., Pizo, M.A., 2021. Frugivore diversity increases evenness in the seed rain on deforested tropical landscapes. *Oikos oik.*08028.

<https://doi.org/10.1111/oik.08028>

- Caves, E.M., Jennings, S.B., HilleRisLambers, J., Tewksbury, J.J., Rogers, H.S., 2013. Natural experiment demonstrates that bird loss leads to cessation of dispersal of native seeds from intact to degraded forests. *PLoS ONE* 8, e65618. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065618>
- CBN-CPIE de Mascarin, 2017. Fiches Démarche Aménagement Urbain et Plantes Indigènes : plateforme WEB DAUPI - Version 2.0 (mise à jour mars 2017). Maître d'ouvrage : DEAL-Réunion, Région Réunion & Europe FEDER. Conservatoire Botanique National et CPIE de Mascarin, Saint-Leu (Réunion) [WWW Document]. URL <http://daupi.cbnm.org/> (accessed 5.16.23).
- Cheke, A.S., Hume, J.P., 2008. Lost land of the dodo: an ecological history of Mauritius, Réunion & Rodrigues. Yale University Press, New Haven.
- Cohen, A.L., Singhakumara, B.M.P., Ashton, P.M.S., 1995. Releasing Rain Forest Succession: A Case Study in the *Dicranopteris linearis* Fernlands of Sri Lanka. *Restor. Ecol.* 3, 261–270.
- Cordell, S., Ostertag, R., Michaud, J., Warman, L., 2016. Quandaries of a decade-long restoration experiment trying to reduce invasive species: beat them, join them, give up, or start over? *Restor. Ecol.* 24, 139–144. <https://doi.org/10.1111/rec.12321>
- Cuénin, N., 2020. Dynamique de la restauration écologique de la forêt semi-xérophile de La Réunion (Doctoral dissertation). Université de La Réunion.
- Cuénin, N., Flores, O., Rivière, E., Lebreton, G., Reynaud, B., Martos, F., 2019. Great Genetic Diversity but High Selfing Rates and Short-Distance Gene Flow Characterize Populations of a Tree (*Foetidia*; Lecythidaceae) in the Fragmented Tropical Dry Forest of the Mascarene Islands. *J. Hered.* 110, 287–299. <https://doi.org/10.1093/jhered/esy069>
- Dawson, W., Schrama, M., 2016. Identifying the role of soil microbes in plant invasions. *J. Ecol.* 104, 1211–1218. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12619>
- Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J., Collen, B., 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345, 401–406.
- Dominguez-Begines, J., Avila, J.M., Garcia, L.V., Gomez-Aparicio, L., 2020. Soil-borne pathogens as determinants of regeneration patterns at community. *New Phytol.* 227, 588–600.
- Doust, S.J., Erskine, P.D., Lamb, D., 2008. Restoring rainforest species by direct seeding: Tree seedling establishment and growth performance on degraded land in the wet tropics of Australia. *For. Ecol. Manag.* 256, 1178–1188. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.06.019>
- Dupont, J., Girard, J.-C., Guinet, M., 1989. Flore en détresse : le livre rouge des plantes indigènes menacées à La Réunion. Société réunionnaise d'étude et de protection de l'environnement.
- Duron, Q., Shiels, A.B., Vidal, E., 2017. Control of invasive rats on islands and priorities for future action. *Conserv. Biol.* 31, 761–771. <https://doi.org/10.1111/cobi.12885>
- Effiom, E.O., Nunez-Iturri, G., Smith, H.G., Ottosson, U., Olsson, O., 2013. Bushmeat hunting changes regeneration of African rainforests. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280, 20130246–20130246. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0246>
- Ellsworth, L.M., Litton, C.M., Leary, J.J.K., 2015. Restoration impacts on fuels and fire potential in a dryland tropical ecosystem dominated by the invasive grass *Megathyrsus maximus*. *Restor. Ecol.* 23, 955–963. <https://doi.org/10.1111/rec.12263>
- Essl, F., Dawson, W., Kreft, H., Pergl, J., Pyšek, P., Van Kleunen, M., Weigelt, P., Mang, T., Dullinger, S., Lenzner, B., Moser, D., Maurel, N., Seebens, H., Stein, A., Weber, E., Chatelain, C., Inderjit, Genovesi, P., Kartesz, J., Morozova, O., Nishino, M., Nowak, P.M., Pagad, S., Shu, W.-S., Winter, M., 2019. Drivers of the relative richness of naturalized and invasive plant species on Earth. *AoB PLANTS* 11, plz051. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plz051>
- Falcón, W., Hansen, D.M., 2018. Island rewilding with giant tortoises in an era of climate change. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 373, 20170442. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0442>

- Federman, S., Dornburg, A., Daly, D.C., Downie, A., Perry, G.H., Yoder, A.D., Sargis, E.J., Richard, A.F., Donoghue, M.J., Baden, A.L., 2016. Implications of lemuriform extinctions for the Malagasy flora. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 5041–5046.
- Fenouillas, P., Ah-Peng, C., Amy, E., Bracco, I., Calichiana, L., Cazal, E., Gosset, M., Ingrassia, F., Lavergne, C., Lequette, B., Notter, J.-C., Pausé, J.-M., Payet, G., Payet, N., Picot, F., Prolhac, E., Strasberg, D., Thomas, H., Triolo, J., Turquet, V., Rouget, M., 2023. A research-action process to implement priority areas for alien plant clearing on Reunion Island. *Biol. Invasions* 25, 1165–1179. <https://doi.org/10.1007/s10530-022-02971-8>
- Fenouillas, P., Ah-Peng, C., Amy, E., Bracco, I., Dafreville, S., Gosset, M., Ingrassia, F., Lavergne, C., Lequette, B., Notter, J., Pausé, J., Payet, G., Payet, N., Picot, F., Pougavanon, N., Strasberg, D., Thomas, H., Triolo, J., Turquet, V., Rouget, M., 2021. Quantifying invasion degree by alien plant species in Reunion Island. *Austral Ecol.* aec.13048. <https://doi.org/10.1111/aec.13048>
- Fernández-Palacios, J.M., Kreft, H., Irl, S.D.H., Norder, S., Ah-Peng, C., Borges, P.A.V., Burns, K.C., de Nascimento, L., Meyer, J.-Y., Montes, E., Drake, D.R., 2021. Scientists' Warning - The Outstanding Biodiversity of Islands is in Peril. *Glob. Ecol. Conserv.* e01847. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01847>
- Florens, V.F.B., 2013. Conservation in Mauritius and Rodrigues: challenges and achievements from two ecologically devastated oceanic islands, in: Sodhi, N., Gibson, L., Raven, P.H. (Eds.), *Conservation Biology: Voices from the Tropics*. John Wiley & Sons, Ltd., pp. 40–50.
- Florens, V.F.B., Baider, C., Martin, G.M.N., Strasberg, D., 2012. Surviving 370 years of human impact: what remains of tree diversity and structure of the lowland wet forests of oceanic island Mauritius? *Biodivers. Conserv.* 21, 2139–2167. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0304-4>
- Forget, P.-M., Lambert, J.E., Hulme, P.E., Vander Wall, S.B., 2005. Seed fate: predation, dispersal, and seedling establishment. CABI Pub, Wallingford, Oxfordshire, UK ; Cambridge, MA.
- Gallagher, R.S. (Ed.), 2013. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 3rd ed. ed. CABI, Boston, MA.
- Garcia-Orth, X., Martínez-Ramos, M., 2008. Seed Dynamics of Early and Late Successional Tree Species in Tropical Abandoned Pastures: Seed Burial as a Way of Evading Predation. *Restor. Ecol.* 16, 435–443. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00320.x>
- Grove, S., Haubensak, K.A., Parker, I.M., 2012. Direct and indirect effects of allelopathy in the soil legacy of an exotic plant invasion. *Plant Ecol.* 213, 1869–1882. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0079-4>
- Guimarães, P.R., Galetti, M., Jordano, P., 2008. Seed dispersal anachronisms: rethinking the fruits extinct megafauna ate. *PLoS ONE* 3, e1745. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001745>
- Hansen, D.M., Galetti, M., 2009. The forgotten megafauna. *Science* 324, 42–43. <https://doi.org/10.1126/science.1172393>
- Hansen, D.M., Kaiser, C.N., Müller, C.B., 2008. Seed dispersal and establishment of endangered plants on oceanic islands: The Janzen-Connell model, and the use of ecological analogues. *PLoS ONE* 3, e2111. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002111>
- Harrison, R.D., Tan, S., Plotkin, J.B., Slik, F., Detto, M., Brenes, T., Itoh, A., Davies, S.J., 2013. Consequences of defaunation for a tropical tree community. *Ecol. Lett.* 16, 687–694. <https://doi.org/10.1111/ele.12102>
- Heinen, J.H., Florens, F.B.V., Baider, C., Hume, J.P., Kissling, W.D., Whittaker, R.J., Rahbek, C., Borregaard, M.K., 2023. Novel plant–frugivore network on Mauritius is unlikely to compensate for the extinction of seed dispersers. *Nat. Commun.* 14, 1019. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-36669-9>
- Heinen, J.H., van Loon, E.E., Hansen, D.M., Kissling, W.D., 2017. Extinction-driven changes in frugivore communities on oceanic islands. *Ecography* 41, 1245–1255.

- <https://doi.org/10.1111/ecog.03462>
- Hess, M.C.M., Mesléard, F., Buisson, E., 2019. Priority effects: Emerging principles for invasive plant species management. *Ecol. Eng.* 127, 48–57.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.11.011>
- Heymans, L., Thomas, M., 2022. Estimation des densités de populations et du comportement des rats face aux graines de plantes endémiques dans une relique de forêt primaire de la Réunion (Master thesis). Université de La Réunion.
- IPBES, 2019. Global assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Bonn, Germany.
- Jin, Y., Qian, H., 2019. V.PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Ecography* 42, 1353–1359. <https://doi.org/10.1111/ecog.04434>
- Kalish, S., Kivlin, S.N., Bialic-Murphy, L., 2021. Allelopathy is pervasive in invasive plants. *Biol. Invasions* 23, 367–371. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02383-6>
- Kato-Noguchi, H., Saito, Y., Suenaga, K., 2012. Involvement of allelopathy in the establishment of pure colony of *Dicranopteris linearis*. *Plant Ecol.* 213, 1937–1944.
<https://doi.org/10.1007/s11258-012-0096-3>
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P., Webb, C.O., 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26, 1463–1464. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166>
- Kuaraksa, C., Elliott, S., 2013. The Use of Asian *Ficus* Species for Restoring Tropical Forest Ecosystems. *Restor. Ecol.* 21, 86–95. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2011.00853.x>
- Lázaro-González, A., Andivia, E., Hampe, A., Hasegawa, S., Marzano, R., Santos, A.M.C., Castro, J., Leverkus, A.B., 2023. Revegetation through seeding or planting: A worldwide systematic map. *J. Environ. Manage.* 337, 117713. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2023.117713>
- Leishman, M.R., Wright, I.J., Moles, A.T., Westoby, M., 2000. The evolutionary ecology of seed size, in: Fenner, M. (Ed.), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CABI, pp. 31–57.
- Levi, T., Peres, C.A., 2013. Dispersal vacuum in the seedling recruitment of a primate-dispersed Amazonian tree. *Biol. Conserv.* 163, 99–106. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.03.016>
- Macdonald, I.A.W., Thébaud, C., Strahm, W.A., Strasberg, D., 1991. Effects of alien plant invasions on native vegetation remnants on La Réunion (Mascarene Islands, Indian Ocean). *Environ. Conserv.* 18, 51–61.
- Mandon-Dalger, I., Clergeau, P., Tassin, J., Rivière, J.-N., Gatti, S., 2004. Relationships between alien plants and an alien bird species on Reunion Island. *J. Trop. Ecol.* 20, 635–642. <https://doi.org/10.1017/S0266467404001774>
- Mariano, V., Christianini, A.V., 2021. Effects of anthropogenic disturbance on seed germination under field conditions: A meta-analysis. *Acta Oecologica* 113, 103791.
<https://doi.org/10.1016/j.actao.2021.103791>
- Marzuki, O.F., Teo, E.Y.L., Rafie, A.S.M., 2021. The mechanism of drone seeding technology: a review. *Malays For.* 84, 349–358.
- Megens, M., 2022. Investigating seed recalcitrancy of *Ficus densifolia* native to La Réunion for tropical rainforest restoration efforts (Bachelor thesis).
- Meli, P., Isernhagen, I., Brancalion, P.H.S., Isernhagen, E.C.C., Behling, M., Rodrigues, R.R., 2018. Optimizing seeding density of fast-growing native trees for restoring the Brazilian Atlantic Forest. *Restor. Ecol.* 26, 212–219. <https://doi.org/10.1111/rec.12567>
- Meunier, J.D., Kirman, S., Strasberg, D., Nicolini, E., Delcher, E., Keller, C., 2010. The output and bio-cycling of Si in a tropical rain forest developed on young basalt flows (La Reunion Island). *Geoderma* 159, 431–439. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.09.010>
- Mittermeier, R.A., Hoffman, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C.G., Lamoreux, J.L., Da Fonseca, G.A.B., Seligmann, P.A., Ford, H., 2004. Hotspots revisited. *Earth's biologically*

- richest and most endangered terrestrial ecoregions. Cemex, Mexico city.
- Moser, D., Lenzner, B., Weigelt, P., Dawson, W., Kreft, H., Pergl, J., Pyšek, P., van Kleunen, M., Winter, M., Capinha, C., Cassey, P., Dullinger, S., Economo, E.P., García-Díaz, P., Guénard, B., Hofhansl, F., Mang, T., Seebens, H., Essl, F., 2018. Remoteness promotes biological invasions on islands worldwide. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 115, 9270–9275. <https://doi.org/10.1073/pnas.1804179115>
- Novikov, A.I., Ersson, B.T., 2019. Aerial seeding of forests in Russia: A selected literature analysis. *IOP Conf. Ser. Earth Environ. Sci.* 226, 012051. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/226/1/012051>
- Oleksy, R.Z., Ayady, C.L., Tatayah, V., Jones, C., Howey, P.W., Froidevaux, J.S.P., Racey, P.A., Jones, G., 2019. The movement ecology of the Mauritian flying fox (*Pteropus niger*): a long-term study using solar-powered GSM/GPS tags. *Mov. Ecol.* 7, 1–12. <https://doi.org/10.1186/s40462-019-0156-6>
- Passaretti, R.A., Pilon, N.A.L., Durigan, G., 2020. Weed control, large seeds and deep roots: Drivers of success in direct seeding for savanna restoration. *Appl. Veg. Sci.* 23, 406–416. <https://doi.org/10.1111/avsc.12495>
- Pedrero-López, L.V., Rosete-Rodríguez, A., Sánchez-Coronado, M.E., Mendoza-Hernández, P.E., Orozco-Segovia, A., 2016. Effects of hydropriming treatments on the invigoration of aged *Dodonaea viscosa* seeds and water-holding polymer on the improvement of seedling growth in a lava field. *Restor. Ecol.* 24, 61–70. <https://doi.org/10.1111/rec.12283>
- Pfeil, B.E., Crisp, M.D., 2005. What to do with Hibiscus? A proposed nomenclatural resolution for a large and well known genus of Malvaceae and comments on paraphyly. *Aust. Syst. Bot.* 18, 49. <https://doi.org/10.1071/SB04024>
- Pinzone, P., Potts, D., Pettibone, G., Warren, R., 2018. Do novel weapons that degrade mycorrhizal mutualisms promote species invasion? *Plant Ecol.* 219, 539–548. <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0816-4>
- Potgieter, L.J., Wilson, John.R.U., Strasberg, D., Richardson, D.M., 2014. *Casuarina* invasion alters primary succession on lava flows on La Réunion Island. *Biotropica* 46, 268–275. <https://doi.org/10.1111/btp.12103>
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W.E., 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.* 25, 345–353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>
- Pyšek, P., Hulme, P.E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T.M., Carlton, J.T., Dawson, W., Essl, F., Foxcroft, L.C., Genovesi, P., Jeschke, J.M., Kühn, I., Liebhold, A.M., Mandrak, N.E., Meyerson, L.A., Pauchard, A., Pergl, J., Roy, H.E., Seebens, H., Kleunen, M., Vilà, M., Wingfield, M.J., Richardson, D.M., 2020. Scientists’ warning on invasive alien species. *Biol. Rev.* 95, 1511–1534. <https://doi.org/10.1111/brv.12627>
- Réchou, A., Flores, O., Jumeaux, G., Duflot, V., Bousquet, O., Pouppeville, C., Bonnardot, F., 2019. Spatio-temporal variability of rainfall in a high tropical island: Patterns and large-scale drivers in Réunion Island. *Q. J. R. Meteorol. Soc.* 145, 893–909. <https://doi.org/10.1002/qj.3485>
- Rehm, E.M., D’Antonio, C., Yelenik, S., 2023. Crossing the threshold: Invasive grasses inhibit forest restoration on Hawaiian islands. *Ecol. Appl.* e2841. <https://doi.org/10.1002/eap.2841>
- Rogers, H.S., Cavazos, B.R., Gawel, A.M., Karnish, A., Ray, C.A., Rose, E., Thierry, H., Fricke, E.C., 2021a. Frugivore gut passage increases seed germination: an updated meta-analysis. *Biorxiv Prepr.* <https://doi.org/10.1101/2021.10.12.462022>
- Rogers, H.S., Donoso, I., Traveset, A., Fricke, E.C., 2021b. Cascading Impacts of Seed Disperser Loss on Plant Communities and Ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 52, 641–666. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-012221-111742>
- Roussel, S., Triolo, J., 2016. Bilan des opérations de lutte contre les plantes exotiques envahissantes

- menées par l'Office National des Forêts entre 2004 et 2013. Direction Régionale de l'ONF Réunion, Ile de la Réunion.
- Sarrailh, J.-M., Baret, S., Rivière, J.-N., Le Bourgeois, T., 2007. Arbo-Run V.1 - Arbres et arbustes indigènes des forêts réunionnaises. Cédérom, CIRAD éd., St Denis, La Réunion, France.
- Shaw, N., Barak, R.S., Campbell, R.E., Kirmer, A., Pedrini, S., Dixon, K., Frischie, S., 2020. Seed use in the field: Delivering seeds for restoration success. *Restor. Ecol.* 28, S276–S285. <https://doi.org/10.1111/rec.13210>
- Shiels, A.B., Drake, D.R., 2015. Barriers to seed and seedling survival of once-common Hawaiian palms: the role of invasive rats and ungulates. *AoB Plants* 7, plv057. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv057>
- Shiels, A.B., Drake, D.R., 2011. Are introduced rats (*Rattus rattus*) both seed predators and dispersers in Hawaii? *Biol. Invasions* 13, 883–894. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9876-7>
- Silva, R.R.P., Vieira, D.L.M., 2017. Direct seeding of 16 Brazilian savanna trees: responses to seed burial, mulching and an invasive grass. *Appl. Veg. Sci.* 20, 410–421. <https://doi.org/10.1111/avsc.12305>
- Slocum, M.G., Aide, T.M., Zimmerman, J.K., Navarro, L., 2004. Natural regeneration of subtropical montane forest after clearing fern thickets in the Dominican Republic. *J. Trop. Ecol.* 20, 483–486. <https://doi.org/10.1017/S0266467404001646>
- Spadola, L., 2021. Stratégies écologiques et régénération des espèces ligneuses indigènes : application dans la forêt tropicale humide réunionnaise (Master thesis).
- Strasberg, D., 1996. Diversity, size composition and spatial aggregation among trees on a 1-ha rain forest plot at La Réunion. *Biodivers. Conserv.* 5, 825–840.
- Strasberg, D., 1994. Dynamique des forêts tropicales de l'île de La Réunion: processus d'invasions et de régénération sur les coulées volcaniques (Thèse de doctorat). Université de Montpellier II, France.
- Strasberg, D., Rouget, M., Richardson, D.M., Baret, S., Dupont, J., Cowling, R.M., 2005. An assessment of habitat diversity and transformation on La Réunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a basis for identifying broad-scale conservation priorities. *Biodivers. Conserv.* 14, 3015–3032. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-0258-2>
- Terborgh, J., Alvarez-Loayza, P., Dexter, K., Cornejo, F., Carrasco, C., 2011. Decomposing dispersal limitation: limits on fecundity or seed distribution? *J. Ecol.* 99, 935–944. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01836.x>
- Terborgh, J., Nuñez-Iturri, G., Pitman, N.C.A., Valverde, F.H.C., Alvarez, P., Swamy, V., Pringle, E.G., Paine, C.E.T., 2008. Tree recruitment in an empty forest. *Ecology* 89, 1757–1768. <https://doi.org/10.1890/07-0479.1>
- Towns, D.R., Atkinson, I.A.E., Daugherty, C.H., 2006. Have the Harmful Effects of Introduced Rats on Islands been Exaggerated? *Biol. Invasions* 8, 863–891. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-0421-z>
- Traveset, A., 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 1, 151–190.
- Trolliet, F., Bauman, D., Forget, P.-M., Doucet, J.-L., Gillet, J.-F., Hambuckers, A., 2019. How complementary are large frugivores for tree seedling recruitment? A case study in the Congo Basin. *J. Trop. Ecol.* 35, 223–236. <https://doi.org/10.1017/S026646741900018X>
- Tunjai, P., Elliott, S., 2012. Effects of seed traits on the success of direct seeding for restoring southern Thailand's lowland evergreen forest ecosystem. *New For.* 43, 319–333. <https://doi.org/10.1007/s11056-011-9283-7>
- Turner, I.M., 2001. The ecology of trees in the tropical rain forest. Cambridge University Press, Cambridge; New York.
- UICN France, CBNM, FCBN, MNHN, 2013. La Liste rouge des espèces menacées en France -

Chapitre Flore vasculaire de La Réunion. Paris, France.

- Vanthomme, H., Bellé, B., Forget, P.-M., 2010. Bushmeat hunting alters recruitment of large-seeded plant species in Central Africa. *Biotropica* 42, 672–679.
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00630.x>
- Wandrag, E.M., Dunham, A.E., Duncan, R.P., Rogers, H.S., 2017. Seed dispersal increases local species richness and reduces spatial turnover of tropical tree seedlings. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114, 10689–10694. <https://doi.org/10.1073/pnas.1709584114>
- Wang, B.C., Smith, T.B., 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends Ecol. Evol.* 17, 379–386.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A., Donoghue, M.J., 2002. Phylogenies and community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 475–505.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>
- Wotton, D.M., Kelly, D., 2011. Frugivore loss limits recruitment of large-seeded trees. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 278, 3345–3354. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.0185>
- Wyse Jackson, P.S., Cronk, Q.C.B., Parnell, J.A.N., 1988. Notes on the regeneration of two rare mauritian endemic trees. *Trop. Ecol.* 29, 98–106.