



HAL
open science

Comment les extinctions de vertébrés menacent les forêts tropicales

Sébastien Albert

► **To cite this version:**

Sébastien Albert. Comment les extinctions de vertébrés menacent les forêts tropicales. Encyclopédie de l'environnement, 2022. hal-04303297

HAL Id: hal-04303297

<https://hal.science/hal-04303297v1>

Submitted on 17 Jan 2024

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 - NonCommercial - ShareAlike 4.0 International License



Comment les extinctions de vertébrés menacent les forêts tropicales

AUTEUR(S) :

ALBERT Sébastien, postdoctorant, UMR PVBMT, Université de La Réunion
candidalbert@gmail.com

IMAGE INTRODUCTIVE :



Vues d'artiste de vertébrés des Mascareignes avant la colonisation humaine. **A gauche**, interaction de frugivorie dans un sous-bois mauricien entre les fruits charnus d'une Sapotacée endémique menacée (*Sideroxylon*) et (i) à l'arrière plan, le perroquet mauricien *Lophopsittacus mauritanus* (éteint au 17^e siècle) qui était l'un des plus gros perroquets du monde, et (ii) au premier plan, la perruche verte à écho *Psittacula eques echo* (vulnérable), la seule espèce de perroquet indigène encore présente dans les Mascareignes. **A droite**, oiseaux perchés dans un rempart à La Réunion. Au premier plan, trois espèces de pigeons, dont le founingo bleu ardoisé (*Alectroenas* sp., éteint au 18^e siècle) ; à l'arrière plan, la perruche verte (*Psittacula eques eques*, éteinte au 18^e siècle). Illustrations © Julian Hume, reproduit avec l'aimable autorisation de l'auteur.

SOMMAIRE :

La plupart des arbres tropicaux produisent des fruits charnus mangés par des vertébrés (dits frugivores) qui dispersent les graines des plantes. La régénération des forêts tropicales dépend donc des populations de frugivores, qui sont en forte diminution, ou même éteintes dans de nombreuses régions du globe. C'est le cas de l'emblématique dodo

disparu de l'île Maurice peu après sa colonisation par l'Homme, comme de la plupart des vertébrés frugivores de l'archipel des Mascareignes. Ces îles volcaniques de l'océan Indien constituent un modèle unique pour étudier les conséquences de la disparition des vertébrés sur la dynamique forestière. En effet, l'historique des extinctions de vertébrés y est très bien documentée, et l'analyse des compositions floristiques des coulées de lave d'âges différents permettent de reconstituer la dynamique de leur recolonisation par les plantes, et de mettre en évidence l'impact des extinctions des vertébrés frugivores sur le fonctionnement des forêts tropicales.

PLAN DE L'ARTICLE :

1. Pourquoi étudier les conséquences des extinctions dans les Mascareignes ?.....	2
1.1. L'importance de la frugivorie dans le fonctionnement des forêts.....	2
1.2. L'intérêt des Mascareignes comme système d'études.....	4
2. Des extinctions fulgurantes depuis la colonisation humaine.....	7
2.1. Un terrible bilan dans les Mascareignes, comme dans les îles océaniques.....	7
2.2. Des forêts sans frugivores et des frugivores sans forêts : comprendre le paradoxe Réunion / Maurice.....	8
3. Les conséquences de la perte des frugivores sur la régénération des forêts.....	11
3.1. Des forêts indigènes incapables de se reconstruire.....	11
3.2. La diversité des plantes indigènes en sursis dans les forêts anciennes.....	13
4. Messages à retenir.....	16
Focus – Que faire pour restaurer la dispersion ?.....	18
1. Restaurer la dispersion en semant les arbres indigènes.....	18
2. Restaurer la dispersion en ré-ensauvageant les écosystèmes.....	19
2.1. Ré-introduction de tortues terrestres.....	19
2.2. Cas de la roussette noire.....	20

CORPS DU TEXTE :

1. Pourquoi étudier les conséquences des extinctions dans les Mascareignes ?

1.1. L'importance de la frugivorie dans le fonctionnement des forêts

La frugivorie (littéralement 'manger des fruits') constitue une interaction mutualisteⁱ (Lire [Symbiose & parasitisme](#)) entre un animal (généralement vertébré) et les fruits charnusⁱⁱ d'une plante : la (ou les) graine(s) dans le fruit est (sont) dispersée(s) par l'animal qui obtient en retour une récompense en consommant la chair du fruit.

Parmi les interactions plantes-animaux, les interactions entre les vertébrés frugivores et les plantes à fruits charnus sont longtemps restées peu étudiées, en comparaison avec l'herbivorie ou la pollinisation. Il faut en effet attendre les travaux de Janzen et Connell pour que l'influence cruciale de la dispersion sur la dynamique des populationsⁱⁱⁱ et des communautés^{iv} de plantes soit reconnue (Figure 1).

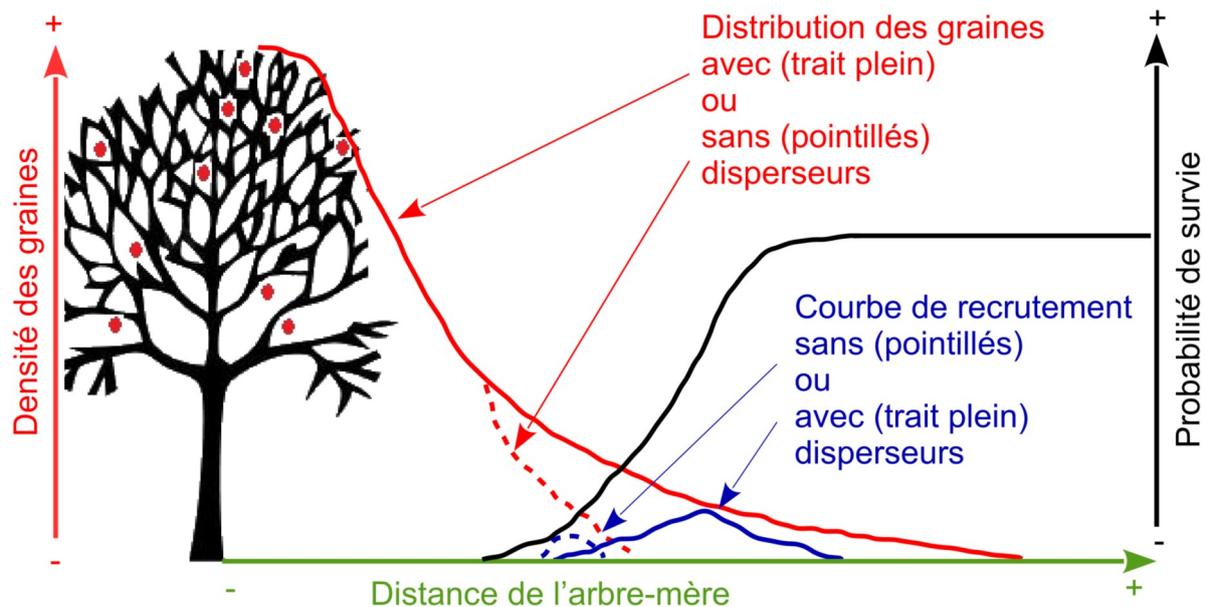


Figure 1. Modèle montrant l'importance de la dispersion des graines pour échapper à diverses limitations du recrutement à proximité de l'arbre-mère. La perte des frugivores entraîne l'accumulation des graines au pied de l'arbre-mère et une chute du recrutement des plantules. Ce modèle est vérifié chez de multiples espèces d'arbres, notamment dans les tropiques. Schéma de l'auteur adapté de Janzen, Connell et Terborgh et al [1].

De nombreux écosystèmes sont largement dominés par les plantes à fruits charnus. Elles représentent par exemple entre 75 % et 90 % des plantes ligneuses^v dans les forêts tropicales humides d'Afrique centrale, de Papouasie ou du Costa Rica [2]¹ et entre 54 % et 90 % des forêts tropicales insulaires [3]². Si l'on considère une définition plus large de la frugivorie en intégrant certaines plantes à fruits secs, les forêts tempérées elles-mêmes comptent entre 25 et 55 % de plantes adaptées à une dispersion après ingestion par des vertébrés [2]. La frugivorie joue donc un rôle central dans le fonctionnement d'une grande partie des écosystèmes planétaires.

Jusqu'aux années 1990, la frugivorie était surtout étudiée en tant que processus co-évolutif d'interaction entre deux espèces. Avec l'accélération de la perte de biodiversité et la défaunation^{vi} généralisée, la question de la conservation des forêts tropicales est devenue centrale. En effet, chercher à préserver une forêt dominée par des arbres à fruits charnus pourrait s'avérer totalement inefficace en l'absence des frugivores disperseurs (Figure 1)³. Pire, l'effondrement des vertébrés pourrait compromettre la capacité même des écosystèmes à se reconstruire à une époque où la destruction des écosystèmes tropicaux se poursuit à large échelle et où le réchauffement climatique rend cruciale la mobilité des plantes⁴. L'effondrement global des populations de vertébrés que

1 P. Jordano, « Fruits and Frugivory », in *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 2nd ed., M. Fenner, Éd. Oxon, UK ; New York: CABI Pub, 2000, p. 125-166.

2 S. Albert, « 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, 2020. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-03126708>

3 J. Terborgh et al., « Tree recruitment in an empty forest », *Ecology*, vol. 89, no 6, p. 1757-1768, juin 2008, <http://doi.wiley.com/10.1890/07-0479.1>

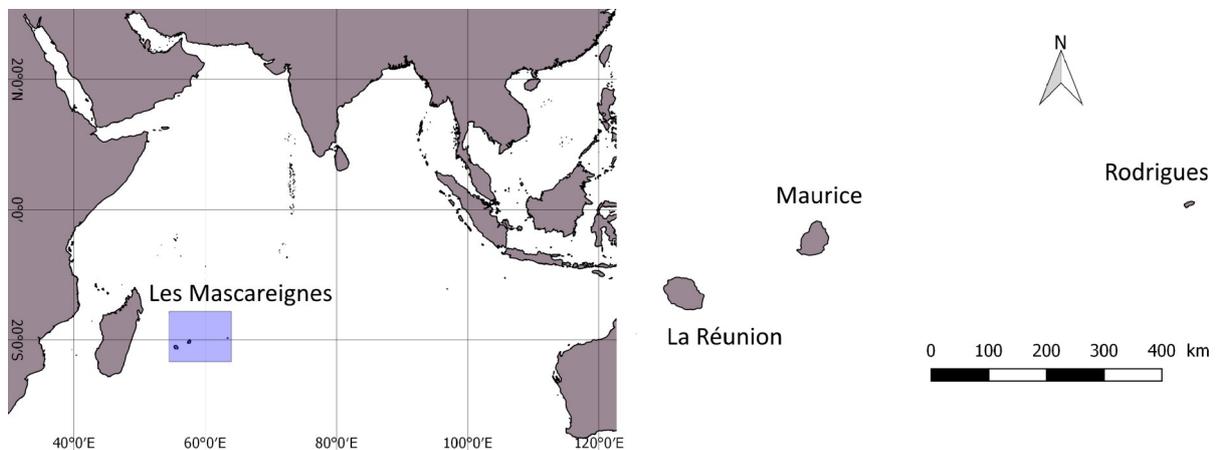
4 K. R. McConkey et al., « Seed dispersal in changing landscapes », *Biol. Conserv.*, vol. 146, no 1, p. 1-13, 2012, <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320711004575>

nous vivons actuellement pose donc d'inquiétantes questions concernant la résilience^{vii} de ces écosystèmes. Cela d'autant plus que les vertébrés de grande taille, qui sont les plus à même de disperser efficacement une multitude d'espèces ligneuses, disparaissent en premier [4], [5]^{5,6}.

1.2. L'intérêt des Mascareignes comme système d'études

Les Mascareignes (Figure 2) sont, avec les Galápagos, le dernier grand archipel tropical à avoir été colonisé de manière permanente par l'Homme. Les faunes de vertébrés d'origine de ces archipels sont ainsi relativement bien connues car elles ont été décrites par les colons européens et les scientifiques explorateurs à partir du 17^e siècle. Les nombreux récits qui suivent aux 17 et 18^e siècles convergent quant à la diversité et au caractère relativement dysharmonique^{viii} et pléthorique de la faune d'origine de l'archipel [6]⁷ :

- Les Mascareignes sont dépourvues de mammifères terrestres, mais aussi de formes d'oiseaux continentales comme les calaos qui sont souvent d'importants frugivores dans les forêts tropicales de l'Ancien Monde.
- Ces absences offrent des niches vacantes qui sont occupées par des reptiles (tortues géantes terrestres et scinques), des chauve-souris (roussettes) et surtout des lignages^{ix} d'oiseaux divers : bulbuls⁸ (Figure 3), huppés, pigeons, perroquets, râles, oiseaux-lunettes.
- Parmi les oiseaux, la famille des colombidés joue dans les Mascareignes un rôle particulièrement important et compte diverses espèces de founingos⁹ et de dodos. Ces derniers oiseaux qui ont perdu la capacité de voler n'ont probablement jamais existé à La Réunion du fait de la relative jeunesse géologique de l'île.



5 R. Dirzo, H. S. Young, M. Galetti, G. Ceballos, N. J. Isaac, et B. Collen, « Defaunation in the Anthropocene », *Science*, vol. 345, no 6195, p. 401-406, 2014, <https://www.science.org/doi/abs/10.1126/science.1251817>

6 P. R. Guimarães, M. Galetti, et P. Jordano, « Seed dispersal anachronisms: rethinking the fruits extinct megafauna ate », *PLoS ONE*, vol. 3, n° 3, Art. n° 3, mars 2008, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001745>

7 A. S. Cheke et J. P. Hume, *Lost land of the dodo: an ecological history of Mauritius, Réunion & Rodrigues*. New Haven: Yale University Press, 2008.

8 Nom vulgaire caractérisant des passereaux frugivores appartenant à la famille des Pycnonotidae. Voir <https://fr.wikipedia.org/wiki/Pycnonotidae>

9 Nom vulgaire d'un genre (*Alectroenas*) de pigeons frugivores endémique des Îles du Sud-Ouest de l'Océan Indien. Voir <https://fr.wiktionary.org/wiki/founingo>

Figure 2. L'archipel des Mascareignes est situé dans l'océan Indien à l'Est de Madagascar et comporte trois îles principales : La Réunion, Maurice et Rodrigues. [Source : traduction depuis la référence [6]].

Les tailles qu'atteignent les populations de frugivores impressionnent particulièrement les premiers colons dans les Mascareignes. Les pionniers décrivent notamment des « nuages » de roussettes dans le ciel, pléthore de founingos s'égarant dans les cuisines des matrones, une multitude de bulbuls et de perroquets, d'immenses colonies de tortues terrestres géantes s'étendant en un rassemblement continu sur des centaines, voire des milliers de mètres [8]¹⁰.



Figure 3. Le bulbul endémique de La Réunion, *Hypsipetes borbonicus*, sur le point d'avalier un fruit d'une *Rubiaceae* arbustive endémique, *Gaertnera vaginata*. [Source photo © S. Albert].

Parce qu'il existe une forte corrélation entre la taille des populations de frugivores et l'efficacité de la dispersion [9]¹¹, il est vraisemblable que les espèces de plantes qui étaient consommées par cette faune hyper-abondante bénéficiaient d'une dispersion très efficace. L'effondrement faunistique qui suit le début de la colonisation humaine au 17^e siècle a probablement eu, et a encore, des conséquences délétères sur la régénération de nombreuses espèces de plantes à fruits charnus.

Dans les Mascareignes, il est troublant de pouvoir visiter des écosystèmes relativement jeunes avec des arbres de plus de 350 ans qui se sont établis dans un monde sans humains. La Réunion abrite le Piton de la Fournaise dont les nombreuses coulées récentes présentent des substrats non (ou difficilement) cultivables (Figure 4). Ce volcan terrestre parmi les plus actifs au monde a ainsi largement contribué à nous faire parvenir des reliques de forêt tropicale humide, car la quasi-totalité des forêts indigènes

10 A. Loughon, *Sous le signe de la tortue : voyages anciens à l'île Bourbon, 1611-1725*, 5. éd. Sainte-Clotilde, Réunion : Orphie, 2005.

11 K. R. McConkey et G. O'Farrill, « Loss of seed dispersal before the loss of seed dispersers », *Biol. Conserv.*, vol. 201, p. 38 49, sept. 2016, <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.06.024>

sur les sols cultivables a été détruite en dessous de 500 m d'altitude. L'ensemble des formations végétales indigènes installées sur des substrats d'âge différent constitue une chronoséquence, classiquement utilisée pour étudier la succession écologique^x. En substituant l'espace au temps [10]¹², la chronoséquence des coulées de lave du Piton de la Fournaise permet ainsi d'associer à un grand nombre de coulées de lave datées la disponibilité en frugivores à une date donnée.



Figure 4. Vue sur la caldeira du Piton de la Fournaise à basse altitude. On peut voir au premier plan une coulée du 18^e siècle portant des arbres pionniers de 20 m de haut. A droite sont visibles les coulées de lave de 2002 et 2004 dont la couleur beige provient essentiellement du lichen *Stereocaulon vulcanii*. [Source photo © H. Santacreu, reproduit avec la permission de l'auteur].

Les Mascareignes présentent enfin une remarquable diversité végétale malgré leur relatif éloignement des sources continentales. La flore de l'archipel est aujourd'hui bien connue des points de vue taxonomique et fonctionnel en comparaison avec les grandes forêts continentales. Ces éléments, combinés à la bonne connaissance de la faune d'origine de l'archipel et de sa cinétique d'extinction, contribuent à en faire un remarquable système d'étude des conséquences sur le long terme de la rupture d'interactions de frugivorie.

2. Des extinctions fulgurantes depuis la colonisation humaine

2.1. Un terrible bilan dans les Mascareignes, comme dans les îles océaniques^{xi}

L'effondrement des populations de vertébrés est aujourd'hui global [11]¹³, mais les îles ont connu un effondrement faunistique majeur avec la colonisation humaine. La plus grande vague d'extinctions connues chez les vertébrés depuis 20 000 ans a ainsi eu lieu

12 L. R. Walker, D. A. Wardle, R. D. Bardgett, et B. D. Clarkson, « The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development », *J. Ecol.*, vol. 98, no 4, Art. no 4, avr. 2010, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01664.x>

13 G. Ceballos, P. R. Ehrlich, et R. Dirzo, « Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines », *Proc. Natl. Acad. Sci.*, vol. 114, no 30, Art. no 30, juill. 2017, <https://doi.org/10.1073/pnas.1704949114>

chez les oiseaux du Pacifique où l'on estime qu'environ 2000 espèces ont disparu suite à la colonisation humaine[12]¹⁴. Il s'agissait surtout d'oiseaux terrestres (râles, pigeons, perroquets et passereaux), parmi lesquels figuraient de nombreuses espèces frugivores. Ces oiseaux insulaires ont principalement disparu pour les raisons suivantes :

- La destruction et la fragmentation des habitats indigènes ;
- La chasse ;
- L'introduction de vertébrés terrestres, des mammifères essentiellement (rats, chats, chiens et cochons en tête) qui ont rapidement décimé ces espèces dépourvues de comportement de fuite ou de protection face aux prédateurs.

Si nous considérons plus généralement les extinctions de frugivores, les archipels d'Hawaï'i, des Seychelles, Mariannes, Tonga et Mascareignes apparaissent particulièrement affectés [13]¹⁵. Certaines îles ont aujourd'hui perdu tous leurs frugivores indigènes, comme Oahu et Lanai à Hawaï'i ou Guam dans les Mariannes. Mais les trois îles des Mascareignes ne sont pas en reste, Maurice étant tristement célèbre pour l'extinction de l'emblématique dodo depuis le début de la colonisation humaine.

Dans les Mascareignes, les témoignages des premiers explorateurs (Figure 5) et le registre subfossile nous permettent de connaître de manière relativement précise l'historique de la défaunation des frugivores. Le plus grand scinque du monde s'éteint probablement à Maurice avant le 15^e siècle, le dodo dès le 17^e siècle et le solitaire de Rodrigues au 18^e siècle. Les tortues géantes, la rougette, les huppés, les founings et l'ensemble des perroquets hormis la perruche verte, qui voient souvent leurs populations très réduites dès la fin du 18^e siècle, sont tous éteints dans la seconde moitié du 19^e siècle.

Aujourd'hui, seuls subsistent de la faune de frugivores d'origine la roussette noire, la perruche verte et le scinque de Telfair (à Maurice uniquement), la roussette de Rodrigues, ainsi que les bulbuls et oiseaux-lunettes. La fulgurance des extinctions apparaît troublante, en particulier à La Réunion où les populations de l'ensemble des grands frugivores s'effondrent en 70 ans après l'installation de l'Homme et s'éteignent en moins de deux siècles de colonisation humaine permanente. Bory de Saint Vincent qui, lors de son passage en 1801, arpente largement La Réunion note qu'il existe encore des forêts majestueuses dans le Sud-Est de l'île, mais que la grande faune en est totalement absente.

14 R. P. Duncan, A. G. Boyer, et T. M. Blackburn, « Magnitude and variation of prehistoric bird extinctions in the Pacific », *Proc. Natl. Acad. Sci.*, vol. 110, no 16, Art. no 16, avr. 2013, <https://doi.org/10.1073/pnas.1216511110>

15 J. H. Heinen, E. E. van Loon, D. M. Hansen, et W. D. Kissling, « Extinction-driven changes in frugivore communities on oceanic islands », *Ecography*, vol. 41, n° 8, p. 1245-1255, 2017, <https://doi.org/10.1111/ecog.03462>



Figure 5. Chasse au perroquet à Maurice lors de l'expédition de l'amiral néerlandais Jacob van Neck en 1598. Les oiseaux ressemblant à des casoars sont des représentations erronées de dodo. [Source gravure de J. T. De Bry en 1601, Droits réservés].

[Source https://www.wikiwand.com/en/History_of_Mauritius]

2.2. Des forêts sans frugivores et des frugivores sans forêts : comprendre le paradoxe Réunion / Maurice

Dans les Mascareignes, les extinctions présentent d'étonnantes disparités entre les îles et entre les lignages de vertébrés forestiers partagés par les deux principales îles de l'archipel : le bilan des extinctions est plus sévère à La Réunion où subsiste plus d'un tiers des habitats indigènes en comparaison avec Maurice où plus de 95% de ceux-ci ont été transformés [6].

Pour comprendre ce paradoxe, la chronologie des extinctions et les principaux facteurs impliqués depuis le début de la colonisation humaine ont été étudiés [14]¹⁶ :

1. Le nombre d'introductions de vertébrés exotiques, en considérant en particulier les prédateurs connus pour leur impact dévastateur en milieu insulaire

Maurice présente non seulement des introductions plus précoces de mammifères prédateurs (*Rattus*), mais aussi en plus grand nombre avec -par exemple- les macaques et les mangoustes qui n'ont jamais été introduits à La Réunion. Ces multiples introductions ont néanmoins épargné certains îlots au Nord de Maurice qui sont devenus d'importants sanctuaires pour diverses espèces de reptiles.

2. La surchasse, en lien avec les changements dans la démographie humaine

¹⁶ S. Albert, O. Flores, C. Ah-Peng, et D. Strasberg, « 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.*, vol. 9, n° 688768, 2021, <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.688768>

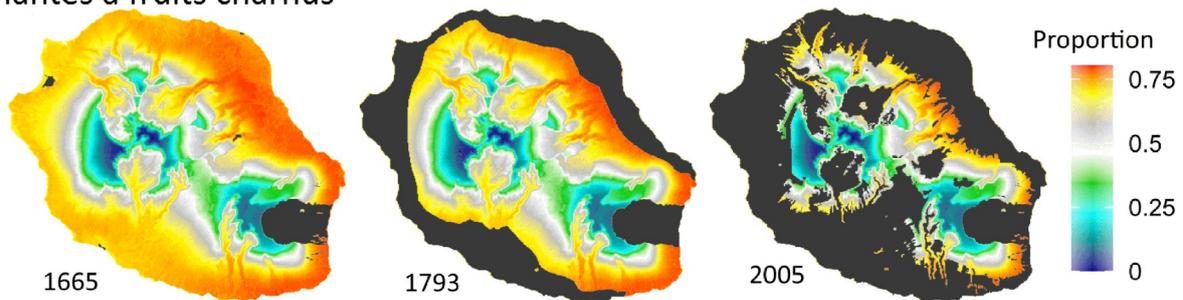
Les colons des deux îles étaient d'invétérés chasseurs, et même si La Réunion a subi une surchasse plus précoce que Maurice, l'explosion de la population humaine à Maurice dès la fin du 18^e siècle n'a pas mené pour autant à l'extinction totale de sa grande faune indigène.

Ces deux facteurs ne peuvent donc expliquer à eux seuls le paradoxe observé.

3. *La transformation des habitats, en considérant les caractéristiques altitudinales des habitats relictuels et les implications fonctionnelles sous-jacentes.*

A La Réunion, la destruction avant 1800 de la majorité des habitats les plus favorables et l'incapacité des habitats de montagne à servir de refuges efficaces pour les frugivores, ont probablement joué un rôle crucial dans la fulgurance des extinctions (Figure 6). Ce phénomène est documenté en particulier pour les frugivores ayant rapidement perdu la plupart des habitats de basse altitude dominés par les plantes à gros fruits (Figure 7). A l'inverse, Maurice présentait jusqu'à la fin du 19^e siècle des habitats indigènes hautement favorables et relativement compacts qui ont probablement permis à de nombreux vertébrés indigènes d'échapper, au moins pour un temps, aux multiples perturbations induites par l'Homme.

Plantes à fruits charnus



Plantes à gros fruits charnus

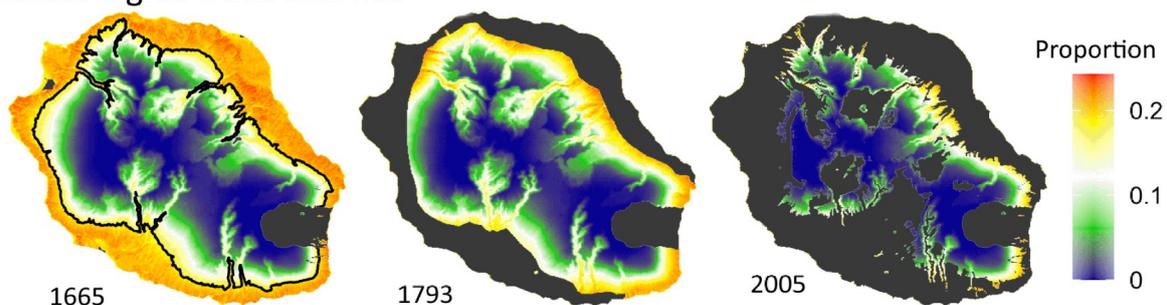


Figure 6. Modélisation des proportions de plantes à fruits charnus et à gros fruits charnus (> 12 mm de diamètre) dans les communautés de plantes ligneuses à La Réunion. Les aires riches et pauvres en plantes indigènes à (gros) fruits charnus sont respectivement représentées en couleurs chaudes et froides. Chaque modélisation est répétée trois fois : au début de la colonisation humaine permanente sans habitat transformé en 1665 ; en masquant les habitats indigènes transformés en 1793 ; en masquant les habitats transformés en 2005. [Source : Figure traduite depuis la référence [14], licence (CC BY)]

Plusieurs espèces de vertébrés ont frôlé l'extinction dans la seconde moitié du 20^e siècle, mais des mesures ambitieuses de conservation leur ont permis de revenir à des tailles de population moins inquiétantes. C'est le cas notamment à Maurice du pigeon rose ou

de la perruche verte, qui pourraient peut-être bientôt faire leur retour à La Réunion (Lire Focus Comment restaurer ?).

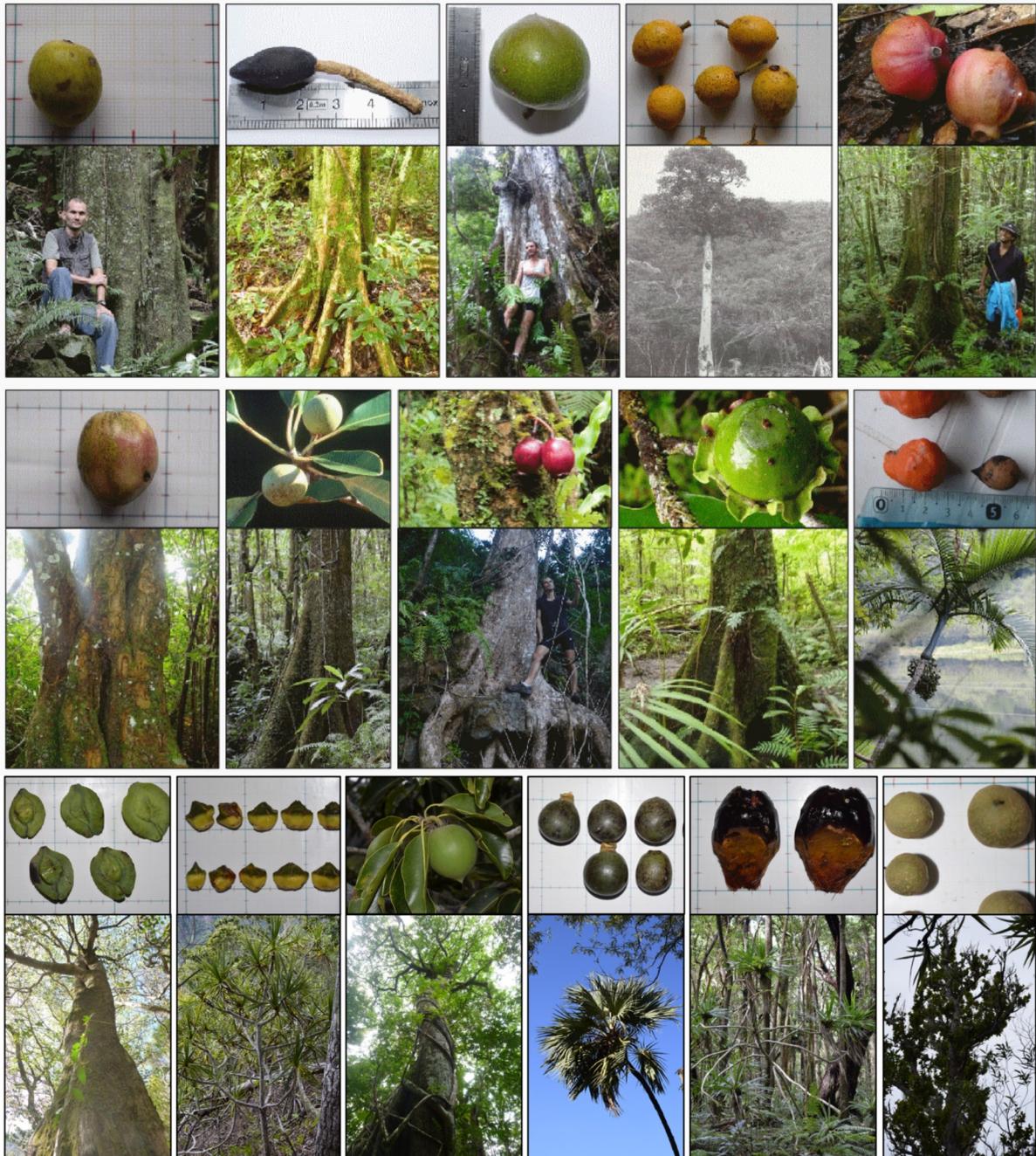


Figure 7. Exemples de ligneux à gros fruits charnus qui jouent un rôle important dans les forêts de La Réunion. En haut, de gauche à droite, *Cassine orientalis* (Celastraceae), *Noronhia broomeana* (Oleaceae), *Sideroxylon majus* (Sapotaceae), *Drypetes caustica* (Putranjivaceae), *Hernandia mascarensis* (Hernandiaceae). Au milieu, de gauche à droite, *Ochrosia borbonica* (Apocynaceae), *Labourdonnaisia calophylloides* (Sapotaceae), *Syzygium cymosum* (Myrtaceae), *Diospyros borbonica* (Ebenaceae), *Hyophorbe indica* (Arecaceae). En bas, de gauche à droite, *Terminalia bentzoe* (Combretaceae), *Pandanus sylvestris* (Pandanaceae), *Mimusops balata* (Sapotaceae), *Latania lontaroides* (Arecaceae), *Pandanus purpurascens* (Pandanaceae), *Scolopia heterophylla* (Salicaceae). [Photo montage de S. Albert avec des photos © d'A. Gorissen, J.L. Rivière et S. Albert, reproduit avec l'autorisation des auteurs.]

3. Les conséquences de la perte des frugivores sur la régénération des forêts

3.1. De riches forêts indigènes incapables de se reconstruire

Comprendre comment la rupture des interactions entre les plantes à fruits charnus et les animaux frugivores peut altérer la diversité et la dynamique des communautés de plantes sur le long terme demeure un défi. En raison de la durée de vie généralement importante des plantes ligneuses à fruits charnus, de telles études doivent en effet s'inscrire dans une temporalité longue.

La chronoséquence de plus de six siècles des coulées de lave du Piton de la Fournaise nous permet de comparer les changements dans la richesse et la composition de différentes guildes^{xii} de plantes établies avant et après la colonisation humaine de La Réunion en 1665 (Figure 8) [15]¹⁷. En forêt tropicale humide de basse altitude :

- 151 relevés floristiques sont analysés sur 28 coulées de lave datées entre 1401 et 1956, et sur des substrats plus anciens (> 1000 ans). Ces relevés sont classés dans 5 classes d'âge de substrat utilisées comme proxy de la disponibilité en frugivores indigènes :
 - les relevés sur des "vieux substrats" (avec du sol) et sur des coulées datées entre 1401 et 1665 quand les frugivores sont abondants et diversifiés avant la colonisation humaine permanente ;
 - les relevés sur les coulées de 1665 à 1800, quand les populations des grands frugivores sont fortement réduites ;
 - les relevés sur les coulées de 1800 à 1900, quand les grands frugivores sont éteints et les petits frugivores encore abondants ;
 - les relevés sur les coulées de 1900 à 1956, quand les populations de petits frugivores ont également décliné.
- Les modes de dispersion de 146 espèces ligneuses indigènes sont caractérisés : *(i) anémochores*^{xiii}, *(ii) autres plantes à fruits secs*, *(iii) plantes à petits fruits charnus* et *(iv) plantes à gros fruits charnus*, les fruits de ces dernières ne pouvant être théoriquement dispersés par les petits frugivores.

17 S. Albert, O. Flores, et D. Strasberg, « Collapse of dispersal trait diversity across a long-term chronosequence reveals a strong negative impact of frugivore extinctions on forest resilience », *J. Ecol.*, vol. 108, n° 4, p. 1386-1397, févr. 2020, <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13359>

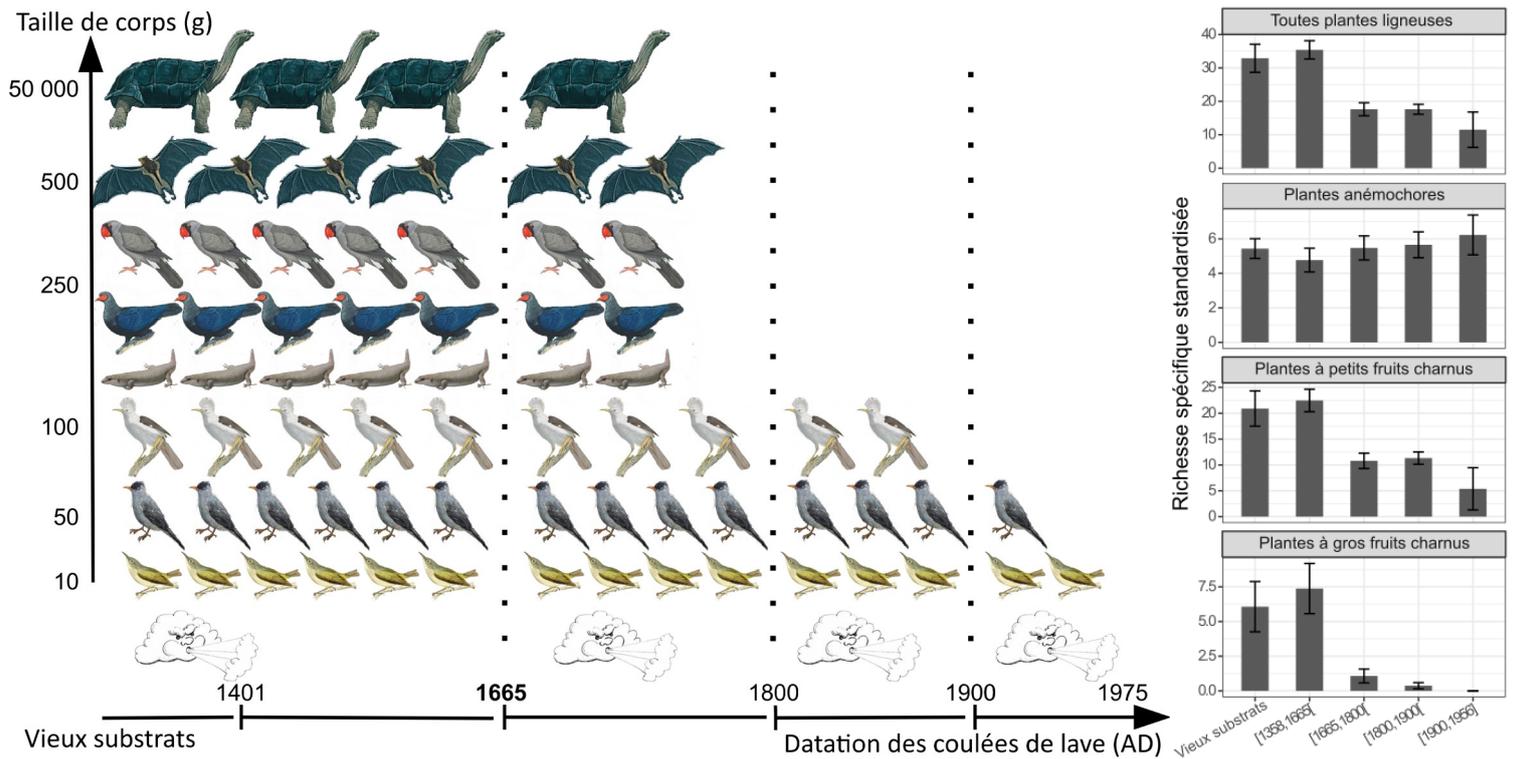


Figure 8. À gauche, Jalons historiques en relation avec la disponibilité des agents de dispersion à la Réunion le long d'une chronoséquence de coulées de lave. De haut en bas : tortues géantes, roussettes, perroquets, pigeons frugivores, huppés, scinques, bulbuls et oiseaux-lunettes. A contrario, le vent est constamment présent sur l'ensemble de la période étudiée. À droite : Changements dans la richesse spécifique le long de la chronoséquence de coulées de lave pour l'ensemble des plantes ligneuses et chacune des guildes étudiées (surface standardisée à 591 m²). [Source : Figures traduites depuis la référence [15]. Licence CC0 1.0, Domaine public].

Les changements dans la diversité des modes de dispersion sont fortement corrélés à la chronologie de la défaunation (Figure 8).

- Les communautés installées avant la colonisation humaine présentent une grande richesse spécifique et une composition comparable. Elles sont largement dominées par les espèces à fruits charnus et riches en plantes à gros fruits charnus (voir aussi Figure 7).
- Dans les communautés installées peu après le début de la colonisation humaine, la diversité décline très fortement, notamment chez les plantes à gros fruits charnus. Ces dernières disparaissent quasiment sur les coulées postérieures à 1800 malgré des conditions souvent favorables (Figure 9).
- La richesse des plantes à petits fruits charnus diminue moins vite que les plantes à gros fruits, avec des niveaux moyens sur les coulées du 17^e au 19^e siècle, puis faibles sur celles du 20^e siècle. En fait, la fragmentation des forêts par les coulées de lave (Figure 4) conduit à un isolement des relevés avec un impact très négatif sur la richesse de cette guildes (Figure 8). Cet effet est surtout visible sur les coulées historiques, montrant que la perte des grands frugivores a gravement altéré la capacité de dispersion à longue distance des plantes à petits fruits.
- En revanche, la richesse des plantes anémochores reste stable tout le long de la chronoséquence en raison d'une barrière à la dispersion beaucoup moins forte.



Figure 9. *Plantules d'arbres à grosses graines (Calophyllum tacamahaca, Syzygium cymosum, Diospyros borbonica) issues de semis direct au centre de la coulée de lave de 1800. Les semis directs dans 40 placettes expérimentales ont permis de montrer que c'est bien la perte de la dispersion qui explique la totale absence de ces espèces sur cette coulée de lave. [Source photo © A. Gorissen, reproduit avec la permission de l'auteur].*

Ainsi, l'effondrement de la diversité des plantes à fruits charnus sur les coulées de lave historiques souligne le rôle irremplaçable joué par les frugivores, en particulier les espèces de grande taille.

Enfin, un enseignement important de cette étude concerne les réserves autour de l'emploi des chronoséquences pour étudier la succession écologique [10]. Car ce qui a longtemps été interprété comme des stades typiques de développement des forêts à la Réunion n'est en fait qu'une signature de leur capacité à se reconstruire à une date donnée. Les forêts qui ont 200 ans ne ressembleront pas dans deux siècles à celles qui en ont 400 aujourd'hui, ne serait-ce que parce que les plantes les plus emblématiques des forêts anciennes ne peuvent les atteindre. Cela est d'autant plus inquiétant que d'autres perturbations de la dynamique forestière sont à l'œuvre, avec par exemple les coulées de lave récentes qui sont aujourd'hui largement occupées par des plantes envahissantes n'ayant aucun mal à se disperser.

3.2. La diversité des plantes indigènes en sursis dans les forêts anciennes

On sait depuis la fin des années 2000, que la perte accélérée des frugivores modifie profondément la régénération des forêts tropicales anciennes en milieu continental y compris lorsqu'elles bénéficient de statut de protection [1], [16], [17]^{18,19}. Si l'archipel des Mascareignes a perdu tous ses plus grands frugivores depuis la colonisation humaine, l'île Maurice conserve une importante population de roussettes (masse corporelle moyenne = 450g) et de perroquets, tandis que La Réunion présente un bulbul indigène (55g) comme principal frugivore relictuel (Figure 10) [18]²⁰. Cette disparité

18 E. O. Effiom, G. Nunez-Iturri, H. G. Smith, U. Ottosson, et O. Olsson, « Bushmeat hunting changes regeneration of African rainforests », Proc. R. Soc. B Biol. Sci., vol. 280, no 1759, p. 20130246 20130246, mars 2013, <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0246>

19 R. D. Harrison et al., « Consequences of defaunation for a tropical tree community », Ecol. Lett., vol. 16, no 5, p. 687 694, mai 2013, <https://doi.org/10.1111/ele.12102>

20 S. Albert, O. Flores, C. Baidier, F. B. V. Florens, et D. Strasberg, « Differing severity of frugivore loss contrasts the fate of native forests on the land of the Dodo (Mascarene archipelago) », Biol. Conserv., vol.

intra-archipel offre ainsi l'opportunité de comparer la régénération des deux forêts de basse altitude les mieux préservées : Mare Longue à La Réunion et Brise Fer à l'île Maurice (Figure 11).

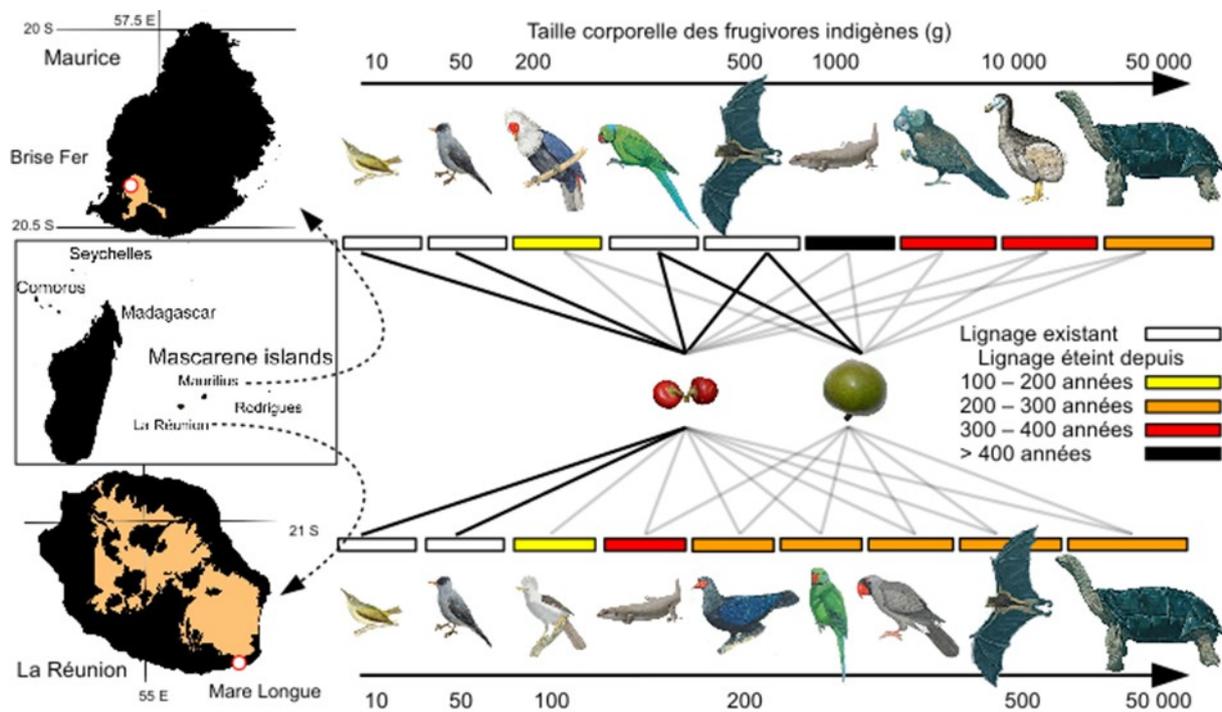


Figure 10. Principaux représentants des frugivores indigènes à Brise Fer (Maurice) et à Mare Longue (La Réunion). Les interactions de frugivorie passées et présentes sont respectivement données par les lignes grises et noires. De droite à gauche, en ordre décroissant de taille corporelle : tortues géantes, dodo (Maurice seulement), perroquet mauricien (Maurice), scinque géant (Maurice), roussettes, perroquet Mascarin (Réunion), perruches, founingos, scinques, huppe (Réunion), bulbuls et oiseaux-lunettes. Les périodes d'extinction des lignages de vertébrés est indiquée par les rectangles colorés. Les baies rouge et verte symbolisent plusieurs centaines d'espèces de plantes à petits et à gros fruits charnus, ces dernières n'étant pas dispersables par les petits frugivores. [Source : adaptation de la référence [18].

La comparaison des deux sites forestiers de basse altitude les mieux préservés des Mascareignes montre un bien meilleur recrutement des plantes à fruits charnus à Brise Fer à l'île Maurice par rapport à Mare Longue à la Réunion. Ce résultat est d'autant plus marquant que la richesse spécifique est moitié moindre à Mare Longue (50 espèces) par rapport à Brise Fer (100 espèces). Néanmoins, les plantes à fruits charnus à grosses graines se régénèrent mal aux deux sites. Ces résultats suggèrent que :

- le bulbul de la Réunion, plus gros frugivore encore présent dans cette île, ne disperse pas efficacement la plupart des grands arbres de la canopée malgré un rôle encore important pour diverses plantes à petits fruits.
- Inversement, les grands vertébrés frugivores encore présents à Brise Fer permettent un recrutement massif de nombreuses plantes, mais ne semblent pas disperser efficacement les plantes à grosses graines dont ils se nourrissent pourtant.

Il existe d'autres limitations du recrutement, comme la prédation des graines par les rats ou le broutage des plantules et jeunes arbres par des mammifères introduits (cerf de

Java, macaque crabier), qui nécessitent de nouvelles études pour démêler ces résultats. Mais ces limitations agissent probablement secondairement en comparaison de la limitation de la dispersion.



Figure 11. À gauche, sous-bois à Brise-Fer qui constitue la plus grande relique de forêt indigène à l'île Maurice. [Source : photo © Claudia Baider, reproduit avec l'autorisation de l'autrice]. À droite, la forêt de Mare Longue constitue un des rares témoignages de forêt de très basse altitude dans les Mascareignes où les arbres peuvent atteindre 25 m de haut. [Source : photo © Alexis Gorissen, reproduit avec l'autorisation de l'auteur]

La perte de diversité observée dans les cohortes juvéniles pourrait conduire à long terme à un appauvrissement important de la canopée à Mare Longue et à une forte modification de la composition de la canopée à Brise Fer.

Enfin, ces résultats montrent qu'à Brise Fer où l'invasion par le goyavier (*Psidium cattleianum*) a été contrôlée dans les années 1990, la forêt conserve une certaine résilience grâce au maintien de la grande faune de frugivores. A l'inverse, la forêt non-entahie de Mare Longue, souvent considérée comme l'un des plus beaux témoignages de forêt tropicale humide de l'archipel, continuera à perdre inexorablement en diversité si rien n'est fait pour rétablir la dispersion par semis direct ou ré-ensauvagement (voir Focus).

Outre les plantes à gros fruits charnus, les plantes strictement aériennes (hémiparasites^{xiv} ou épiphytes^{xv}) à fruits charnus sont particulièrement menacées par la perte des frugivores car les fruits tombés au sol ne donneront jamais une plantule. Par exemple, *Bakerella hoyifolia* est une plante hémiparasite aujourd'hui rarissime à La

Réunion (Figure 12). Nos travaux montrent que cette plante est largement pollinisée par le passereau endémique *Zosterops borbonicus*, mais les fruits produits en masse ne sont pas consommés (ou le sont trop rarement) [19]²¹. Ces fruits tombent ainsi au pied des semenciers sans possibilité de voir se développer une plantule.



Figure 12. L'oiseau lunette endémique de la Réunion *Zosterops borbonicus* pollinisant les fleurs de *Bakerella hoyifolia*, Loranthaceae hémiparasite qui n'avait pas été revue depuis plus de 50 ans avant sa redécouverte en 2016 à Saint-Philippe. [Source : Photo © J. L. Rivière, reproduit avec l'autorisation de l'auteur].

4. Messages à retenir

- Les vertébrés frugivores jouent un rôle crucial dans les forêts tropicales qui sont largement dominées par les plantes à fruits charnus. La disparition des vertébrés pose donc d'inquiétantes questions quant à l'avenir de ces écosystèmes.
- L'archipel des Mascareignes est un système d'études remarquable du fait de la bonne connaissance de l'historique des extinctions et de sa riche flore insulaire.
- La Réunion a perdu tous ses grands frugivores, tandis que Maurice en conserve davantage malgré la perte de 95 % de ses habitats indigènes. C'est la perte précoce des habitats de basse altitude à La Réunion qui explique ce paradoxe.
- La perte des vertébrés frugivores a entraîné l'incapacité de la forêt tropicale humide à se reconstruire depuis plus de 200 ans sur les coulées de lave du Piton de la Fournaise.
- Une comparaison des forêts anciennes les mieux préservées de l'archipel montre que la régénération est très inquiétante à La Réunion en comparaison avec Maurice où les roussettes jouent un rôle clé de voûte.
- Il est possible de restaurer le recrutement de diverses espèces d'arbres *via* des semis directs.
- Néanmoins, le retour des grands frugivores assurerait une dispersion efficace pour de multiples plantes indigènes.

21 S. Albert et al., « Rediscovery of the mistletoe *Bakerella hoyifolia* subsp. *bojeri* (Loranthaceae) on Reunion Island: population status assessment for its conservation », Bot. Lett., vol. 164, no 3, p. 229-236, juill. 2017, <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/23818107.2017.1340191>

EN SAVOIR PLUS

- S. Albert, « 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, 2020. [En ligne]. Disponible en cliquant sur le lien suivant : <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-03126708>
- Le son du labo, Université de la Réunion : [Écologie de la forêt tropicale humide de basse altitude à l'île de La Réunion : retour d'expérience sur le terrain](#), par Sébastien Albert.
- Vidéo « [La Réunion : Et si la seule préservation ne suffisait plus ? Je reviens de...](#) », France Inter, La terre au carré

Focus – Que faire pour restaurer la dispersion ?



Vignette (copie d'une des images de la figure 7). Il faut en fait une petite image au format carré qui sera placée sur la partie droite de la page de l'article. Il faudra cliquer dessus pour avoir accès au focus. Cependant, cette image n'apparaîtra pas sur la page du focus.

1. Restaurer la dispersion en semant les arbres indigènes

A La Réunion, des semis expérimentaux ont montré qu'il est possible de restaurer le recrutement de divers ligneux à gros fruits charnus sur des coulées de lave historiques (voir Figure 9). Ces expérimentations ont également été l'occasion de tester l'impact d'autres limitations comme la prédation des graines par les rats ou la compétition avec les plantes envahissantes. Ces expériences ont montré que c'est la perte de la dispersion liée à la disparition des frugivores qui est le principal facteur expliquant un tel appauvrissement de la diversité des ligneux indigènes²².

Forts de ces résultats encourageants, nous avons décidé de poursuivre les expérimentations en forêt tropicale humide (Figure 1).

Le succès du semis direct ouvre de nouvelles perspectives de restauration écologique car il est plus simple à mettre en œuvre que les traditionnelles plantations de jeunes arbres. Ces dernières nécessitent une logistique très lourde pour être déployée à large échelle. Comme déjà montré ailleurs [20]²³, les semis directs permettraient d'ensemencer des zones reculées à hauts enjeux comme la caldeira^{xvi} du volcan qui compte la plus grande aire protégée de basse altitude dans les Mascareignes (voir Figure 4). Il est d'autant plus important de maintenir les espèces d'arbres les plus emblématiques de la forêt tropicale humide dans ce secteur afin de conserver des écosystèmes attractifs en prévision du retour des grands frugivores.

22 S. Albert, « 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, 2020, <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-03126708>

23 N. Shaw *et al.*, « Seed use in the field: Delivering seeds for restoration success », *Restor. Ecol.*, vol. 28, n° S3, p. S276-S285, mai 2020, <https://doi.org/10.1111/rec.13210>



Figure 1. Semis direct de ligneux à grosses graines en décembre 2021 dans une des placettes du projet ECOFORRUN. Ce dernier vise à restaurer la forêt tropicale humide en associant lutte contre les plantes envahissantes à des semis directs. Ces 9 espèces sont : 1 *Strongylodon lucens* (Fabaceae), 2 *Hyophorbe indica* (Arecaceae), 3 *Mimusops balata* (Sapotaceae), 4 *Hernandia mascarenensis* (Hernandiaceae), 5 *Diospyros borbonica* (Ebenaceae), 6 *Terminalia bentzoe* (Combretaceae), 7 *Pandanus purpurascens* (Pandanaceae), 8 *Ochrosia borbonica* (Apocynaceae), 9 *Cassine orientalis* (Celastraceae). [Source : photo © Alexis Gorissen, reproduit avec l'aimable autorisation de l'auteur].

2. Restaurer la dispersion en ré-ensauvant les écosystèmes

Les semis directs n'ont pas la prétention de se substituer efficacement aux frugivores de grande taille. Les semis ne peuvent être entrepris qu'à des échelles spatiales et temporelles limitées en comparaison avec les capacités de dispersion de la grande faune. Rien ne remplacera jamais de nombreux frugivores en quête perpétuelle de nourriture et dotés d'un grand rayon d'action. Il reste que si des semis directs pourraient être facilement déployés par les gestionnaires d'espaces naturels, le ré-ensauvagement des écosystèmes soulève diverses questions socio-écologiques qui rendent sa mise en œuvre plus délicate [3].

2.1. Ré-introduction de tortues terrestres

Les tortues terrestres exotiques *Aldabrachelys gigantea* (Figure 2) et *Astrochelys radiata* sont considérées comme de bons analogues fonctionnels des tortues éteintes *Cylindraspis* spp. dans les Mascareignes [21]²⁴. Elles ont été utilisées avec succès dans divers projets de restauration écologique dans l'archipel. Pourtant, il est plus aisé de ré-ensauvager les îlots de Maurice avec ces tortues que les habitats indigènes de La Réunion : ces îlots sont des réserves naturelles isolées tandis que les problèmes de sécurisation des animaux sont prégnants à La Réunion où le braconnage est à redouter.

La récente réintroduction de tortues terrestres à la réserve *d'Ebony Forest*²⁵ sur la grande terre à Maurice montre néanmoins qu'une initiative analogue pourrait voir le

24 C. J. Griffiths, D. M. Hansen, C. G. Jones, N. Zuël, et S. Harris, « Resurrecting extinct interactions with extant substitutes », *Curr. Biol.*, vol. 21, no 9, p. 762-765, 2011.

<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0960982211003460>

25 Les tortues de la réserve d'Ebony forest : <https://www.ebonyforest.com/facilities/tortoises/>

jour à La Réunion. S'il ne faut pas attendre d'un tel projet qu'il ait un impact à l'échelle d'un écosystème (dans un premier temps), une réserve avec des tortues terrestres pourrait être non seulement une passionnante expérience de restauration écologique, mais aussi avoir une importante vocation pédagogique. Elle contribuerait à montrer au public que les grands vertébrés ont un rôle essentiel à jouer dans les forêts tropicales indigènes.



Figure 2. Tortue géante des Seychelles (*Aldabrachelys gigantea*) [Source photo © [YotcmdrDerivative by User:MathKnight, CC BY 4.0, via Wikimedia Commons]

2.2. Cas de la roussette noire

Le retour de la roussette noire à La Réunion suite au cyclone Dina constitue une remarquable opportunité pour les écosystèmes forestiers (Figure 3). Sa population encore très modeste est actuellement en croissance et il faut espérer que cette chauve-souris autrefois très appréciée pour sa chair ne sera pas braconnée. Pourtant, le retour des roussettes à La Réunion est porteur de deux inquiétudes principales pour certains acteurs de la conservation.

- Le risque de nouvelles invasions de plantes dans une île déjà sévèrement impactée ;
- Le risque de conflit d'intérêt avec les arboriculteurs.

Le risque de voir les roussettes disperser des plantes exotiques existe bien. Pourtant ces potentiels effets néfastes seront certainement contrebalancés par la restauration d'interactions doublement mutualistes de pollinisation et de dispersion qui étaient

éteintes depuis des siècles [22]²⁶. En particulier, leur capacité à disperser les graines sur de longues distances va restaurer des flux de gènes pour de nombreuses espèces indigènes enfermées dans leurs secteurs forestiers depuis plus de 150 ans. Pour se convaincre de l'impact positif de la roussette noire, il suffit de constater la remarquable régénération de la plupart des plantes indigènes à Brise Fer malgré l'existence de nombreuses plantes exotiques envahissantes à l'échelle du paysage dans ce massif (*Lire Comment les extinctions de vertébrés mettent en danger les forêts tropicales, partie 3.2*).

A La Réunion, les reliques de forêts indigènes à basse altitude riches en arbres à gros fruits sont souvent très fragmentées et à proximité directe des zones cultivées. Avec la croissance de la population de roussettes, le risque de conflit d'intérêt avec les arboriculteurs doit être anticipé. Le défi est grand comme le montre la situation à Maurice où cette espèce qui joue pourtant un rôle clé de voûte dans les forêts indigènes a été décimée cette dernière décennie [22]. Par conséquent, les acteurs locaux de la conservation devraient veiller à créer les conditions de l'acceptation de cette espèce emblématique et inclure un important volet socio-écologique dans les prochains travaux de recherche. Ces travaux ne pourront que faciliter d'autres projets de réintroduction, comme celui concernant la perruche verte des Mascareignes auquel réfléchissent activement plusieurs acteurs clés de la conservation à La Réunion.



Figure 3. Dortoir de la roussette noire (*Pteropus niger*) dans l'Est de La Réunion. La roussette noire a recolonisé La Réunion depuis l'île Maurice au début des années 2000 plus de deux siècles après en avoir disparu. [Source : photo © G. Monnier - GCOI, reproduit avec l'aimable autorisation de l'auteur].

RÉFÉRENCES

- [1] J. Terborgh *et al.*, « Tree recruitment in an empty forest », *Ecology*, vol. 89, n° 6, p. 1757-1768, juin 2008, doi: 10.1890/07-0479.1.
- [2] P. Jordano, « Fruits and Frugivory », in *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 2nd ed., M. Fenner, Éd. Oxon, UK; New York: CABI Pub, 2000, p. 125-166.
- [3] S. Albert, « 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, 2020. [En ligne]. Disponible sur: <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-03126708>
- [4] R. Dirzo, H. S. Young, M. Galetti, G. Ceballos, N. J. Isaac, et B. Collen, « Defaunation in the Anthropocene », *Science*, vol. 345, n° 6195, p. 401-406, 2014, [En ligne]. Disponible sur: <https://www.science.org/doi/abs/10.1126/science.1251817>
- [5] P. R. Guimarães, M. Galetti, et P. Jordano, « Seed dispersal anachronisms: rethinking the fruits extinct megafauna ate », *PLoS ONE*, vol. 3, n° 3, Art. n° 3, mars 2008, doi: 10.1371/journal.pone.0001745.
- [6] A. S. Cheke et J. P. Hume, *Lost land of the dodo: an ecological history of Mauritius, Réunion & Rodrigues*. New Haven: Yale University Press, 2008.
- [7] S. Albert, O. Flores, M. Rouget, N. Wilding, et D. Strasberg, « Why are woody plants fleshy-fruited at low elevations? Evidence from a high-elevation oceanic island », *J. Veg. Sci.*, vol. 29, n° 5, p. 847-858, sept. 2018, doi: 10.1111/jvs.12676.
- [8] A. Lounon, *Sous le signe de la tortue: voyages anciens à l'Île Bourbon, 1611-1725*, 5. éd. Sainte-Clotilde, Réunion: Orphie, 2005.
- [9] K. R. McConkey et G. O'Farrill, « Loss of seed dispersal before the loss of seed dispersers », *Biol. Conserv.*, vol. 201, p. 38-49, sept. 2016, doi: 10.1016/j.biocon.2016.06.024.
- [10] L. R. Walker, D. A. Wardle, R. D. Bardgett, et B. D. Clarkson, « The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development », *J. Ecol.*, vol. 98, n° 4, Art. n° 4, avr. 2010, doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01664.x.
- [11] G. Ceballos, P. R. Ehrlich, et R. Dirzo, « Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines », *Proc. Natl. Acad. Sci.*, vol. 114, n° 30, Art. n° 30, juill. 2017, doi: 10.1073/pnas.1704949114.
- [12] R. P. Duncan, A. G. Boyer, et T. M. Blackburn, « Magnitude and variation of prehistoric bird extinctions in the Pacific », *Proc. Natl. Acad. Sci.*, vol. 110, n° 16, Art. n° 16, avr. 2013, doi: 10.1073/pnas.1216511110.
- [13] J. H. Heinen, E. E. van Loon, D. M. Hansen, et W. D. Kissling, « Extinction-driven changes in frugivore communities on oceanic islands », *Ecography*, vol. 41, n° 8, p. 1245-1255, 2017, doi: 10.1111/ecog.03462.
- [14] S. Albert, O. Flores, C. Ah-Peng, et D. Strasberg, « 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.*, vol. 9, n° 688768, 2021, doi: 10.3389/fevo.2021.688768.
- [15] S. Albert, O. Flores, et D. Strasberg, « Collapse of dispersal trait diversity across a long-term chronosequence reveals a strong negative impact of frugivore extinctions on forest resilience », *J. Ecol.*, vol. 108, n° 4, p. 1386-1397, févr. 2020, doi: 10.1111/1365-2745.13359.
- [16] R. D. Harrison *et al.*, « Consequences of defaunation for a tropical tree community », *Ecol. Lett.*, vol. 16, n° 5, p. 687-694, mai 2013, doi: 10.1111/ele.12102.

- [17] E. O. Effiom, G. Nunez-Iturri, H. G. Smith, U. Ottosson, et O. Olsson, « Bushmeat hunting changes regeneration of African rainforests », *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, vol. 280, n° 1759, p. 20130246-20130246, mars 2013, doi: 10.1098/rspb.2013.0246.
- [18] S. Albert, O. Flores, C. Baider, F. B. V. Florens, et D. Strasberg, « Differing severity of frugivore loss contrasts the fate of native forests on the land of the Dodo (Mascarene archipelago) », *Biol. Conserv.*, vol. 257, p. 109131, 2021, doi: 10.1016/j.biocon.2021.109131.
- [19] S. Albert *et al.*, « Rediscovery of the mistletoe *Bakerella hoyifolia* subsp. *bojeri* (Loranthaceae) on Reunion Island: population status assessment for its conservation », *Bot. Lett.*, vol. 164, n° 3, p. 229-236, juill. 2017, doi: 10.1080/23818107.2017.1340191.
- [20] N. Shaw *et al.*, « Seed use in the field: Delivering seeds for restoration success », *Restor. Ecol.*, vol. 28, n° S3, p. S276-S285, mai 2020, doi: 10.1111/rec.13210.
- [21] C. J. Griffiths, D. M. Hansen, C. G. Jones, N. Zuël, et S. Harris, « Resurrecting extinct interactions with extant substitutes », *Curr. Biol.*, vol. 21, n° 9, p. 762-765, 2011, Consulté le: 21 octobre 2016. [En ligne]. Disponible sur: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0960982211003460>
- [22] F. B. V. Florens *et al.*, « Disproportionately large ecological role of a recently mass-culled flying fox in native forests of an oceanic island », *J. Nat. Conserv.*, vol. 40, p. 85-93, déc. 2017, doi: 10.1016/j.jnc.2017.10.002.

GLOSSAIRE

- i. Interaction mutualiste**
Interaction entre deux espèces à bénéfice réciproque
- ii. Fruits charnus**
Par opposition aux plantes à fruits secs qui ne présentent pas de « récompense » pour le frugivore, et peuvent être dispersées de diverses manières : le vent, l'eau, par explosion du fruit, mais aussi par les animaux !
- iii. Population**
Ensemble des individus d'une même espèce et pouvant se reproduire entre eux dans un territoire donné
- iv. Communautés**
Ensemble d'espèces appartenant à un même groupe taxonomique ou fonctionnel en interaction au sein d'un écosystème (par exemple la communauté des plantes ligneuses)
- v. Plante ligneuse**
Plante produisant du bois (ou des tissus durs riches en lignine chez les palmiers par exemple)
- vi. Défaunation**
Extinction locale ou globale des populations ou des espèces d'animaux sauvages. Cette extinction peut être fonctionnelle (l'espèce existe encore mais ne joue plus de rôle dans son écosystème)
- vii. Résilience**
Capacité à maintenir ou rétablir son fonctionnement face à une perturbation
- viii. Dysharmonique**
En biogéographie, caractérise dans les îles l'absence ou la surreprésentation de certains groupes taxonomiques ou de certains caractères (nanisme, gigantisme, perte du vol, ...)
- ix. Lignage**
Ensemble des descendants d'un ancêtre commun
- x. Succession écologique**
Après une perturbation, évolution libre d'un écosystème au cours du temps, consistant en une série d'étapes devant se succéder dans un ordre défini
- xi. Île océanique**
Île dont le socle rocheux est lié à l'activité volcanique ou corallienne (en milieu tropical uniquement)
- xii. Guilde**
Ensemble d'espèces appartenant à un même groupe fonctionnel au sein d'une communauté
- xiii. Anémochore**
Plante dispersée par le vent
- xiv. Hémiparasite**
Plante puisant sa sève brute dans une plante hôte, mais produisant sa sève élaborée grâce à la photosynthèse
- xv. Épiphyte**
Plante non-parasite utilisant d'autres plantes comme support de croissance
- xvi. Caldeira**

Vaste dépression située au cœur de certains grands édifices volcaniques (comme le Piton de la Fournaise à la Réunion) et résultant d'une éruption qui vide la chambre magmatique sous-jacente

- i Interaction entre deux espèces à bénéfice réciproque
- ii Par opposition aux plantes à fruits secs qui ne présentent pas de « récompense » pour le frugivore, et peuvent être dispersées de diverses manières : le vent, l'eau, par explosion du fruit, mais aussi par les animaux !
- iii Ensemble des individus d'une même espèce et pouvant se reproduire entre eux dans un territoire donné
- iv Ensemble d'espèces appartenant à un même groupe taxonomique ou fonctionnel en interaction au sein d'un écosystème (par exemple la communauté des plantes ligneuses)
- v Plantes produisant du bois (ou des tissus durs riches en lignine chez les palmiers par exemple)
- vi Extinction locale ou globale des populations ou des espèces d'animaux sauvages. Cette extinction peut être fonctionnelle (l'espèce existe encore mais ne joue plus de rôle dans son écosystème)
- vii Capacité à maintenir ou rétablir son fonctionnement face à une perturbation
- viii En biogéographie, caractérise dans les îles l'absence ou la surreprésentation de certains groupes taxonomiques ou de certains caractères (nanisme, gigantisme, perte du vol, ...)
- ix Ensemble des descendants d'un ancêtre commun
- x Après une perturbation, évolution libre d'un écosystème au cours du temps, consistant en une série d'étapes devant se succéder dans un ordre défini
- xi Île dont le socle rocheux est lié à l'activité volcanique ou corallienne (en milieu tropical uniquement)
- xii Ensemble d'espèces appartenant à un même groupe fonctionnel au sein d'une communauté
- xiii Plante dispersée par le vent
- xiv Plante puisant sa sève brute dans une plante hôte, mais produisant sa sève élaborée grâce à la photosynthèse
- xv Plante non-parasite utilisant d'autres plantes comme support de croissance
- xvi Vaste dépression située au cœur de certains grands édifices volcaniques (comme le Piton de la Fournaise) et résultant d'une éruption qui vide la chambre magmatique sous-jacente