

BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION D'UNE ESPÈCE MENACÉE DE L'ÎLE DE LA RÉUNION (*CORYMBORKIS CORYMBIS* : ORCHIDACEAE) : IMPLICATIONS POUR SA CONSERVATION

Sophie LEGRAS¹, Claire MICHENEAU², Joël DUPONT³ & Thierry PAILLER⁴

SUMMARY

The knowledge of the reproductive biology is an essential step in the building of conservation projects of endangered species. The protected *Corymborkis corymbis* in La Réunion island is only represented by few populations. Its fecundity in natural conditions is very low (around 3%). The study of its breeding system shows that the species is partially self-compatible but not self-fertile. This paper proposes future studies as well as management strategies of the conservation of this species.

RÉSUMÉ

La connaissance de la biologie de la reproduction est une étape essentielle dans la mise en place de projets de conservation des espèces menacées. L'étude de *Corymborkis corymbis*, espèce protégée de l'île de La Réunion, montre que cette espèce n'est représentée que par quelques populations sur l'île. Son taux de fécondité en milieu naturel, de l'ordre de 3 %, est extrêmement faible. L'étude de son système de compatibilité montre que l'espèce est partiellement autocompatible mais pas autofertile. Des perspectives d'études à réaliser sont proposées, ainsi que des stratégies de gestion de la conservation de cette espèce.

INTRODUCTION

Face au déclin des écosystèmes de la planète, en raison d'une anthropisation croissante des milieux (déforestation, fragmentation de l'habitat, introduction d'espèces envahissantes, etc.), le souci de conservation de la diversité biologique

¹ Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier, 2, place Pierre Viala, 34060 Montpellier Cedex 01.

² UMR Peuplement Végétaux et Bio-agresseurs en milieu tropical, Université de La Réunion, 15, avenue René Cassin, BP 7151, 97715 Saint-Denis Messag. Cedex 9, Île de La Réunion.

³ Société Réunionnaise pour l'Étude et la Protection de l'Environnement, BP 317, 97494 Sainte-Clothilde Cedex, Île de La Réunion.

⁴ *Auteur pour correspondance* : UMR Peuplement Végétaux et Bio-agresseurs en milieu tropical, Université de La Réunion, 15, avenue René Cassin, BP 7151, 97715 Saint-Denis Messag. Cedex 9, Île de La Réunion. Tél. : 02 62 93 81 72. Fax : 02 62 93 81 66. E-mail : Thierry.Pailler@univ-reunion.fr

mondiale a émergé depuis quelques années. L'île de La Réunion, comme de nombreux autres milieux insulaires (Vitousek, 1988 ; Loope *et al.*, 1988) a beaucoup souffert de la pression anthropique, qui a conduit à une perte de sa diversité biologique. La Réunion est un milieu fragilisé, du fait de son isolement géographique, de sa dimension réduite (elle s'étend sur 2 500 km²) et de son histoire géologique. Les forêts naturelles de basse altitude n'occupent plus qu'un pour cent de la superficie qu'elles occupaient initialement en dessous de 500 m d'altitude. Cette communauté végétale est à présent très fragmentée. Les fragments sont séparés entre eux par des milieux anthropisés (infrastructures humaines, végétation secondaire constituée de plantes introduites, cultivées ou envahissantes). La fragmentation de l'habitat a pour conséquence la création de populations plus petites et plus isolées ; celles-ci sont moins attractives pour les populations de pollinisateurs qui peuvent de plus subir des baisses d'effectif ou des changements de composition (Rathcke & Jules, 1993). Une telle baisse de compétitivité peut avoir des conséquences dramatiques pour des plantes tributaires de pollinisateurs pour leur reproduction. Ainsi, afin de mettre en place des actions efficaces de conservation des populations menacées, il est capital de connaître les modalités de reproduction des petites populations isolées.

La famille des Orchidées est l'une des plus importantes en nombre d'espèces. Elle est connue pour la diversité de ses interactions avec les pollinisateurs (Darwin, 1862 ; Van der Pilj & Dodson, 1966 ; Dressler, 1981 ; Van der Cingel, 2000). De nombreuses études ont mis en avant le rôle du développement urbain et de la fragmentation de l'habitat sur la mise en danger d'espèces sauvages d'Orchidées de différentes parties du globe (Alphonso, 1975 ; Borromeo, 1975 ; Prandhan, 1975 ; Rogaly, 1975). A La Réunion, 7 des 62 espèces végétales menacées et protégées (par arrêté ministériel du 08.II.1987) sont des Orchidées. Dans un souci de protection et de conservation de ces espèces, qui sont de plus soumises à la pression des braconniers, l'Université de La Réunion développe actuellement un projet visant à étudier la distribution géographique, les syndromes de reproduction ainsi que la génétique des populations d'Orchidées dans différents écosystèmes de l'île. Ces informations sont nécessaires pour évaluer la capacité de maintien et d'évolution des espèces, et donc pour la mise en œuvre de stratégies efficaces de conservation. Cet article présente l'étude qui a porté sur la biologie de la reproduction d'une de ces espèces menacées, *Corymborkis corymbis*, avec pour objectifs :

- 1) de déterminer la phénologie et la fécondité de l'espèce ;
- 2) de déterminer les modalités de sa reproduction ;
- 3) d'évaluer les facteurs limitant sa fécondité, en particulier les pollinisateurs.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

SITE D'ÉTUDE

L'archipel des Mascareignes, situé dans le sud-ouest de l'océan Indien, comprend trois îles : La Réunion, Maurice et Rodrigues. La Réunion (55°39'E ; 21°00'S) se situe à environ 800 km à l'est des côtes de Madagascar. L'île, âgée de trois millions d'années, est issue d'un point chaud (Mac Dougall & Chauman, 1969). Son sommet culmine à 3 069 m au Piton des Neiges. Ce gradient altitudinal élevé, combiné à une

topographie complexe, a créé une multitude de conditions écologiques. Cadet (1977) reconnaît principalement sept séries phytoécologiques regroupant chacune de nombreuses communautés végétales.

La Réserve Naturelle de Mare Longue est située sur le territoire de la commune de Saint-Philippe, dans le sud de l'île (55°15'E ; 21°20'S). Elle couvre 68 hectares répartis en 3 parcelles, comprises entre 120 et 700 mètres d'altitude. Elle bénéficie d'une bonne pluviométrie : 3 855 mm de pluie par an enregistrés à la station Météo-France de Saint-Philippe, à 2 km à vol d'oiseau. La partie haute de la réserve, soumise à des brouillards fréquents notamment en fin de journée, bénéficie d'une humidité plus importante. La température moyenne annuelle est de l'ordre de 23° dans la partie basse et elle est comprise entre 19° et 20° dans la partie haute (Cadet & Figier, 1985). La réserve est représentative de la forêt tropicale humide de basse altitude (forêt mégatherme hygrophile selon Cadet, 1977). Elle possède une grande richesse floristique : 155 espèces de plantes à fleurs se distribuent dans 104 genres (Cadet & Figier, 1985). Les 46 espèces d'Orchidées recensées dans la réserve par Cadet et Figier (1985) représentent 25 % de sa flore. On y trouve les Orchidées les plus rares de l'île : *Calanthe candida*, *Liparis purpureascens*, *Phajus longibracteus* et *Corymborkis corymbis*.

MATÉRIEL VÉGÉTAL

Corymborkis Thou. est un genre pantropical comprenant 6 ou 7 espèces, une africaine, une de Madagascar et des Mascareignes et probablement deux espèces asiatiques et trois d'Amérique du sud (Cribb, 1984). *C. corymbis* Thou. est une espèce présente aux Mascareignes, à Madagascar et dans l'Est Africain (Cribb, 1984). C'est une espèce terrestre pérenne, qui pousse préférentiellement dans les endroits sombres des forêts humides de basse altitude et semble affectionner les sols boueux. Elle présente des tiges rigides provenant de rhizomes souterrains et des feuilles plissées de couleur vert sombre. Les fleurs blanches à verdâtres à la base sont regroupées en corymbes axillaires. A La Réunion, *C. corymbis* est une espèce menacée, présente en forêt tropicale au nord et au sud de l'île (Jacob de Cordemoy, 1895 ; Cadet, 1989).

RECENSEMENT ET CHOIX D'UNE POPULATION

La détermination du nombre de populations de *C. corymbis* à la Réunion et leur localisation ont été possibles grâce à la consultation d'ouvrages historiques (Jacob de Cordemoy, 1895), à la consultation des herbiers de La Réunion, de Paris et de Kew Gardens, ainsi que les nombreuses prospections de terrains effectuées durant les 20 dernières années (J. Dupont & A. Jubault notamment). La taille de chaque population a été estimée ou déterminée avec précision selon la nature des données. La population étudiée est celle de la Réserve Naturelle de Mare Longue qui se compose d'une dizaine d'individus florifères et d'une trentaine d'individus non florifères. Tous ces individus sont compris dans un espace d'environ 20 m². Les inflorescences portent de quatre à une trentaine de fleurs. La floraison est intervenue lors de la deuxième quinzaine du mois de mars. L'étude a porté sur la quasi-totalité des fleurs présentes en 2001 (79 fleurs).

PHÉNOLOGIE

Des relevés hebdomadaires du 18 mars au 25 avril 2001 ont permis de déterminer précisément les patrons de floraison et de fructification de la population. A chaque relevé, nous avons noté le nombre de boutons, de fleurs ouvertes et de fruits présents au sein de la population.

TEST DE COMPATIBILITÉ

Des pollinisations manuelles ont été réalisées afin de déterminer le système de compatibilité de *C. corymbis*. Ce test porte sur 17 fleurs réparties sur trois individus, soit 25 % des 79 fleurs de la population. Ces fleurs ont été ensachées au stade bouton dans des sacs à mailles serrées, pour empêcher toute action non désirée des pollinisateurs. Les traitements réalisés sont identifiés à l'aide d'un code couleur en déposant une goutte de peinture acrylique sur le pédicelle de la fleur. Les traitements réalisés sont les suivants : (1) autofertilité : aucune pollinisation manuelle n'est effectuée. Ce traitement permet de vérifier la capacité de l'espèce à s'autoféconder en l'absence de pollinisateurs (5 fleurs) ; (2) autopolinisation : les pollinies d'une fleur sont déposées manuellement sur son propre stigmate afin d'évaluer l'autocompatibilité, c'est-à-dire la capacité des fleurs à s'autoféconder (6 fleurs) ; (3) allopollinisation : les stigmates d'une fleur sont pollinisés manuellement à partir de pollinies provenant d'un autre individu. Ce traitement permet d'évaluer la capacité des plantes à produire des fruits en fécondation croisée (6 fleurs). Deux et quatre semaines après la pollinisation, le nombre de fruits a été relevé.

Deux indices permettant de caractériser le système d'autocompatibilité de l'espèce ont été calculés selon les formules proposées par Lloyd & Schoen (1992). Premièrement, l'indice d'autofertilité permet de traduire la capacité des fleurs à s'autoféconder en l'absence de pollinisateurs. Cet indice correspond au rapport entre le pourcentage de fruits produits par fleur en pollinisation autonome et le pourcentage de fruits produits par fleur en allopollinisation manuelle. Deuxièmement, l'indice d'autocompatibilité correspond au rapport entre le pourcentage de fruits produits par fleur à l'issue de l'autopolinisation manuelle et le pourcentage de fruits produits par fleur en allopollinisation manuelle. Ce second indice permet de mesurer la force du système d'auto-incompatibilité de l'espèce.

FÉCONDITÉ EN MILIEU NATUREL

La fécondité naturelle (production de fruits ou succès reproducteur) représente le nombre de fruits développés par rapport au total des fleurs étudiées. La fécondité naturelle de *C. corymbis* a été quantifiée à partir d'un échantillon de 33 fleurs réparties sur 7 individus. La production de fruits a été relevée deux et quatre semaines plus tard.

LIMITATION DE LA FÉCONDITÉ PAR LES POLLINISATEURS

Aucune observation de pollinisateurs n'a été rapportée jusqu'à ce jour en ce qui concerne le genre *Corymborkis* (Dressler, 1981). Cependant la présence de lon-

gues fleurs pâles, nectarifères, suggère une pollinisation par les papillons de nuit (sphingophilie) (Rasmussen, 1977). Un test de supplémentation de pollen a été réalisé afin de déterminer si l'activité des pollinisateurs est un facteur limitant de la fécondité de *C. corymbis*. Ce traitement, qui consiste à allopolliniser manuellement des fleurs exposées à la visite des pollinisateurs, permet de simuler une activité maximale de ces derniers. Vingt-neuf fleurs réparties sur sept individus ont donc été pollinisées manuellement. La production de fruits a été relevée en même temps que celle de l'étude de la fécondité en pollinisation libre.

RÉSULTATS

NOMBRE ET TAILLE DES POPULATIONS

Huit populations ont été observées sur l'île depuis 1895 : 3 stations dans le nord (commune de St-Denis) et 5 stations dans le Sud (communes de St-Pierre, St-Joseph et St-Philippe) (Tableau I). Aux stations SDe1, SDe2 et SPH1, des relevés effectués à 20 ans d'intervalle montrent que *C. corymbis* se maintient, malgré un peuplement faible (N = 20 à SDe1 en 1989). Cependant, la population SPi1 décrite en 1895 n'a pas été observée depuis. Elle peut être considérée éteinte.

TABLEAU I

Populations de C. corymbis à la Réunion : dates et lieux d'observation, effectifs et sources des données

Code de la Population	Effectif total	Commune	Dates d'observation	Sources
SDe1	9	Saint-Denis	1973	J. Bosser
	—	/	1978	J. Bosser
	20	/	1989	J. Dupont
SDe2	—	Saint-Denis	1972	J. Bosser
	—	/	1972	Th. Cadet
SDe3	10	Saint-Denis	1989	J. Dupont
SPi1	—	Saint-Pierre	1895	J. Cordemoy
	0	/	1989	J. Dupont et J. C. Girard
SPi2	—	Saint-Joseph	1989	J. Dupont
SPH1	—	Saint-Philippe	1985	Th. Cadet
	40	(mare longue)	2002	Cette étude
SPh2	—	Saint-Philippe	1989	J. Dupont
SPh3	—	Saint-Philippe	1989	J. Dupont

PHÉNOLOGIE

L'étude phénologique a porté sur les 79 fleurs des 10 individus étudiés, des relevés hebdomadaires faisant état du nombre de boutons, de fleurs ouvertes et de fruits. On observe que la floraison est très limitée dans le temps : elle s'étale du 25 mars au 11 avril, avec un pic de floraison à 74 fleurs ouvertes le 29 mars (Fig. 1). De plus on note une très forte synchronisation de la floraison des individus. En effet, tous les individus possèdent des fleurs ouvertes le 29 mars 2002.

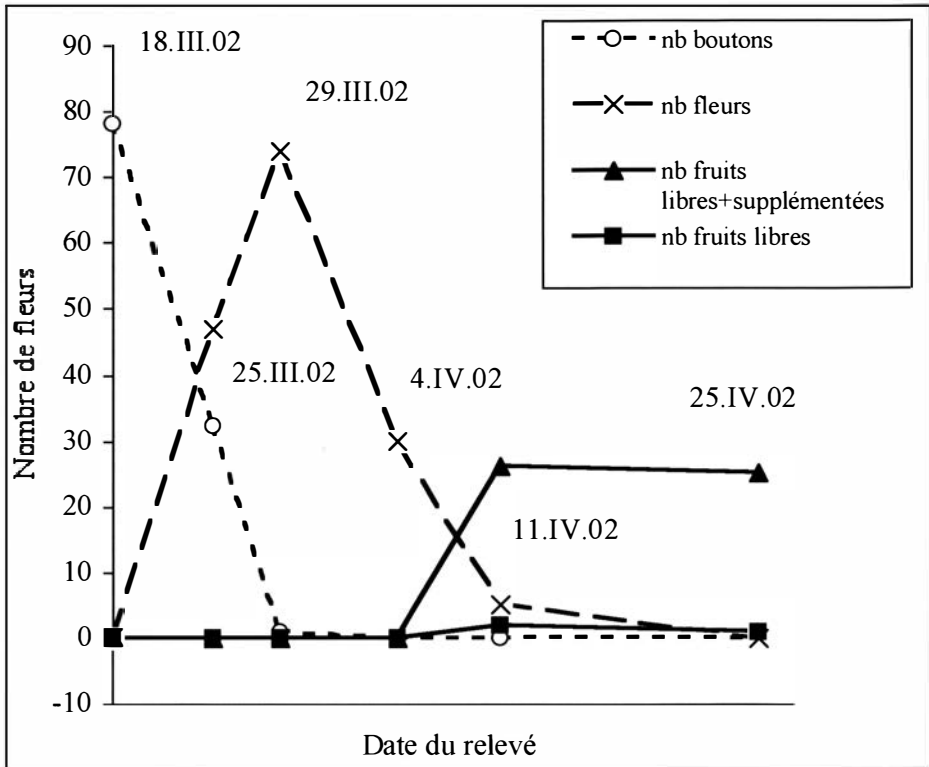


Figure 1. — Phénologie de la population étudiée : nombre de boutons, de fleurs et de fruits (en pollinisation libre et supplémentée) selon la date d'observation.

BIOLOGIE FLORALE

Le nombre de fleurs par inflorescence est de $12,4 \pm 11,1$ ($N = 10$). Les fleurs mesurent $53,00 \pm 1,63$ mm ($N = 3$). Durant les heures d'observation (entre 10 h et 16 h), aucun parfum n'a été détecté. La présence de nectar a été vérifiée visuellement, la colonne de nectar mesure environ 10 mm à partir du fond du tube corollin.

TEST DE COMPATIBILITÉ

Les résultats obtenus (Tableau II) montrent clairement que *C. corymbis* n'est pas autofertile. En effet, le taux de fécondité des fleurs isolées est nul en l'absence de pollinisation. L'espèce nécessite donc l'intervention de pollinisateurs pour sa production de fruits.

L'espèce ne présente pas de système d'incompatibilité stricte, puisque le taux de fécondité après autopollinisation manuelle atteint 33,3 % (2 fruits/6 fleurs). Le taux de fécondité en allofécondation est de 60,0 % (21 fruits/35 fleurs), ces résultats prenant aussi en compte les fleurs traitées en supplémentation de pollen. L'indice d'autocompatibilité est de 0,57.

TABLEAU II

Résultats des expériences de pollinisations manuelles réalisées sur C. corymbis. Le tableau présente les pourcentages de fruits par fleur pollinisée (fécondité). Les chiffres entre parenthèses correspondent respectivement au nombre de fleurs et à celui d'individus traités. Les résultats de la colonne allofécondation comprennent ceux du traitement d'allopollinisation réalisé lors du test de compatibilité (6 fleurs) et ceux du traitement d'allopollinisation réalisé lors du test de limitation de la fécondité (29 fleurs).

Nombre de jours après traitement	Autofertilité (5/3) (%)	Autofécondation (6/3) (%)	Allofécondation (35/10) (%)
13	0,0	33,3	77,1
27	0,0	33,3	60,0

FÉCONDITÉ EN MILIEU NATUREL ET SA LIMITATION PAR LES POLLINISATEURS

Les fleurs ayant reçues manuellement de l'allopollen (traitement de supplémentation) ont une fécondité significativement supérieure ($\chi^2 = 23,05$; $P = 0,0005$) à celles laissées en pollinisation libre (Tableau III). Le taux de fécondité en supplémentation de pollen est 20 fois supérieur (60,0 %) au taux de fécondité en milieu naturel (3,0 %). Ces résultats montrent que la production de fruits est limitée par le dépôt de pollen sur les stigmates, et donc par la fréquence des visites des pollinisateurs.

DISCUSSION

SYSTÈME DE COMPATIBILITÉ

Les résultats montrent clairement que *C. corymbis* n'est que partiellement autocompatible comme en témoigne le faible taux de fructification obtenu en auto-

TABLEAU III

Pourcentage de fruits produits par fleur (fécondité) obtenus en conditions naturelles et suite à des supplémentations de pollen chez C. corymbis. Le tableau présente les pourcentages de fruits par fleur pollinisée (fécondité). Le nombre d'individus et celui de fleurs traitées figurent entre parenthèses.

Nombre de jours après traitement	Pollinisations libres (7/33) (%)	Supplémentation de pollen (10/35) (%)	χ^2	Significativité
13	6,1	77,1	27,15	P < 0,0001
27	3,0	60,0	23,05	P < 0,0001

fécondation manuelle (33,3 %). Le taux de fécondité en allopollinisation atteint 60,0 %, sur un échantillon de 35 fleurs. Ce taux est significativement supérieur à celui obtenu en autopollinisation, ce qui va dans le sens d'un système partiel d'auto-incompatibilité. De plus l'espèce n'est pas autofertile ; elle nécessite donc l'intervention de pollinisateurs pour sa production de fruits.

FÉCONDITÉ ET SA LIMITATION PAR LES POLLINISATEURS

De nombreuses études ont montré que la fécondité des Orchidées est généralement limitée par l'activité des pollinisateurs (Janzen *et al.*, 1980 ; Schemske, 1980 ; Ackerman, 1989 ; Calvo, 1990 a,b , 1993 ; Calvo & Horvitz, 1990 ; Berry & Calvo, 1991 ; Burd, 1994 ; Bartareau, 1995). Sur le site d'étude, 3 % des fleurs étudiées non supplémentées ont initié un fruit. Le dépôt manuel d'allopollen a augmenté significativement la production de fruits à 60 %. Il apparaît donc que le dépôt de pollen compatible est un facteur limitant fortement la production de fruits en conditions naturelles chez *C. corymbis*. Le manque de dépôt de pollen peut être dû à une absence ou une inefficacité des pollinisateurs.

Bien qu'aucune observation de pollinisateurs n'ait été faite sur *C. corymbis*, la présence de fleurs blanches à vert pâle et d'une colonne de nectar, suggère une pollinisation par des sphinx (Rasmussen, 1977). Les sphinx sont généralement attirés à distance par les parfums suaves (type jasmin, frangipanier) émis au crépuscule par les fleurs. Il existe 14 espèces de sphinx à la Réunion, réparties en 11 genres, qui diffèrent en particulier par la longueur de leur proboscis. Il serait donc nécessaire de réaliser des observations crépusculaires ou des piégeages nocturnes de sphinx afin de confirmer la présence de pollinies de *C. corymbis* sur ces pollinisateurs potentiels.

AUTRES FACTEURS LIMITANT LA FÉCONDITÉ

Les orchidées tropicales ont généralement une faible fécondité due essentiellement à des problèmes de transfert de pollen entre plantes compatibles (Neiland & Wilcock, 1998). Néanmoins d'autres facteurs peuvent affecter la fécondité des plantes en milieu tropical. Ce sont notamment des problèmes liés à l'allocation des

ressources (Montalvo & Ackerman, 1987 ; Zimmerman & Aide, 1989 ; Ackerman & Montalvo, 1990), au parasitisme (Ackerman, 1989), à la dépression de consanguinité (Lock & Profita, 1975 ; Catling, 1982).

Nos résultats montrent que si la supplémentation de pollen augmente significativement le taux de fécondité d'un facteur 20, elle ne permet pas d'atteindre une fécondité maximale puisque 40 % des fleurs allopollinisées n'ont pas produit de fruits. D'autres facteurs que la limitation de transfert de pollen compatible limitent donc le succès reproducteur de cette population.

Différentes hypothèses peuvent être émises pour expliquer que près de 42 % des fleurs allopollinisées n'aient pas produit de fruits.

Premièrement, la plante étant capable de se multiplier végétativement par drageonnage (Jubault, comm. pers.), on peut se demander si des pollinisations que l'on pensait *a priori* inter-individus n'étaient pas en réalité des pollinisations intra-individus. Dans ce cas, une incompatibilité partielle pourrait être à l'origine de la faible fécondité observée en allopollinisation.

Deuxièmement, l'herbivorie (Stephenson, 1980 ; Snow & Stanton, 1988), la prédation (Boucher & Sork, 1979 ; Arnold, 1982 ; Haddock & Chaplin, 1982) ou la maladie (Parker, 1987) peuvent aussi faire baisser le succès reproducteur des plantes en conditions naturelles. Nos observations hebdomadaires de la population ont montré que les fleurs chutaient sans que l'on puisse noter de traces de parasitisme ou de prédation. Il semble que ces facteurs, s'ils agissent, ont une faible incidence sur le succès reproducteur de la population étudiée.

Troisièmement, le succès reproducteur des populations d'orchidées peut parfois être limité par la capacité des individus à allouer une quantité suffisante de ressources nécessaires à la maturation de tous les fruits initiés (Montalvo & Ackerman, 1987 ; Zimmerman & Aide, 1989 ; Ackerman & Montalvo, 1990). Ce facteur peut agir à court terme, par l'avortement dans la saison de fruits avant leur maturité, ou par la production de fruits plus petits que la moyenne (Lloyd, 1980 ; Stephenson, 1981). L'allocation des ressources peut aussi s'observer à plus long terme. Ceci est particulièrement vrai chez les espèces à fort taux de fructification. Dans ce cas une plante peut manquer de ressources après une saison où elle a porté beaucoup de fruits. Ceci se traduit l'année suivante par une absence de floraison, une croissance végétative limitée, ou un avortement des fleurs issues de croisements compatibles (Zimmerman & Pyke, 1988 ; Firmage & Cole, 1988 ; Snow & Whigham, 1989 ; Ackerman & Montalvo, 1990 ; Fritz, 1995). N'ayant aucune donnée sur le succès reproducteur de la population l'année précédente, il ne nous est pas possible de conclure sur ce point. Néanmoins, si le succès reproducteur extrêmement faible (3 %) de cette année est représentatif de celui de l'année précédente, il semble peu probable que le manque de ressources disponibles pour la maturation des fruits soit à l'origine de l'échec à la fructification de 40 % des fleurs allopollinisées.

Quatrièmement, l'espèce est faiblement autocompatible et présente un faible taux de fructification en allopollinisation. De nombreux auteurs ont montré que la dépression de consanguinité est généralement plus forte chez les espèces allogames (auto-incompatibles) que chez les espèces autogames. Dans le cas de *C. corymbis*, le faible nombre d'individus reproducteurs (sans doute surestimé du fait de l'existence de rhizomes souterrains) laisse supposer un fort apparentement des individus et un taux élevé de consanguinité. Il serait intéressant d'évaluer l'importance de la dépression de consanguinité chez cette espèce en réalisant des croisements intrapopulation et interpopulation et en mesurant les paramètres de viabilité et de reproduction des descendants.

CONSÉQUENCES POUR LA CONSERVATION

Cette étude de la biologie de la reproduction de *C. corymbis* montre que l'espèce présente un très faible taux de fécondité en milieu naturel (3 %), expliqué en grande partie par une absence ou une inefficacité des pollinisateurs. Dans un but de conservation, il est nécessaire de procéder à un suivi régulier des populations. Des pollinisation manuelles pourraient aussi être effectuées afin d'augmenter la production de graines et peut-être permettre une augmentation de la taille de la population. L'habitat est un autre facteur à prendre en compte pour la conservation des espèces. Dans le cas de la population de *C. corymbis* à Mare-Longue, bien que la station bénéficie du statut de réserve naturelle, les invasions biologiques par des pestes végétales constituent un facteur très préoccupant pour le maintien de la population. En effet, depuis quelques années, on observe une forte progression d'espèces envahissantes aux abords de la réserve et parfois même à l'intérieur. C'est un problème d'autant plus sérieux que la réserve est entourée par un milieu anthropisé et ouvert, favorable aux plantes envahissantes. Par exemple, la vigne marronne (*Rubus alcaefolius*) prolifère le long des zones de délimitation entre la réserve et les zones déboisées, sur les bas-côtés de la route. Elle apparaît même en pleine forêt, à la faveur d'un faible développement d'arbres, en raison de son caractère héliophile (Cadet & Figier, 1985). Or la population de *C. corymbis* est à proximité de la route forestière, ce qui la fragilise vis-à-vis des plantes envahissantes. Deux autres sous-arbrisseaux semblent menacer cette population. Ce sont *Clidemia hirta* et *Ardisia crenata* qui, bien que se développant préférentiellement en situation anthropisée, sont capables d'envahir le sous-bois de la forêt tropicale humide et d'occasionner de fortes pertes au niveau de la strate herbacée. Des populations denses de ces deux espèces existent dans un périmètre de moins de 100 m autour de la population. Il est donc impératif de surveiller de très près la progression de ces espèces aux alentours de la population et de réfléchir d'ores et déjà à une méthode de lutte dans le cas d'une invasion de la population.

De plus, la population occupe actuellement une surface de 20 m². Par conséquent, la chute d'un arbre sur la population pourrait la faire disparaître. Par ailleurs, la pression exercée par les braconniers est forte, puisque cette petite population est située près d'un sentier. C'est pourquoi il serait intéressant d'implanter une autre population de *C. corymbis* dans un autre site de la réserve présentant des caractéristiques écologiques identiques à celui abritant la population actuelle. Cette implantation pourrait être effectuée de deux manières : par dispersion de graines issues de la population actuelle ou par transplantation d'individus. Une des conditions de la réussite de cette transplantation est que la nouvelle population ne soit pas constituée d'individus dispersés mais d'un groupe dense d'individus florifères (Spira, 2001). En effet, les plantes dépendant des pollinisateurs ont généralement un succès reproducteur plus important lorsque la population est dense, puisqu'elle est alors plus attractive pour les pollinisateurs.

Parallèlement, il serait intéressant d'étudier les problèmes de consanguinité chez cette espèce. En effet, il pourrait se poser un problème de dépression de consanguinité, puisque la nouvelle population serait issue d'une population déjà réduite, pour laquelle on suspecte un fort taux d'apparentement. On pourrait alors envisager d'implanter aussi des individus provenant d'autres stations.

RÉFÉRENCES

- ACKERMAN, J.D. (1989). — Limitation to sexual reproduction in *Encyclia krugii* (Orchidaceae). *Systematic Botany*, 14 : 101-109.

- ACKERMAN, J.D. & MONTALDO, A. M. (1990). — Short- and long-term limitations to fruit production in a tropical orchid. *Ecology*, 71 : 263-272.
- ALPHONSO, A.G. (1975). — The role of the botanic gardens in the conservation of orchid species. *Proc. Eighth World Orchid Conf.* : 323-325. German Orchid Society Inc, Frankfurt.
- ARNOLD, R.M. (1982). — Pollination, predation and seed set in *Linaria vulgaris* (Scrophulariaceae). *Am. Midl. Nat.*, 11 : 838-840.
- BARTAREAU, T. (1995). — Pollination limitation, cost of capsule production and the capsule-to-flower ratio in *Dendrobium monophyllum* F. Muell. (Orchidaceae). *Austr. J. Ecol.*, 20 : 257-265.
- BERRY, P.E. & CALVO, R.N. (1991). — Pollinator limitation and position dependant fruit set in the high Andean *Myrodmodes colchilare* (Orchidaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 174 : 93-101.
- BORROMEO, C.R. (1975). — The urgent need for the conservation of Philippine orchid species. *Proc. Eighth World Orchid Conf.* : 323-325. German Orchid Society Inc, Frankfurt.
- BOUCHER, D.H. & SORK, V.L. (1979). — Early drop of nuts in response to insect infestation. *Oikos*, 33 : 440-443.
- BURD, M. (1994). — Bateman's principle and plant reproduction : the role of pollen limitation in fruit and seed set. *Bot. Rev.*, 60 : 89-137.
- CADET, J. (1989). — *Les Orchidées de La Réunion : joyaux de nos forêts*. Nouvelle Imprimerie Dyoni-sienne. France.
- CADET, T. (1977). — *La Végétation naturelle de l'île de La Réunion : étude phyto-écologique et phyto-sociologique*. Thèse d'état. Académie d'Aix-Marseille.
- CADET, T. & FIGIER, J. (1985). — *Réserve Naturelle de Mare Longue. Etude floristique et écologique*. Ed. Université de La Réunion.
- CALVO, R.N. (1990a). — Inflorescence size and fruit distribution among individuals in three orchid species. *Am. J. Bot.*, 77 : 1378-1381.
- CALVO, R.N. (1990b). — Four-year growth and reproduction of *Cyclopogon cranichoides* (Orchidaceae) in South Florida. *Am. J. Bot.*, 77 : 736-41.
- CALVO, R.N. (1993). — Evolutionary demography of orchids : intensity and frequency of pollination and the cost of fruiting. *Ecology*, 74 : 1033-1042.
- CALVO, R.N. & HORVITZ, C.C. (1990). — Pollinator limitation, cost of reproduction and fitness in plants : A transition-matrix demographic approach. *Am. Nat.*, 136 : 499-516.
- CATLING, P.M. (1982). — Breeding systems of northeastern North American *Spiranthes* (Orchidaceae). *Can. J. Bot.*, 60 : 3017-3039.
- CRIBB, M.A. (1984). — *Flora of Tropical East Africa*. Polhill Ed, Rotterdam.
- DARWIN, C. (1862). — *On the various contrivances by which British orchids are fertilized by insects*. John Murray. London.
- DRESSLER, R.L. (1981). — *The orchids : their classification and natural history*. Harvard University Press. Cambridge.
- FIRMAGE, D.H. & COLE, F.R. (1988). — Reproductive success and inflorescence size of *Calopogon tuberosus* (Orchidaceae). *Am. J. Bot.*, 5 : 1373-1377.
- FRITZ, A.L. (1995). — *Floral evolution in deceit-pollinated orchids*. Comprehensive Summaries of Uppsala. Dissertations from the Faculty of Science and Technology 158.
- HADDOCK, R.C. & CHAPLIN, S.J. (1982). — Pollination and seed production in two phonologically divergent prairie legumes (*Baptisia leucophea* and *B. eucantha*). *Am. Midl. Nat.*, 108 : 175-186.
- JACOB DE CORDEMOY, E. (1895). — *Flore de l'île de La Réunion*. Klincksiek Ed., Paris.
- JANZEN, D.H., DE VRIES, P., GLADSTONE, D.E., HIGGINS, M.L. & LEWINSOHN, T.M. (1980). — Self and cross-pollination of *Encyclia cordigera* (Orchidaceae) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Biotropica*, 12 : 72-74.
- LLOYD, D.G. (1980). — Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of serial adjustments of maternal investment during one reproductive session. *New Phytol.*, 86 : 69-79.
- LLOYD, D.G. & SCHOEN, D.J. (1992). — Self- and cross-fertilization in plants. I. Functional aspects. *Int. J. Plant Sci.*, 153 : 358-369.
- LOCK, J.M. & PROFITA, J.C. (1975). — Pollination of *Eulophia cristata* (Sw.) Steud. (Orchidaceae) in Southern Ghana. *Acta Botanica Neerlandica*, 24 : 135-138.
- LOOPE, L.L., HAMMAN, O. & STONE, C.P. (1988). — Comparative conservation biology of oceanic archipelagos, Hawaii and Galapagos. *Bioscience*, 38 : 272-282.
- MAC DOUGALL, I. & CHAUMAN, F.H. (1969). — Isotopic dating and geomagnetic polarity studies on volcanic rocks from Mauritius, Indian Ocean. *Geol. Soc. A. Bull.*, 80 : 1419-1442.

- MONTALVO, A.M. & ACKERMAN, J.D. (1987). — Limitations to fruit production in *Ionopsis urticularioides* (Orchidaceae). *Biotropica*, 19 : 24-31.
- NEILAND, M.R. & WILCOCK, C.C. (1998). — Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. *Am. J. Bot.*, 85 : 1657-1671.
- PARKER, M.A. (1987). — Pathogen impact on sexual vs. asexual reproductive success in *Arisaema triphyllum*. *Am. J. Bot.*, 74 : 1758-1763.
- PRANDHAN, G.M. (1975). — Habitat destruction of Himalayan orchid jungles. *Proc. Eighth World Orchid Conf.* : 323-325. German Orchid Society Inc, Frankfurt.
- RASMUSSEN, F.N. (1977). — The genus *Corymborkis* Thou. (Orchidaceae), a taxonomic revision. *Botaniska Tidsskrift*, 71 : 161-192.
- RATHCKE, B. & JULES, E.S. (1993). — Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. *Current Science*, 65 : 273-277.
- ROGALY, J.M. (1975). — Ecology and conservation of sub-tropical orchids of Southern Africa – mainly Natal province. *Proc. Eighth World Orchid Conf.* : 323-325. German Orchid Society Inc, Frankfurt.
- SCHEMSKE, D.W. (1980). — Evolution of floral display in the orchid *Brassavola nodosa*. *Evolution*, 34 : 489-493.
- SNOW, A.A. & STANTON, M.L. (1988). — Aphids limit fecundity of a weedy annual (*Raphanus sativus*). *Am. J. Bot.*, 75 : 589-593.
- SNOW, A.A. & WHIGHAM, D.F. (1989). — Cost of fruit and flower production in *Tipularia discolor* (Orchidaceae). *Ecology*, 70 : 1286-1293.
- SPIRA, T.T. (2001). — Plant-pollinator interaction : a threatened mutualism with implications for the ecology and management of rare plants. *Natural areas Journal*, 21 : 78-88.
- STEPHENSON, A.G. (1980). — Fruit set, herbivory, fruit reduction and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Ecology*, 61 : 57-64.
- STEPHENSON, A.G. (1981). — Flower and fruit abortion : proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 12 : 253-279.
- VAN DER CINGEL, N.A. (2000). — *An Atlas of orchid pollination*. Balkema, Rotterdam.
- VAN DER PILJ, L. & DODSON, C.H. (1966). — *Orchids flowers : their pollination and evolution*. University of Miami. Coral Gables, Florida.
- VITOUSEK, P.M. (1988). — Diversity and biological invasions of oceanic islands. Pp. 181-189, in : E.O. Wilson (ed.) *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, DC.
- ZIMMERMAN, J.K. & AIDE, T.M. (1989). — Patterns of fruit production in a Neotropical orchid : pollinator vs resource limitation. *Am. J. Bot.*, 76 : 67-73.
- ZIMMERMAN, J.K. & PYKE, G.H. (1988). — Experimental manipulations of *Polemonium foliosissimum* : effects on subsequent nectar production, seed production and growth. *J. Ecol.*, 76 : 777-789.