

DYNAMIQUE D'UN ARBRE INTRODUIT À MAYOTTE,
LITSEA GLUTINOSA (LAURACEAE) :
UNE ESPÈCE ENVAHISSANTE ?

Frédéric A. JACQ¹, Annette HLADIK² & Ronald BELLEFONTAINE³

SUMMARY. — *Dynamics of the introduced tree Litsea glutinosa (Lauraceae) in Mayotte Island : Is it an invasive species? — Litsea glutinosa* (Lour.) C.B. Rob, the Indian laurel, is a dioecious tree from Australasia which has been introduced on Mayotte and has proliferated during the era of sugar cane plantations (1841-1880). Efficiently dispersed by the Brown Lemur (*Eulemur fulvus*) and by numerous birds, this Lauraceae species now spreads into the humid area and it is present in the last remaining « natural » fragmented forests of the island. This tree, ranging from 10 to 15 meters in height, is mostly found on the wetter (rainfall > 1 500 mm/year) northern part of the island. This study analyses the population dynamics of *Listea glutinosa* between 1996 and 2002 in the remains of the mesophilous and ombrophilous forests, as well as the importance of vegetative reproduction in certain populations. *L. glutinosa* proliferates in protected forests, particularly in semi-dry forests where it can take advantage of the more open forest structure. Because of its light-demanding temperament, *L. glutinosa* needs an opening in the forest canopy to settle down and grow. The tree's invading nature, however, is due partially to its capability to reproduce vegetatively; over half of the stems are produced by vegetative reproduction, mostly root-suckering. This species could lead to a specific loss of biodiversity in « natural » areas, but is not considered as a pest by local inhabitants, because of its frequent utilization, especially as fodder.

RÉSUMÉ. — *Litsea glutinosa* (Lour.) C.B. Rob., l'avocat marron, est un arbre dioïque d'Australasie qui a été introduit à Mayotte et multiplié à l'époque de la canne à sucre (1841-1880). Disséminée efficacement par les lémuriens (*Eulemur fulvus*) et par de nombreux oiseaux, cette Lauraceae s'est étendue sur toute la zone humide et est présente dans les dernières forêts « naturelles » fragmentées de l'île. Cet arbre de 10 à 15 mètres de hauteur se concentre actuellement dans les deux-tiers nord plus arrosés (pluviosité > 1 500 mm/an) de Mayotte. Ce travail analyse la dynamique entre 1996 et 2002 des populations de *Litsea glutinosa* établies dans les reliquats de forêt mésophile et ombrophile et la part de la multiplication végétative dans certaines populations. *L. glutinosa* prolifère dans les réserves forestières et particulièrement en forêt semi-sèche en fonction de la structure forestière plus ou moins ouverte. Par son tempérament héliophile, cette espèce nécessite une perturbation pour croître et se fixer en forêt. Sa persistance et son caractère envahissant sont dus en partie à sa possibilité de multiplication végétative à l'origine de plus de la moitié des fûts, principalement par drageonnage. Cette espèce constitue un risque d'appauvrissement spécifique dans les zones « naturelles » sans pour autant être considérée par les mahorais comme une peste en raison de sa fréquente utilisation en particulier comme plante fourragère.

L'avocat marron, *Litsea glutinosa*, est un arbre à croissance rapide originaire d'Australasie, introduit au XIX^e siècle dans plusieurs îles de l'océan Indien où l'extraction du

¹ E-mail : Jacq_fred@hotmail.com

² Pour toute correspondance, CNRS/MNHN, UMR 5145, Eco-anthropologie et Ethnologie, 4, av. du Petit Château, F-91800 Brunoy. E-mail : hladik@mnhn.fr

³ CIRAD FORET Programme Forêts Naturelles, Campus International de Baillarguet, F-34398 Montpellier Cedex 5. E-mail : ronald.bellefontaine@cirad.fr

sucres de canne exigeait une forte consommation de bois-énergie. À Mayotte (Collectivité départementale, France), on suppose que l'introduction a eu lieu entre 1841 et 1880, période correspondant à l'expansion des surfaces de culture. À la Réunion, cette espèce n'est pas répertoriée avant Jacob de Cordemoy (1895) qui signale dans sa flore qu'elle participe déjà pour une part importante à la constitution des fourrés à *Leucaena glauca*, autre espèce introduite. À l'île Maurice, cet arbre, appelé « Bois d'Oiseau », est signalé comme introduit dès 1775 (Lorence & Sussman, 1986).

Sur l'île de Mayotte, l'analyse des photographies aériennes prises en 1997 (Vionnet Fuasset, 2002) confirme l'importance des recrus de *L. glutinosa* observée sur les premières photographies de 1950 et de 1969 (Jamet, 1979 in Raunet, 1992) : les peuplements monospécifiques (Fig. 1) occupent à eux seuls 7,8 % des 374 km² de la surface totale, soit 3 000 ha, dont les 2/3 se situent dans la zone nord, la plus humide (précipitations annuelles supérieures à 1 500 mm). Sur cette île montagneuse, les reliquats fragmentés de forêts naturelles ou peu dégradées ont été regroupés dans 23 réserves forestières totalisant 5 570 ha. Ces réserves créées en 1967, soumises à un régime forestier particulier, ne correspondant pas à un statut de protection, incluent non seulement les forêts dites « naturelles », mais également des forêts secondaires où abondent *L. glutinosa*. Les dernières forêts autochtones ne couvrent que 1 118 ha, soit 5 % du territoire (Pascal, 1997, 2002).

Comme pour beaucoup d'espèces dites « envahissantes » (*sensu* Cronk & Fuller, 1995) à forte production de fruits, la dissémination de *L. glutinosa* est assurée par endozoochorie. Les fruits de cette espèce sont riches en lipides comme ceux de l'avocatier (*Persea americana*), une autre Lauraceae. Leur présence attire non seulement les oiseaux et les chauves-souris, mais également le lémurien de Mayotte (*Eulemur fulvus*) particulièrement abondant dans les zones humides (Tarnaud & Simmen, 2002) et dont l'efficacité relative de l'endozoochorie a été montrée par des expériences de germination des noyaux ingérés (Jacq, 2002). Par ailleurs, les capacités de multiplication végétative, très importantes, pourraient aussi participer au caractère envahissant de cette espèce. Présent dans les milieux anthropisés, très favorisé et presque « cultivé » dans les jachères, *L. glutinosa* va-t-il demeurer dans les réserves forestières, voire se multiplier par ensemencement des graines et/ou par multiplication végétative ?

Pour appréhender le devenir des *L. glutinosa* installés dans diverses réserves forestières de l'île de Mayotte, nous avons étudié la dynamique de ses populations à partir des parcelles permanentes mises en place de 1996 à 1997 (Pascal, 1997) par l'équipe du S.E.F. (Service de l'Environnement et de la Forêt, Direction de l'Agriculture et de la Forêt).

SITES, MATÉRIEL ET MÉTHODES

SITES D'ÉTUDE

L'île de Mayotte, d'origine volcanique, est située au niveau du 13^e parallèle sud, à 450 km des côtes africaines et à 350 km de Madagascar. Le climat est de type tropical humide insulaire. Le relief est peu élevé (le principal sommet atteint 660 m), mais très tourmenté avec de fortes pentes. Les cyclones sont peu fréquents, mais peuvent être occasionnellement destructeurs. La zone sud « sous le vent », est relativement sèche (pluies < 1 000 mm/an) et les populations de *L. glutinosa* ne peuvent survivre. La flore de Mayotte qui, à ce jour, compte 629 plantes vasculaires indigènes, est riche, compte tenu de la faible surface de l'île : densité de 154 espèces par km² (Pascal, 2002).

La dynamique des peuplements de *L. glutinosa* a été étudiée sur une partie (soit 4,5 ha) des parcelles permanentes mises en place de 1996 à 1997 dans six réserves forestières (Fig. 1) représentant trois formations végétales : trois en zone de forêt humide ombrophile (pluies env. 2 000 mm/an), à Convalence (0,6 ha), à Hachirongou (0,5 ha) et à Combani (1 ha), deux en zone mixte (forêt mésophile de transition, pluies env. 1 500 mm/an) à Sohoa (0,5 ha et 1 ha) et une à Dapani (0,5 ha). À titre comparatif, trois relevés de faible surface (0,4 ha) ont été pris en compte dans les forêts fragmentées du Bénara, en zone ombrophile, où dominent de vieux manguiers (*Mangifera indica*, autre espèce introduite). L'ensemble des transects réalisés par Pascal (1997) — sur la base unitaire de placettes de 0,1 ha (50 m × 20 m), continues ou discontinues selon la configuration du terrain, dans les zones forestières visiblement les plus intactes —, couvrait 11,1 ha, soit environ 1 % de la surface totale des réserves et sur cet échantillonnage, 6,6 ha comprenaient plus de 90 % d'espèces indigènes et donc peu de *L. glutinosa*.

L'ESPÈCE ÉTUDIÉE

Comme souvent pour les espèces à large distribution géographique, d'autant plus large qu'elles ont été introduites dans plusieurs régions, la position taxinomique de l'avocat marron dans les flores publiées est très variable. Dans la Flore de Madagascar et des Comores (incluant Mayotte), Kostermans (1950) qui avait réservé à

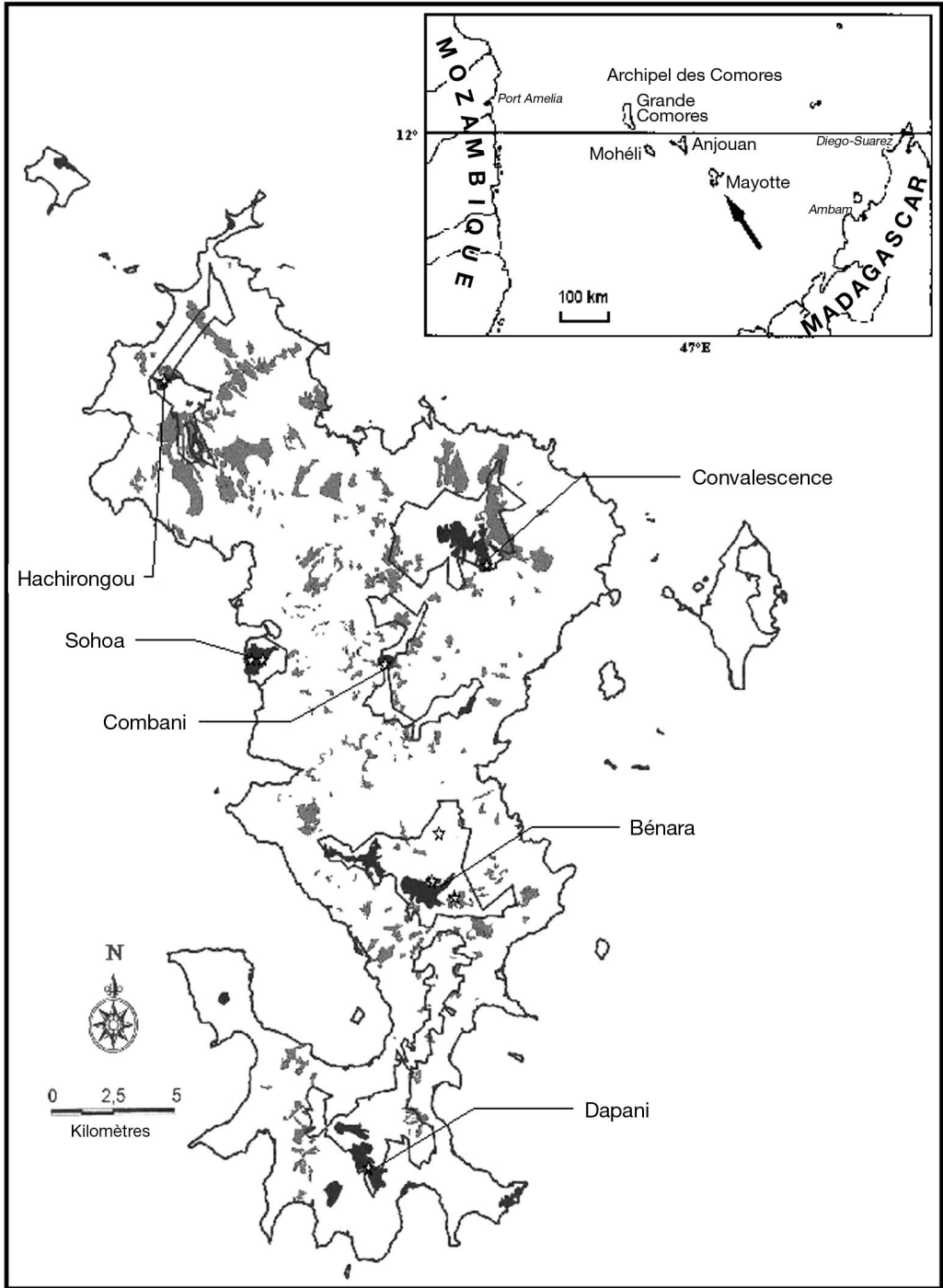


Figure 1. — Zones à *Litsea glutinosa* (en gris) et localisation des relevés (étoiles) sur les terrains d'étude dans les massifs forestiers de l'île de Mayotte (limites des réserves en traits gras), incluant (en noir) les surfaces de forêts « naturelles » (modifié de Vionnet-Fuasset, 2002, DAF/SEF).

l'avocat marron, en tant qu'espèce introduite, une place des plus succinctes au sein de la famille des Lauraceae ne faisait que mentionner un nom, *Litsea tersa*, sans même citer les noms d'auteurs. Ce nom a été utilisé par d'autres scientifiques, notamment par Tattersal en 1977 à propos du régime alimentaire du lémurien de Mayotte. La Flore de Madagascar n'a pas été révisée, mais lorsque, en 1982, Kostermans publie un chapitre sur cette famille pour la Flore des Mascareignes (La Réunion, Maurice, Rodrigues), l'avocat marron porte le nom de *L. glutinosa* (Lour.) C.B. Rob. et de même, lorsqu'il publiera en 1995 les Lauraceae dans la *Flora of Ceylon*. Le genre *Litsea* comprend, en fait, un très grand nombre d'espèces (plus de 400) réparties dans toutes les aires tropicales et subtropicales, excepté en Afrique (Lemmens *et al.*, 1995). Dans les îles de l'océan Indien, seule une autre espèce, *L. monopetalata*, originaire de Chine, a été introduite. On la trouve notamment à Maurice où elle est considérée comme envahissante ainsi qu'à la Réunion où elle est présente dans une localité en peuplement monospécifique mais apparemment, à ce jour, non « invasif » à grande échelle.

Dans son milieu d'origine, *L. glutinosa* est une espèce très polymorphe. Par exemple, au Sri Lanka, Kostermans (1995) décrit trois variétés : une forme à grandes feuilles poilues, une deuxième à grandes feuilles glabres et une troisième forme à petites feuilles spatulées. La variété à petites feuilles de l'île Hainan en Chine, nommée par Merrill (1906) *L. glutinosa* var. *brideliifolia* est citée dans la Flore des Mascareignes comme étant probablement présente à la Réunion. Les introductions dans les îles de l'océan Indien ont pu se faire à des dates et avec des provenances différentes ; et seule une analyse d'ADN permettrait de déterminer la variabilité génétique. À Mayotte, l'élagage à but fourrager du *L. glutinosa* provoque, chez de nombreux individus, des traumatismes qui entraînent des modifications morphologiques importantes dont l'ensemble peut être décrit comme « un syndrome d'épuisement » (visible par une miniaturisation des productions aériennes : feuilles, fruits) mais qui ne donne pas lieu à la distinction de variétés.

ANALYSE DE LA DYNAMIQUE

Chaque arbre de diamètre supérieur ou égal à 10 cm (à hauteur de poitrine, soit à 1,3 m) avait été mesuré en 1995-96 et marqué à la peinture (mesures faites au compas forestier). Les *L. glutinosa* ont été identifiés de nouveau et remesurés en mai-juin 2001 (à l'aide d'un mètre ruban) pour calculer l'accroissement du diamètre ou repérer les arbres morts. A l'emplacement de chaque individu survivant, un indice lumineux a été estimé, variant de 1 à 4 pour une intensité lumineuse croissante, estimée selon l'ouverture de la canopée (qui dépend de la hauteur des arbres dominants, de la présence de chablis ou de la proximité d'un chemin).

Les nouvelles tiges de diamètre supérieur à 10 cm ainsi que les nouvelles perches entre 5 et 10 cm de diamètre ont été mesurées en juin-juillet 2001 dans les trois formations végétales étudiées, sur 4 transects qui couvraient 2,2 ha ; puis en juin 2002, après le passage d'une tornade tropicale, trois transects dans deux massifs (2,1 ha) ont été étudiés à nouveau.

ANALYSE DE LA MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE

Sachant que *L. glutinosa* est une espèce qui a la capacité de se multiplier végétativement, chaque tronc de plus de 10 cm de diamètre, mesuré à nouveau en 2001, a été observé au niveau du collet pour quantifier le pourcentage de rejets de souche.

En milieu anthropisé, dans un fourré au bord d'un sentier, des expériences de coupe de 40 jeunes tiges de *L. glutinosa* (diamètre moyen de 1,3 cm au collet) ont été effectuées selon deux modalités, à la base et à 30 cm au-dessus du collet. Un suivi de la croissance des rejets de souche a été assuré de mai 2001 à juin 2002.

Enfin, des excavations partielles ont été effectuées au pied de chaque tronc de diamètre supérieur à 5 cm, en forêt mésophile sur 0,5 ha et en forêt de manguiers sur 0,1 ha, pour analyser le réseau racinaire (jusqu'à une distance de 6 m de l'arbre-mère) et estimer la part de la multiplication due au drageonnage (*sensu* Bellefontaine *et al.*, 2002). Pour certaines espèces, les drageons s'affranchissent ultérieurement de l'arbre-mère par l'auto-amputation, la dégénérescence localisée de la racine-mère et par la formation de leur propre système racinaire (Bellefontaine & Monteuis, 2002). Des observations ponctuelles concernant l'affranchissement des drageons ont été réalisées.

RÉSULTATS

ACCROISSEMENT

Dans l'ensemble des réserves, sur 216 *L. glutinosa* mesurés en 1996, 181 ont été mesurés à nouveau en 2001, 35 étant morts ou disparus (Tableau I).

Compte tenu de l'homogénéité relative de la taille des troncs (majorité des diamètres de 10 à 20 cm, rarement plus de 40 cm), l'accroissement moyen annuel a été calculé ; il est de 0,5 cm avec une grande variabilité individuelle ($\sigma = 0,4$; $n = 181$). En fait, la vitesse de croissance des troncs et l'indice lumineux individuel tel que nous l'avons estimé sont très significativement corrélés ($r = 0,55$, $\alpha = 0,1$ %, $p < 0,0001$). Par ailleurs, selon les sites, nous constatons un accroissement annuel significativement plus important en forêt mésophile (0,7 cm) qu'en forêt ombrophile (0,5 cm ; test z bilatéral, $\alpha = 5$ %, $p = 0,006$). Comparativement, l'accroissement calculé au Bénara, sous le couvert des manguiers, est le plus faible (0,2 cm, $\sigma = 0,2$; $n = 63$; test z bilatéral, $\alpha = 5$ %, $p < 0,0001$) et nous verrons que la mortalité y est la plus forte.

TABLEAU I

Dynamique des populations de Litsea glutinosa (mortalité, recrutements, accroissements) dans 6 massifs forestiers de Mayotte et résultats des observations sur la multiplication végétative (rejets de souches et drageons). La forêt mésophile de Sohoa a été étudiée sur deux parcelles a (0,5 ha) et b (1 ha, plus humide) et les forêts de manguiers du Bénara sur trois petites parcelles a (0,1 ha), b (0,2 ha) et c (0,1 ha)

Types de végétation		Forêts ombrophiles				Forêts mésophiles				Forêts ombrophiles				Total ou moyenne
		Pluies > 2 000 mm/an				Pluies > 1 500 mm/an				à Manguiers				
Massifs forestiers		Convalescence	Hachirongou	Combani	Total ou moyenne	Sohoa		Dapani	Total ou moyenne	Benara			Total ou moyenne	Total ou moyenne
						a	b			a	b	c		
Surface de relevé (ha)		0,6	0,5	1	2,1	0,5	1	0,5	2	0,1	0,2	0,1	0,4	4,5
Effectif initial*	1996	18	37	21	76	16	30	31	77	6	16	41	63	216
	1996-2001	0	2	2	4	2	4	2	8	2	5	16	23	35
Effectifs morts	2001-2002	2	-	-	2	2	4	-	6	-	-	-	-	8
	1996-2001 (%/an)	0	1,1	1,9	1,1	2,5	2,7	1,3	2,1	6,7	6,3	7,8	7,3	3,2
Mortalité	2001-2002 (%/an)	10	-	-	10	9	9,7	-	9,5	-	-	-	-	9,6
	1996-2001 (Nb)	2	-	-	2	8	15	-	23	2	-	-	2	27
Recrutements	1996-2001 (%/an)	2,2	-	-	2,2	10	10	-	10	6,7	-	-	6,7	7,7
	2001-2002 (Nb)	1	-	-	1	1	8	-	9	-	-	-	-	10
	2001-2002 (%/an)	5	-	-	5	4,5	19,5	-	14,3	-	-	-	-	12
Effectifs en	2001	20	-	-	-	22	41	-	-	6	-	-	-	-
	2002	19	-	-	-	21		45		-	-	-	-	-
Accroissement diamètre (cm/an)		0,6	0,6	0,4	0,5	0,7	0,7	0,7	0,7	0,5	0,4	0,2	0,2	0,5
Bilan surface terrière	1996-2001 (m ²)	0,08	-	-	0,08	0,02	0,27	-	0,29	0	-	-	0	0,37
	2001-2002 (m ²)	0,03	-	-	0,03	0,07	0,14	-	0,21	-	-	-	-	0,24
Rejets de souche	Nb	0	4	1	5	6	3	5	14	0	0	3	3	22
	(%)	0	11,4	5,3	7,4	40	11,5	17,2	20	0	0	12	7,5	12,2
Drageons	Nb	-	-	-	-	9	-	-	-	3	-	-	-	12
	%	-	-	-	-	40	-	-	-	50	-	-	-	43

* Effectif initial relevé en 1996 d'après les travaux de O. Pascal (1997).

MORTALITÉ ET RECRUTEMENT

La mortalité annuelle moyenne de *L. glutinosa* calculée à Mayotte sur 5 ans et sur l'ensemble des sites est de 3,2 %. Elle est du même ordre de grandeur que celle observée en général dans d'autres forêts tropicales où elle varie de 1 à 2 % (Leigh, 1999). En fait, elle varie selon les localités (Tableau I), étant quasi nulle à Convalescence ; elle oscille entre 1,1 et 2,7 % par an dans les autres sites mais atteint plus de 7 % dans le sous-bois des manguiers, au Bénara, (sur les 63 individus en 1996, 23 étaient morts en 2001). La mortalité calculée à nouveau en juin 2002 à Convalescence et à Sohoa, est plus forte que durant la période précédente (env. 10 %).

Pendant la première période d'observation portant sur 5 ans (1996-2001), le taux de recrutement moyen des *L. glutinosa*, calculé sur 2,2 ha (Convalescence, Sohoa et Bénara), est de 7,7 % par an (Tableau I). En forêt dense ombrophile, le recrutement est faible (2,2 % par an), alors qu'il atteint 10 % en forêt mésophile.

Entre juillet 2001 et juin 2002, la dynamique de la population (sur 2,1 ha de forêts mésophile et ombrophile) est plus forte que la moyenne calculée précédemment sur 5 ans. Le recrutement atteint 5 % à Convalescence (forêt ombrophile) où la mortalité passe à 10 %. De même en forêt mésophile, le transect de la zone la plus sèche de Sohoa présente des taux de recrutement et de mortalité doubles des moyennes calculées sur 5 ans. Les mortalités semblent dues aux suites de la tempête tropicale survenue en mai 2002 et le taux de recrutement élevé correspond à la présence de la grande quantité de perches (5 à 10 cm de diamètre) que nous avons recensées en 2001. Une seule parcelle (0,1 ha) a été étudiée au Bénara (forêt à manguiers) pour le recrutement. Le taux de 6,7 % par an, calculé sur 5 ans, est identique pour le recrutement et pour la mortalité. La population de *L. glutinosa* (seulement 6 individus en 1996) y semble donc en équilibre, alors que dans les deux autres formations, l'espèce continue de s'accroître en effectif et en surface terrière (+ 0,08 m² à Convalescence, + 0,02 m² à Sohoa a et surtout + 0,27 m² à Sohoa b en zone plus humide).

STRUCTURES ET DENSITÉS DES PEUPELEMENTS

Les variations concernant la structure des populations sur 6 ans (1996-2002) de *L. glutinosa* ont été analysées dans deux réserves forestières, respectivement en forêt mésophile à Sohoa et en forêt ombrophile à Convalescence (Fig. 2). La structure par classes de diamètre montre que les populations dans ces deux milieux se régénèrent régulièrement.

En forêt mésophile, la densité moyenne (calculée sur 1,5 ha) des *L. glutinosa* de diamètre supérieur à 10 cm était en 1996 de 30 tiges par ha (sur un total de 750 individus pour l'ensemble des espèces ligneuses). En 2001, cette densité moyenne était de 42 individus par ha pour atteindre 44 en 2002 (sur 738 individus par ha en 2002, toutes espèces confondues).

En forêt ombrophile, la densité moyenne (calculée sur 0,6 ha) des *L. glutinosa* de plus de 10 cm de diamètre était en 1996 également de 30 tiges par ha (sur 965 individus/ha pour l'ensemble des espèces). En 2001, puis en 2002, la densité a peu varié avec respectivement 33 et 32 individus par hectare (sur 1 135 individus par ha en 2002, toutes espèces confondues).

L. glutinosa constitue la principale espèce de l'étage dominé des forêts à manguiers, avec un diamètre moyen estimé de 10 cm et une densité évaluée à environ 160 tiges par ha sur 3 placettes discontinues (0,4 ha).

Le nombre de perches (diamètre entre 5 et 10 cm) était, en 2001, de 133 par ha en forêt mésophile et de 65 par ha en forêt ombrophile, ce qui montre une régénération plus importante en forêt mésophile. Les jeunes pousses de l'année, semis ou rejets, sont fréquemment présentes en sous-bois, leur densité pouvant atteindre 400 par m² en zones anthropiques.

Sur les 4,5 ha de l'ensemble des sites étudiés, le diamètre maximum des *L. glutinosa* atteint rarement 40 cm de diamètre (un seul arbre mesurait 42 cm en forêt ombrophile à Hachirongou), alors qu'il peut atteindre 60 cm en Asie du Sud-Est (Lemmens *et al.*, 1995).

PROPAGATION VÉGÉTATIVE

Le taux de rejets au collet observé sur 181 arbres est en moyenne de 12,2 % mais de 20,0 % dans les trois relevés en forêt mésophile (sur 2 ha) et de 7,4 % dans les trois relevés en forêt ombrophile (2,1 ha). En forêt à manguiers, les rejets observés, uniquement dans la placette de 0,1 ha à forte densité de *L. glutinosa*, plus dégradée, présentent 12 % de troncs issus de rejets de souche (Tableau I, Bénara c). Dans notre expérience de recépage de jeunes tiges, l'apparition des bourgeons de rejets de souche se fait rapidement, en moyenne 11 jours après la coupe effectuée en fin de saison des pluies, en avril 2001 ($\sigma = 4$, $n = 40$). La croissance des rejets a présenté ensuite une période de repos (50 jours) au début de la saison sèche (juillet). La reprise des méristèmes végétatifs a coïncidé avec une série de pré-

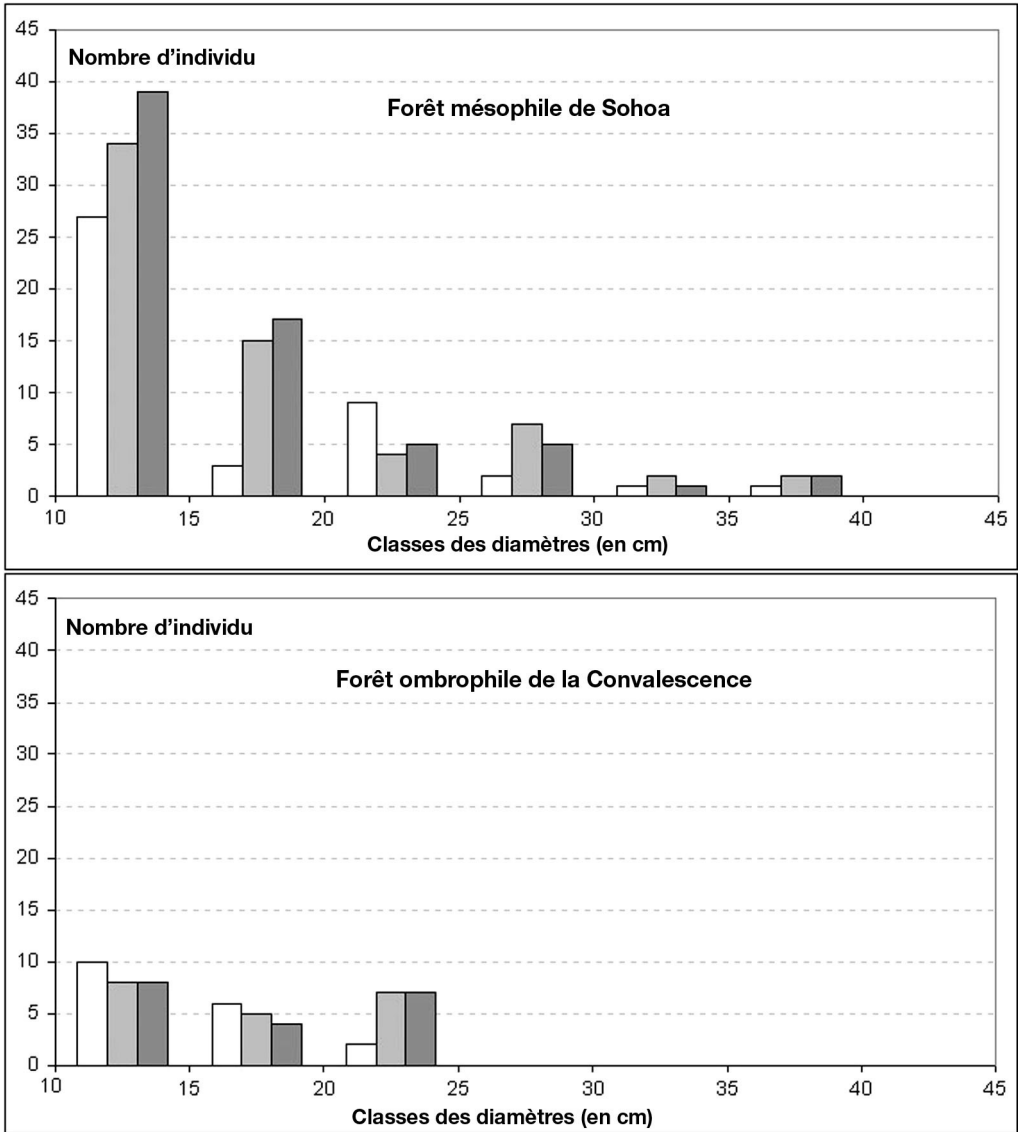


Figure 2. — Variation de la structure des populations de *Litsea glutinosa* dans deux massifs forestiers, en haut à Sohoa sur 1,5 hectare et en bas à Convalescence sur 0,6 hectare, entre 1997 (histogrammes en blanc), 2001 (histogrammes en gris clair) et 2002 (histogrammes en gris foncé).

cipitations groupées sur 7 jours (petit pic de saison sèche) et correspond au caractère rythmique de la croissance de cette espèce. L'accroissement moyen en hauteur du premier rejet apparu est d'environ 0,5 cm/j ($\sigma = 0,2$ cm/j, $n = 40$). Le nombre de rejets est en moyenne de 4 par tige coupée ($\sigma = 2$, $n = 40$). La modalité de la coupe (20 tiges coupées au niveau du sol et 20 tiges coupées à 30 cm de hauteur), n'a pas eu d'influence significative (AFD, $\alpha = 1\%$) sur le nombre et la vigueur des rejets de souche. Au bout d'un an (en juin 2002), ces rejets atteignaient en moyenne 1,8 m ($\sigma = 0,30$ m, $n = 40$), ce qui équivaut à la taille initiale avant la coupe en 2001. La vitesse de croissance des rejets de souche et la taille de l'individu à l'origine (hauteur et diamètre) sont significativement corrélées avec : $r = 0,4$ et $\alpha = 5\%$, $p = 0,005$ (pour les deux variables).

Le long du transect le plus sec de Sohoa (a), les racines ont été mises au jour afin de déterminer si les 22 arbres étaient issus de semis ou de drageons (Fig. 3). La distance entre le pied-mère et le drageon peut dépasser 6 m. Toutefois, dans une des stations d'étude (Sohoa), les racines traçantes s'enfoncent au bout d'une dizaine de mètres et il ne fut pas possible de vérifier si des drageons pouvaient apparaître à de plus grandes distances. Les drageons sont situés entre 3 et 26 cm de profondeur. L'apparition d'un pivot semble se faire tardivement. Le bourgeon racinaire adventif qui donne le drageon apparaît sur la partie inférieure de la racine traçante en émettant d'abord un renflement. Nous avons observé un maximum de 8 drageons par segment de racine-mère sur un maximum de 6 mètres. Aucune anastomose racinaire, telle que celles observées par Leroy-Deval (1974) chez l'Okoumé n'a été constatée.

Sur les 28 arbres observés en 2001, à Sohoa (22) et au Bénara (6), 12 sont issus de drageonnage soit 43 % alors que les autres proviennent de semis et de rejets de souche. Cette fréquence élevée permet d'expliquer la répartition des individus par taches. Les drageons semblent plus nombreux dans les classes inférieures de diamètre (entre 10 et 20 cm de diamètre).

Des excavations en milieu anthropisé (bords de chemins très fréquentés) ont révélé une individualisation précoce (sans toutefois formation de pivot) importante de petits drageons (hauteur < 1 m). Cet affranchissement peut être constaté par la décomposition de la racine traçante encore en place ou par ses restes accrochés au drageon.



Figure 3. — Racine traçante et drageons de *Litsea glutinosa*, dans le massif forestier de Sohoa.

DISCUSSION

MULTIPLICATION SEXUÉE ET DISSÉMINATION

La production fructifère de *L. glutinosa* est en général très abondante. La pleine période de fructification de cette espèce dioïque se situe durant la saison des pluies et le début de la saison sèche (soit de mars à juillet). Le fruit est une drupe sphérique de 8 mm de diamètre en moyenne, dont l'épicarpe noir et le mésocarpe charnu violacé (pulpe) sont mangés par les chiroptères (*Pteropus seychellensis comorensis*), les oiseaux (dont *Acridoteres tristis*), le lémurien de Mayotte (*Eulemur fulvus*) et les mollusques terrestres (*Achatina fulica*). Chaque fruit contient une seule graine enfermée dans un noyau d'environ 6 mm de diamètre.

Le taux de germination moyen à température ambiante des noyaux ($n = 90$) n'est que de 47 %, au bout de deux mois, les premières germinations apparaissant au bout d'environ 15 jours. En fait, lorsque le noyau est cassé ou scarifié, la germination peut atteindre 100 % et elle est plus rapide (Jacq, 2002). L'espèce présente une légère inhibition tégumentaire (*sensu* Vazquez-Yanes & Orosco-Segovia, 1996) qui proviendrait des nombreux composés phénoliques réduits, solubles dans l'eau, situés dans les parois des cellules du noyau. En effet, au cours de nos expériences, le séchage des noyaux sur une période d'un mois à l'air libre, en milieu sec, a dû permettre d'oxyder ces phénols et de lever l'état de quiescence de l'embryon, augmentant, en conséquence, le taux de germination. La teneur en eau des noyaux (20 %) est au départ relativement faible pour une espèce tropicale. La meilleure germination (83 %) des noyaux desséchés jusqu'à 10 % de teneur en eau dans l'expérience précédente, démontre que les semences de *L. glutinosa* peuvent se conserver à long terme (orthodoxie). En conditions naturelles, cela correspond à la capacité de supporter la saison sèche qui suit la période de production des fruits.

Les lémurien, dont la population atteint actuellement environ 60 000 individus sur Mayotte (Tarnaud & Simmen, 2002), sont de grands consommateurs de fruits de *L. glutinosa* (18,7 % du temps d'alimentation en période de fructification, selon Tattersal, 1977). Le transit dans le tractus digestif de *Eulemur fulvus* diminue le pouvoir germinatif de moitié (Jacq, 2002). Les lémurien n'ont donc qu'un rôle disséminateur voire peut-être amplificateur de « dormance ». Dans les fèces, les fruits de *L. glutinosa* se retrouvent souvent entiers avec leur péricarpe. Certains fruits de couleur verte et vraisemblablement immatures pourraient jouer un rôle bénéfique autre qu'alimentaire, d'autant plus que *L. glutinosa* sécrète des molécules aux pouvoirs anti-bactériens (Uprety *et al.*, 1972). La plante est d'ailleurs connue comme étant riche en plusieurs alcaloïdes (Hartley *et al.*, 1973).

Même s'il existe une forte prédation des noyaux au sol par les rongeurs (jusqu'à 70 % du total des noyaux déposés dans nos expériences ; Jacq, 2002) à Mayotte, en milieu anthropisé, nous avons dénombré jusqu'à 450 plantules sur 1 m². À l'île Maurice, dans une des réserves riches en *L. glutinosa*, les densités ont été relevées pour des très jeunes individus : 446 individus pour des diamètres < 2,5 cm sur 40 m² et 54 individus pour des diamètres > 2,5 cm sur 0,1 ha (Lorence & Sussman, 1986), mais aucune observation ni de rejets ni de drageons n'a été faite, excluant toute possibilité de comparaison avec Mayotte.

PROPAGATION VÉGÉTATIVE

L. glutinosa présente tous les traits d'un bon colonisateur (fructification abondante, présence de nombreux disséminateurs naturels, croissance rapide). Une fois installé, sa propagation végétative lui confère, dans certains milieux, un pouvoir d'envahissement local. Son maintien est assuré par les rejets et les drageons qui représentent près de la moitié des troncs de plus de 10 cm. En règle générale, les drageons se développent à la suite d'une perturbation accidentelle autour de l'arbre-mère, de 0,5 à 25 m ou plus (Bellefontaine *et al.*, 2000).

C'est le cas d'autres espèces comme *Psidium cattleianum* (Myrtaceae), espèce envahissante connue dans les îles de l'océan Indien (Mascareignes et Madagascar). A Hawaii, une étude comparative entre reproduction sexuée et multiplication végétative de *P. cattleianum* a montré que le taux de multiplication végétative (« clonal behaviour » sans distinction entre rejets et drageons) peut atteindre 84 % (Hunneke & Vitousek, 1990). De plus, les jeunes individus issus de ce clonage présentent une surface foliaire nettement supérieure à celle des plantules issues de germination.

Les échanges physiologiques *via* les racines pourraient permettre aux jeunes drageons de *L. glutinosa* de subsister à l'ombre. En contrepartie, les pieds-mères bénéficieraient momentanément d'une extension de leur rhizosphère. Le drageonnage expliquerait ainsi le nombre important d'individus qui, privés de lumière, subsistent malgré tout dans l'étage dominé.

La multiplication végétative semble fréquente au sein du genre *Litsea* (Lemmens *et al.*, 1995). Cette particularité a dû jouer un rôle très important après le passage des cyclones qu'a subis Mayotte (le dernier datant de 1989) et de la tempête tropicale d'avril 2002. Ceci pourrait expliquer le plus fort taux d'envahissement par *L. glutinosa* que présente la forêt de Dapani, la plus touchée par le dernier cyclone (Pascal, 1997).

ESPÈCE COLONISATRICE ET/OU ESPÈCE ENVAHISSANTE ?

Le succès d'une installation repose sur les qualités dispersives et colonisatrices de l'espèce introduite. Une espèce est dite « colonisatrice » lorsqu'elle présente des caractères qui lui permettent de s'installer rapidement dans les sites où la compétition est devenue faible, par exemple après le passage d'un cyclone qui a détruit une partie de la végétation. Elles peuvent le faire sans entrer en compétition avec les autres espèces en se calant entre les niches écologiques des autres espèces ou en les recouvrant partiellement. La persistance d'un colonisateur dépend donc du maintien de la perturbation. Si cette dernière est occasionnelle, la présence du colonisateur sera fugitive. En revanche, les espèces dites « envahissantes » présentent les mêmes aptitudes que les colonisateurs, mais peuvent s'installer durablement dans les communautés relativement peu perturbées au détriment des autres espèces (Joly, 2000). Ces envahissantes possèdent donc des traits biologiques plus compétitifs et peuvent aller jusqu'à dérégler le système écologique dans lequel elles se sont insérées, comme dans le cas de *Miconia calvescens* à Tahiti (Meyer *et al.*, 2003).

À Mayotte, la faible hauteur de la forêt de Sohoa (en forêt mésophile où peu d'espèces atteignent 15 m) et son couvert moins dense permettent à *L. glutinosa* d'atteindre la canopée expliquant l'accroissement important de sa population (recrutement annuel de 11,6 %, calculé sur 6 ans) et des diamètres (0,7 cm par an). En fait à Sohoa, cet arbre qui profite de la lumière dans ce type de « forêt claire » pousse plus vite dans le transect b, le plus humide. En forêt dense ombrophile, *L. glutinosa* qui n'excède pas 15 m de hauteur, est surcimé par la canopée de 20 à 30 m de haut, expliquant le plus faible accroissement en diamètre (0,5 cm par an) et un recrutement, à Convalescence, de seulement 2,7 %, calculé sur 6 ans. La forêt à manguiers, grâce à sa haute canopée (35 m) et par son couvert dense, semble freiner la progression du *L. glutinosa* (stagnation de la population et très faible accroissement diamétrique moyen : 0,2 cm par an). La forte mortalité ainsi que la lenteur de croissance observée pourrait également découler d'une relation allélopathique avec les manguiers. Par ailleurs, cette espèce exotique n'empêche pas, selon l'étude de Pascal (1997), la croissance ni l'établissement des espèces natives ombrophiles de plus faible hauteur. Ce type de forêts très morcelées paraît jouer un rôle tampon important entre les zones dégradées et les forêts « naturelles ».

Au niveau mondial, *L. glutinosa* n'est pas encore considéré comme une espèce envahissante. Dans son milieu d'origine, sur la côte est de la Chine, cette espèce est considérée comme une opportuniste et elle est commune dans tous les types de forêts aux altitudes comprises entre 700 et 1 900 m et profite des aires ouvertes pour s'installer. Elle est très répandue après les perturbations et sur les sites des cultures abandonnées (Ulrich, 2001). Cette espèce introduite sur la côte est du Kwazulu-Natal en Afrique du Sud est devenue envahissante. Elle forme des fourrés encore très localisés mais qui se propagent rapidement. Sur l'île de Rodrigues, dans la réserve d'Anse Quitor, *Litsea glutinosa* et *Lantana camara* « étouffent » la flore locale en formant des fourrés denses (Tardieu, 2002). Sur l'île Maurice, l'espèce, présente dès 1775, a été placée au nombre des huit espèces les plus fortement envahissantes en 1986 (Lorence & Susmann) puis, en 1999 (Strahm), on la retrouve parmi 18 espèces reconnues envahissantes. À la Réunion, suite à l'étude de MacDonald *et al.* (1991), *L. glutinosa* a été classé au 13^e rang de priorité pour la recherche sur un contrôle éventuel de son extension parmi les 33 espèces envahissant les milieux naturels de cette île. Toutefois, aucune prolifération excessive n'a encore été déclarée aux Seychelles, où cette espèce a également été introduite.

Dans la mesure où une espèce introduite va occuper un certain espace et va également occuper une nouvelle niche écologique en jouant un certain rôle dans la communauté locale

(avec perte possible de la diversité biologique), elle peut être considérée comme une pollution végétale aux yeux des gestionnaires du milieu naturel.

DU BON USAGE DE *LITSEA GLUTINOSA*

Il existe par ailleurs de nombreux arguments (McNeely, 1999) en faveur de l'idée que toute introduction n'est pas forcément mauvaise (« inherently bad », di Castri, 1989). Actuellement, *L. glutinosa* n'est pas considéré à Mayotte comme une peste végétale. Tout en étant visuellement l'une des espèces les plus envahissantes, l'avocat marron n'en demeure pas moins très utilisé par de nombreux habitants de l'île. En effet, cette espèce n'interfère aucunement avec les objectifs et les besoins actuels de la population mahoraise. Au contraire, sa grande utilisation en tant que fourrage, bois de construction, bois-énergie ou plante médicinale, lui confère une valeur économique aux yeux de la population qui la multiplie soit par semis, soit végétativement en zone anthropisée. De surcroît, l'envahissement par *L. glutinosa* des champs laissés en friche empêche l'érosion de s'accroître sur ces terrains déboisés. Cette espèce utile est par ailleurs reconnue par les paysans comme étant un bon élément de fertilité des sols et sa présence dans les jachères est fortement favorisée. Les mahorais en général utilisent une phytopratique économique afin de multiplier végétativement *L. glutinosa* : elle consiste à secouer les jeunes rejets (gaulis) de gauche à droite pour léser les racines et ainsi provoquer le drageonnage. Par ailleurs, les zébus viennent piétiner et blesser les racines traçantes affleurantes sur les terrains en forte pente. Dans les deux cas, *L. glutinosa* émettra des drageons dans le mois qui suit (Maoulida M'Changama, comm. pers.).

Un usage alternatif de cette espèce a fait l'objet d'un test expérimental (Autfrey, comm. pers.) qui consistait à laisser *L. glutinosa* envahir une parcelle agricole après la première année de récolte, en tant que plante de couverture et comme tuteur de légumineuses lianescentes améliorées. Une telle utilisation en tant qu'intermédiaire et notamment pour la « revégétalisation » des sols dégradés (les « padza »), pourrait faire reconsidérer le statut de cette espèce.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été financé par la Convention 2000.18 du Ministère de l'Environnement (ECOFOR-MNHN). Nous remercions chaleureusement M. Maoulida M'Changama, M. Bacar Ali Sifari et M. Fabien Barthelat du Bureau Etudes Environnement (SEF/DAF Mayotte) sans qui cette étude de terrain n'aurait pas été réalisable, sans oublier Olivier Pascal, l'initiateur des parcelles permanentes. Nous remercions également C.M. Hladik et les lecteurs pour les critiques constructives apportées au manuscrit.

RÉFÉRENCES

- BELLEFONTAINE, R., EDELIN, C., ICHAOU, A., DU LAURENS, D., MONSARRAT, A. & LOQUAI, C. (2000). — Le drageonnage, alternative aux semis et aux plantations de ligneux dans les zones semi-arides : protocole de recherches. *Sécheresse*, 4 : 221-226.
- BELLEFONTAINE, R. & MONTEUUIS, O. (2002). — Le drageonnage des arbres hors forêt : un moyen pour revégétaliser partiellement les zones arides et semi-arides sahéliennes ? in : M. Verger, & H. LeBouler (coord.), *Multipliation végétative des ligneux forestiers, fruitiers et ornementaux : troisième rencontre du groupe de la Sainte Catherine*, Orléans, novembre 2000. CD-Rom CIRAD-INRA, Cirad-éditions, Montpellier.
- BELLEFONTAINE, R., MONTEUUIS, O. & EDELIN, C. (2002). — *Propagation végétative naturelle : compte-rendu de la première réunion PVN du 10 mai 2001, Cirad (Montpellier)*. Cirad-forêt (Montpellier) et GEA (Groupe d'étude de l'Arbre).
- CRONK, Q.C.B. & FULLER, J.L. (1995). — *Plant invaders, the threat to natural ecosystems. A « people and plant » conservation manual*. Chapman & Hall, Londres.
- DI CASTRI, F. (1989). — History of biological invasions with special emphasis on the Old World. Pp. 1-26, in : J.A. Drake, H.A. Mooney, F. di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmanek & M. Williamson (eds), *Biological Invasions : A Global Perspective*. SCOPE 37, John Wiley & Sons, New-York.
- HARTLEY, T.G., DUNSTONE, E.A., FITZGERALD, J.S., JOHNS, S.R. & LAMBERTON, J.A. (1973). — A survey of New Guinea plants for alkaloids. *Lloydia*, 36 : 217-319.
- HUNNEKE, L.F. & VITOUSEK, P.M. (1990). — Seedling and clonal recruitment of the invasive tree *Psidium cattleianum* : implications for management of native Hawaiian forests. *Biol. Cons.*, 53 : 199-211.
- JACOB DE CORDEMOY, E. (1895). — *Flore de l'île de la Réunion*. P. Klincksieck, Paris.
- JACQ, F.A. (2002). — Écologie d'une plante envahissante : *Litsea glutinosa* (Lour.) C.B. Rob., l'avocat marron, M'zavocamaron. *Bulletin des Naturalistes, Historiens et Géographes de Mayotte*, 6 : 4-15.

- JOLY, P. (2000). — Invasions Biologiques : états de l'art et perspectives. *Rev. Ecol. (Terre Vie), Suppl. 7* : 21-35.
- KOSTERMANS, A.J.G.H. (1950). — Lauraceae. 81^e famille. In : H. Humbert (éd.), *Flore de Madagascar et des Comores*. Firmin-Didot, Paris.
- KOSTERMANS, A.J.G.H. (1982). — Lauraceae. Pp. 1-16, in : J. Bosser, Th. Cadet, J. Ghého & W. Marais (eds.), *Flore des Mascareignes*. SIRI, ORSTOM, Kew.
- KOSTERMANS, A.J.G.H. (1995). — Lauraceae, in : M.D. Dassanayake, F.R. Fosberg & W.D. Clayton (eds.), *A revised handbook to the flora of Ceylon*, 9 : 148-172.
- LEIGH, E.G., JR. (1999). — *Tropical forest ecology : a view from Barro Colorado Island*. Oxford University Press, New York.
- LEMMENS, R.H.M.J., SOERIANEGARA, I. & WONG, X.C. (eds.) (1995). — *Plant resources of South East Asia No 5 (2) Timber tree : minor commercial timbers*. Backhuys Publishers, Leiden.
- LEROY-DEVAL, J. (1974). — *Structure dynamique de la rhizosphère de l'Okoumé dans ses rapports avec la sylviculture*. Centre Technique Forestier Tropical, Nogent/Seine.
- LORENCE, D.G. & SUSSMAN, R.W. (1986). — Exotic species invasion into Mauritius wet forest remnants. *J. Trop. Ecol.*, 2 : 97-112.
- MACDONALD, I.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.
- MCNEELY, J.A. (1999). — The great reshuffling : how alien species help feed the global economy. Pp. 11-31, in : O.T. Sandlund, P.J. Schei & A. Viken (eds.), *Invasive species and biodiversity management*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- MERRILL, E.D. (1906). — The Flora of Lamao Reserve. *The Philippine Journal of Science*, I, supplement : 57.
- MEYER, J.Y., FLORENCE, J. & TCHUNG, V. (2003). — Les *Psychotria* (Rubiaceae) endémiques de Tahiti (Polynésie française) menacés par l'invasion de *Miconia calvescens* (Mélastomatacées) : statut, répartition, écologie, phénologie et protection. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 58 : 161-185.
- PASCAL, O. (1997). — *La végétation naturelle à Mayotte, études quantitatives et qualitatives*. Rapport DAF-SEF, Mayotte.
- PASCAL, O. (2002). — *Plantes et forêts de Mayotte*. Patrimoines Naturels, 53. SPN, MNHN, Paris.
- RAUNET, M. (1992). — *Les facteurs de l'érosion des terres et de l'envasement du lagon*. Rapport CTM/DAF, CIRAD, Université de la Réunion, Saint Denis.
- STRAHM, W. (1999). — Invasive species in Mauritius : examining the past and charting the future. Pp. 325-347, in : O.T. Sandlund, P.J. Schei & A. Viken (eds.), *Invasive species and biodiversity management*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- TARDIEU, V. (2002). — Opération de la dernière chance pour sauver les deux derniers arbres Pasner de Rodrigues. *Le Monde*, édition du 09/01/2002.
- TARNAUD, L. & SIMMEN, B. (2002). — A major increase in the population of brown lemurs on Mayotte since the decline reported in 1987. *Oryx*, 36 : 297-300.
- TATTERSAL, I. (1977). — Ecology and behavior of *Lemur fulvus mayottensis* (Primates, Lemuriformes) *Anthropological Papers of the American Museum of Natural History*, 54 : 421-482.
- ULRICH, A. (2001). — *Forest types and tree species in Xishuangbanna*. Site internet : <http://natureproducts.net/Ecology/Ape11.html>.
- UPRETY, H., BHAKUNI, D.S. & DHAR, M.M. (1972). — Aporphine alkaloids of *Litsea sebifera*, *L. wightiana* and *Actinodaphne obovata*. *Phytochemistry*, 11 : 3057-3059.
- VASQUEZ-YANES, C. & OROSCO-SEGOVIA, A. (1996). — Physiological ecology of seed dormancy and longevity. Pp. 535-558, in : S.C. Mulkey, R.L. Chazdon & A.P. Smith (eds.), *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall, Londres.
- VIONNET-FUASSET, P. (2002). — *La protection des milieux naturels mahorais : cartographie de la végétation et propositions de réorganisation des espaces protégés*. Mémoire de fin d'étude FIF, ENGREF (Nancy) et -SEF/DAF, Mayotte.