

RÔLE DES FOUGÈRES ARBORESCENTES DANS L'INSTALLATION DES PLANTES À FLEURS EN FORÊT TROPICALE HUMIDE DE MONTAGNE À LA RÉUNION (MASCAREIGNES, OCÉAN INDIEN)

Jean-Noël RIVIÈRE^{1, 2*}, Jean HIVERT³, Laurent SCHMITT¹, Géraldine DERROIRE⁴, Jean-Michel SARRAILH¹ & Stéphane BARET²

SUMMARY. – *Role of tree ferns in flowering plant settlement in the tropical montane rainforests of La Réunion (Mascarene Archipelago, Indian Ocean).* – The mechanisms by which species richness of tropical forests is maintained are a source of ongoing debate. Indeed, even if variety of numerous microhabitats is a possible hypothesis, results remain inconclusive. In this study natural species regeneration on the soil was compared to that on tree fern stipes, a particular microhabitat type which is a safe place for the regeneration and maintain of flowering epiphytic plant species. Species that regenerate only underground or exclusively on tree fern stipes, or for some in these two microhabitat types, have been studied in this paper. The presence of numerous hemi-epiphytic indigenous species is highlighted and the specific regeneration on *Cyathea* spp. stipes is explained by specific life history traits (such as small seeds, seedling photo-sensibility, heliophilous saplings) and anemochorous dissemination), which in particular give them the capability to hook on tree fern stipes and settle there. This “above ground” mode of growth should enhance the survival of heliophilous species particularly in invaded places by exotics plants. Tree ferns appear as playing an important role in the regeneration of a number of flowering plants in Réunion tropical forests. In this 1-hectare study, 36,4 % of all regenerating flowering plants do it exclusively on tree fern stipes. A number of these species grow seedlings up to 80 cm on fern stipes, and then put down roots. This specific important hemi-epiphytic plant regeneration can in part explain the important species richness of tropical forests. Therefore, in order to preserve biodiversity, it is recommended to include tree ferns in future tropical forest restoration programs.

RÉSUMÉ. – Les mécanismes expliquant la forte richesse spécifique des forêts tropicales suscitent de nombreux débats. En effet, même si l'importance des microhabitats est une hypothèse envisageable, les résultats à ce sujet restent flous. Dans cette étude, nous avons comparé la régénération naturelle des espèces indigènes et exotiques au sol et sur stipes de fougères arborescentes (*Cyathea* spp.), qui constituent un type de microhabitat particulier où la régénération et le développement des espèces épiphytes associées bénéficient d'un milieu favorable. Sont distinguées les espèces se régénérant exclusivement au sol, exclusivement sur stipe de *Cyathea* spp. ou dans ces deux types de microhabitats. La présence de nombreuses espèces indigènes hémiepiphytes est soulignée et leur régénération unique sur *Cyathea* spp. justifiée par des traits d'histoire de vie (petites graines, dissémination anémochore, photosensibilité et héliophilie) leur conférant notamment une certaine capacité d'accrochage sur le stipe des fougères arborescentes. Ce mode de croissance ‘hors sol’ devrait favoriser la survie des espèces héliophiles en particulier au sein de milieux envahis par des plantes exotiques. Il est insisté sur le rôle important des fougères arborescentes dans la régénération d'une partie des plantes à fleurs de la forêt tropicale réunionnaise. Dans le cadre de cette étude, menée sur un hectare de forêt, 36,4 % des espèces indigènes qui se régénèrent le font exclusivement sur stipe de *Cyathea* spp. Une partie de ces espèces maintiennent des juvéniles sur les stipes jusqu'à ce qu'ils atteignent plus de 80 cm de hauteur et puissent s'enraciner au sol. Cette régénération abondante d'hémiepiphytes permet d'expliquer en partie l'importante richesse spécifique des forêts tropicales. Il est donc recommandé d'intégrer les fougères arborescentes dans les futurs programmes de restauration écologique des forêts tropicales afin de préserver une large biodiversité.

¹ C53-UMR Peuplements Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical, 7 chemin de l'Irat, ligne Paradis. F-97410 Saint-Pierre, La Réunion

² * Auteur correspondant : riviere@cirad.fr

³ Conservatoire Botanique National de Mascarin, 2 rue du père Georges. F-97436 Saint-Leu, La Réunion

⁴ CIRAD-Forêt, B.P. 10001. F-98805 Nouméa cedex, Nouvelle-Calédonie

Les forêts tropicales humides sont connues pour leur importante diversité biologique (e.g. Condit *et al.*, 1996 ; Gentry, 1988). Même si les mécanismes expliquant cette diversité sont controversés (Janzen, 1970 ; Hubbell, 1979 ; Condit *et al.*, 1994), l'hypothèse la plus probable semble lier cette diversité aux nombreux types d'habitats ou de microhabitats présents au sein de ces forêts (Connell, 1978 ; Svenning, 1999). Alors que la multiplicité des habitats s'explique par de fortes discontinuités environnementales, généralement de grandes échelles (différences de type de sol et de pluviosité, terre inondée, coulées volcaniques, etc.), les microhabitats font référence aux conditions environnementales du milieu variant à petite échelle (chablis forestiers, variation topographique locale, présence ou absence de litière, etc.) (Bellingham & Richardson, 2006 ; Christie & Armesto, 2003).

Nous proposons donc d'étudier un type de microhabitat particulier : les troncs et stipes des différentes plantes, comme milieu possible des premiers processus de régénération, en particulier celui de la germination des plantes à fleurs des forêts tropicales. Ce type de microhabitat offre en effet un type de support particulier, favorable à l'établissement de nombreuses espèces épiphytes (e.g. Dubuisson *et al.*, 2003 ; Harrison *et al.*, 2003). Différents types d'épiphytisme existent (Puig, 2001) :

- les épiphytes strictes reconnues comme dépendantes à vie d'un support végétal, branches, troncs, etc. ;
- les épiphytes accidentelles définies comme les plantes dont les graines ont pu être déposées (anémochorie, zoochorie) avant de germer sur le tronc et les branches d'un arbre mais dont le mode de croissance et de développement est le plus souvent terrestre ;
- les héli-épiphytes, espèces épiphytes une partie seulement de leur vie. Elles peuvent germer au sol puis devenir épiphytes au contact d'un tronc ou inversement.

En milieu insulaire tropical les études portant sur l'écologie de la germination, le maintien des plantes à fleurs ainsi que sur le rôle joué par l'héli-épiphytisme sont encore limitées (Newton & Healey, 1989 ; Bellingham & Richardson, 2006). Or ce dernier phénomène pourrait être un facteur déterminant pour les mécanismes de régénération d'espèces indigènes, favorisant ainsi la richesse spécifique des écosystèmes forestiers tropicaux.

L'île de la Réunion (îles Mascareignes, océan Indien), soumise à une forte compétition entre espèces indigènes et exotiques, semble être un lieu privilégié pour ces recherches. Un rapport d'étude préliminaire montre que les espèces épiphytes ligneuses sont peu importantes sur les troncs et les branches des arbres de la forêt (Derroire, 2007) alors que de nombreuses plantules d'espèces vasculaires indigènes ont été observées sur stipes de *Cyathea* spp. (Cadet & Figier, 1985). Ce type de support pourrait en effet procurer un micro-habitat favorable à la régénération des espèces indigènes.

Pour tester cette hypothèse, nous avons cherché à répondre aux questions suivantes :

(1) Quelle est l'abondance et la diversité des espèces, en termes de germinations et de plantules, au sol et sur stipe de *Cyathea* spp. ? Certains taxons privilégient-ils un mode particulier de support ?

(2) L'étude des traits d'histoire de vie (taille des graines, photosensibilité, comportement de l'espèce face à la lumière, type de dissémination) des espèces qui se régénèrent sur *Cyathea* pourrait-elle expliquer d'éventuelles spécificités ?

Les résultats attendus pourraient mettre en avant l'importance de l'épiphytisme et le rôle de certaines espèces (en l'occurrence les fougères arborescentes) dans les processus de régénération et de conservation de la richesse floristique à la Réunion, voire dans l'ensemble des forêts tropicales.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

SITE ÉTUDIÉ

L'étude a été réalisée dans le sud-ouest de la Réunion, une île volcanique localisée dans l'océan Indien (21°06'S, 55°32'E), dans la réserve biologique intégrale de la forêt des Makes (planète de Bon Accueil, 1200 m). Les précipitations moyennes annuelles y sont proches de 2000 mm et les températures moyennes annuelles avoisinent les 15°C (données

extrapolées de Météo France). Le milieu est constitué de matériaux volcaniques mis en place par le massif du Piton des Neiges (volcan éteint formant le sommet de l'île, 3070 m) déversant des laves dans un dernier épisode éruptif il y a 200 000 ans. Les sols possèdent une forte teneur en eau, une faible aération et une faible activité biologique (Raunet, 1991). Dans cette zone, un hectare de forêt tropicale humide de montagne sous le vent (selon la typologie de Strasberg *et al.*, 2005) a été prospecté et divisé en 100 parcelles de 100 m² chacune. Le site, classé en réserve biologique intégrale, offre un intérêt certain pour ce type d'étude. En effet, complémentaire d'autres inventaires réalisés sur le même type de forêt par les auteurs à l'île de la Réunion, ce site est représentatif de forêts ayant atteint un stade d'évolution suffisamment avancé pour permettre une approche des processus d'installation des espèces forestières. L'inventaire a montré que les plantes présentes sur les stipes se maintiennent au-delà du stade juvénile.

MATÉRIEL BIOLOGIQUE

La famille des *Cyatheaceae* regroupe 4 genres dont le genre *Cyathea* qui engloberait plus de 800 espèces (Jones & Clemesha, 1980). Trois fougères arborescentes de ce genre (appelées localement « fanjans ») sont indigènes à la Réunion (Badré & Cadet, 1978). Toutes trois se rencontrent dans cette forêt des Makes. Ces trois espèces apparaissent progressivement lors de la fermeture du couvert et sont à leur apogée avant d'atteindre les derniers stades de la dynamique forestière (Etude CIRAD non publiée). On peut les distinguer selon les critères suivants (Blanchard 2000) :

– *Cyathea borbonica* Desv. (indigène à la Réunion, Maurice et Madagascar) est une fougère arborescente de 3 à 10 m de hauteur, d'aspect grêle y compris au niveau de la souche. Son limbe est divisé deux fois. Elle est fréquente en forêt tropicale humide de basse altitude et de montagne (jusqu'à 1700 m).

– *Cyathea glauca* Bory (endémique de la Réunion) est une fougère arborescente pouvant atteindre plus de 10 m de hauteur, dont la base du stipe (très large) est formée d'une multitude de racines noires, fines et dures, densément enchevêtrées, alors que la partie haute est relativement lisse. Le limbe est divisé trois fois et la présence de poils roux la distingue de *Cyathea excelsa*. Elle se trouve uniquement en forêt tropicale humide de montagne.

– *Cyathea excelsa* Swartz (endémique de la Réunion et de Maurice) est une fougère arborescente qui peut atteindre plus de 10 m de hauteur et dont la base du stipe est conforme à celle de *C. glauca*.

Le relevé des plantules a été effectué sur le cône d'accueil des *Cyathea* spp. à partir de 10 cm du sol (afin de bien les différencier de celles en contact avec le substrat sol) et jusqu'à la partie supérieure où s'arrêtent les racines adventives. La partie lisse du stipe n'a donc pas été prise en compte aussi le terme « stipe » ne fait donc ici référence qu'à la partie basse de celui-ci.

LES DIFFÉRENTS SUBSTRATS ÉTUDIÉS

Afin de mieux comprendre les capacités de régénération des espèces de forêt tropicale humide de montagne, nous avons inventorié les plantules et jeunes plants *via* des relevés floristiques effectués au sol et sur les stipes de *Cyathea*.

Les relevés au sol ont été effectués dans 200 quadrats de 1 m² répartis sur l'ensemble de l'hectare de forêt étudié en disposant au hasard, deux fois sur chaque placette de 100 m², un cadre métallique de 1 m² (sondage à 2 % proche de la surface totale des stipes observés).

Les relevés sur stipe de *Cyathea* spp. portent sur l'ensemble des *Cyathea* spp. supérieures à 2m de hauteur car les individus de taille inférieure ne possèdent pas de stipe suffisamment développé pour accueillir les plantules. La hauteur des stipes de *Cyathea* a été mesurée à l'aide d'un mètre ruban (précision : 0,1 cm).

La surface (S) des stipes est donnée par la formule : $S = 2 \times RH$ (H : hauteur totale de la zone d'accueil ; R : rayon mesuré au milieu de cette zone). La surface totale représentée par les stipes est de 274,3 m².

MÉTHODES DE RELEVÉ

Un inventaire cartographique des espèces ligneuses supérieures à 20 cm de hauteur a été effectué préalablement à cette étude (Tab. II).

Toutes les plantes à fleurs présentes sur les stipes des fougères arborescentes et au sol ont été déterminées et mesurées, puis chaque individu a été attribué à une classe de hauteur : (1) < 1 cm ; (2) 2 à 5 cm ; (3) 5 à 10 cm ; (4) 10 à 20 cm ; (5) 20 à 40 cm ; (6) 40 à 80 cm ; (7) > 80cm (jusqu'à la hauteur maximale du juvénile selon l'espèce répertoriée).

LES TRAITS D'HISTOIRE DE VIE

La collecte des graines a été effectuée entre 2000 et 2004 sur des individus matures. Pour chaque espèce, 200 semences ont été récoltées dans 4 populations distinctes (50 graines par population) et mesurées le jour même au laboratoire. En raison des difficultés à mesurer de façon précise certains d'entre eux (graines molles, forme aléatoire, appendice de dissémination plus ou moins entier), nous avons ordonné les types de semence en 5 classes de taille : (1) < 1 mm ; (2) 1 à 2 mm ; (3) 3 à 5 mm ; (4) 6 à 9 mm ; (5) > 10 mm.

La photosensibilité a déjà été étudiée pour 74 espèces par Rivière *et al.* (2005). Ces auteurs ont considéré que seules les espèces dont les graines ne germent pas à l'obscurité totale étaient photosensibles. Dans notre étude les espèces seront donc classées comme photosensibles ou non.

Les modes de dissémination ont été classés en 3 catégories identifiées pour chacune des espèces à partir d'observations *in situ* et *ex situ* : les espèces zoochores (fruits mangés par les oiseaux et dont les tests de germination ont été positifs après ingestion), anémochores (semences < 1 mm et semences > 1 mm possédant des appendices de dissémination leur permettant d'être transportées par le vent), ou barochores (aucun des autres types de dissémination n'a pu être démontré).

Le tempérament de la plante, héliophile ou sciaphile, a été déterminé d'après Cadet (1977).

RÉSULTATS

ABONDANCE ET DIVERSITÉ DES ESPÈCES AU SOL ET SUR SUPPORT DE *CYATHEA*

Au total 11 203 plantules appartenant à 53 espèces, dont 44 indigènes, ont été observées sur les deux types de substrat (stipe de *Cyathea* spp. et sol). Parmi ces plantules, 3342 (31 espèces) ont été observées au sol et 7861 (41 espèces) sur les stipes des 368 *Cyathea* spp. présentes sur l'hectare étudié. Parmi ces 53 espèces, 22 (cf. Tab. I) étaient représentées de façon significative par plus de 15 plants sur l'ensemble des deux substrats étudiés (200 m² de sol et 274,3 m² de stipe) et 9 sont des exotiques (*Ageratina riparia*, *Ardisia crenata*, *Boehmeria macrophylla*, *Erigeron karvinskianus*, *Fuchsia boliviana*, *Fuchsia magellanica*, *Hedychium gardnerianum*, *Solanum mauritianum* et *Psidium cattleianum*) dont deux seulement sont représentées par plus de 15 individus : *H. gardnerianum* (1695 plantules observées) et *P. cattleianum* (31 plantules). Seuls respectivement 20 et 9 individus de ces deux dernières espèces sont présents sur stipe de *Cyathea* spp.

TABLEAU I

Traits d'histoire de vie des 22 espèces végétales les plus représentées sur l'hectare de forêt échantillonné et support observé de leurs plantules

	TG	P	T	MD	S
<i>Acalypha integrifolia</i>	2	2	3	3	2
<i>Antidesma madagascariense</i>	3	2	2	2	4
<i>Aphloia theiformis</i>	3	2	1	2	3
<i>Badula borbonica</i>	4	2	2	2	4
<i>Bertiera rufa</i>	1	2	2	2	4
<i>Chassalia corallioides</i>	4	2	2	2	4
<i>Doratoxylon apetalum</i>	5	2	2	2	2
<i>Faujasia salicifolia</i>	2	2	1	1	3
<i>Forgesia racemosa</i>	1	1	1	1	1
<i>Gaertnera vaginata</i>	5	2	2	2	4
<i>Hedychium gardnerianum</i>	3	2	2	2	4
<i>Hypericum lanceolatum</i>	1	1	1	1	1
<i>Melicope obtusifolia</i>	3	2	1	3	3
<i>Molanea alterniflora</i>	5	2	1	2	4
<i>Nuxia verticillata</i>	1	1	1	1	1
<i>Ocotea oclusata</i>	5	2	1	2	4
<i>Phyllanthus phillyreifolius</i>	2	2	2	3	3
<i>Pilea sessilifolia</i>	1	1	2	1	1
<i>Pilea urticifolia</i>	1	2	2	1	1
<i>Psidium</i> sp.	1	2	1	1	1
<i>Psidium cattleianum</i>	3	2	3	2	4
<i>Weinmannia tinctoria</i>	1	1	1	1	1

TG = taille de la graine : (1) < 1 mm ; (2) 1-2 mm ; (3) 3-5 mm ; (4) 6-9 mm ; (5) > 10 mm.

P = photosensibilité : (1) oui ; (2) non.

T = tempérament : (1) héliophile ; (2) sciaphile ; (3) indifférent.

MD = mode de dissémination : (1) anémochore ; (2) zoochore ; (3) barochore.

S = type de support : (1) *Cyathea* ; (2) sol ; (3) *Cyathea* > sol ; (4) sol > *Cyathea*.

Seize espèces indigènes sur 44 (soit 36,4 %) sont observées uniquement sur *Cyathea* spp., dont 7 atteignent des effectifs supérieurs à 15 plantules.

COMPARAISON DES TRAITS D'HISTOIRE DE VIE

Le tableau I distingue les espèces observables uniquement sur stipe de celles qui se régénèrent au sol ou sur les deux supports.

Les espèces observées uniquement sur support de *Cyathea* spp. possèdent des semences dont la taille est inférieure à 2 mm et dont le mode de dissémination est exclusivement anémochore. Les espèces de ce groupe sont toutes photosensibles et/ou héliophiles (excepté *Pilea urticifolia*).

Les espèces qui se régénèrent aussi bien sur stipe de *Cyathea* spp. qu'au sol ont des semences d'une taille supérieure à 2 mm. Elles sont de tempérament héliophile ou sciaphile mais possèdent des semences non photosensibles. Leur mode de dissémination est varié.

Seules deux espèces se régénèrent exclusivement au sol. Leurs caractéristiques sont très proches de celles des espèces indifférentes au type de support.

ÉVOLUTION DU NOMBRE DE PLANTULES RELEVÉES SUR *CYATHEA*

L'évolution du nombre de semis selon les strates de hauteur permet de connaître la capacité de l'espèce à passer du stade de semis à celui de juvénile puis à l'adulte (Tab. II & Fig. 1). Dans l'inventaire préalable des ligneux de l'hectare étudié, 144 individus de *Weinmannia tinctoria* supérieurs à 1 m de hauteur ont été répertoriés. En comparaison, sur les 5220 plantules de cette espèce observées sur les stipes de *Cyathea* spp., seules 44 ont plus de 80 cm de hauteur. Pour *Nuxia verticillata*, 74 individus dépassent 1 m de hauteur sur l'hectare et, sur les 145 plantules observées sur les stipes de *Cyathea* spp., seules 19 atteignent 80 cm de hauteur. Chez *Forgesia racemosa*, 18 individus dépassent 1 m de hauteur sur l'hectare mais, sur les 156 plantules observées sur les stipes de *Cyathea* spp., deux seulement atteignent 80 cm de hauteur. D'autres espèces donnant de nombreuses plantules sur stipe n'atteignent pas cette hauteur. C'est le cas d'*Hypericum lanceolatum* dont 54 individus dépassent 1 m de hauteur mais dont aucune plantule (sur les 716 observées) n'atteint 40 cm de hauteur sur stipe de *Cyathea* spp.

TABLEAU II

Nombre de semis selon les classes de hauteur (S) des plantes à fleurs relevées sur *Cyathea*

	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	Total	Nb tiges > 1m (inventaire des ligneux de l'ha)
<i>Acalypha integrifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	110
<i>Antidesma madagascariense</i>	0	0	2	4	5	2	0	13	261
<i>Anthirea borbonica</i>	3	0	3	0	0	1	1	8	351
<i>Aphloia theiformis</i>	8	32	25	23	12	8	6	114	468
<i>Badula borbonica</i>	0	0	1	0	1	0	0	2	64
<i>Chassalia corallioides</i>	0	0	0	0	1	0	1	2	1305
<i>Claoxylon glandulosum</i>	0	1	0	0	1	0	0	2	51
<i>Claoxylon parviflorum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	69
<i>Dombeya</i> spp.	0	0	0	0	0	0	0	0	131
<i>Doratoxylon apetalum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	566
<i>Forgesia racemosa</i>	21	38	46	33	12	4	2	156	18
<i>Gaertnera vaginata</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1283
<i>Hypericum lanceolatum</i>	300	233	109	63	11	0	0	716	54
<i>Maillardia borbonica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	66
<i>Melicope obtusifolia</i>	7	9	7	2	1	0	0	26	174
<i>Molinea alterniflora</i>	0	0	0	0	0	0	2	2	1433
<i>Nuxia verticillata</i>	1	9	18	39	37	22	19	145	74
<i>Ocotea obtusata</i>	0	0	0	0	2	0	0	2	415
<i>Phyllanthus phillyreifolius</i>	482	349	140	106	17	7	2	1103	1496
<i>Pittosporum senacia</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	74
<i>Psidium cattleianum</i>	2	0	4	2	0	1	0	9	52
<i>Syzygium cymosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	70
<i>Tambourissa elliptica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	44
<i>Weinmannia tinctoria</i>	2032	1534	762	463	229	156	44	5520	144

S1 = < 1 cm ; S2 = 2-5 cm ; S3 = 5-10 cm ; S4 = 10-20 cm ; S5 = 20-40 cm ; S6 = 40-80 cm ; S7 = > 80 cm.

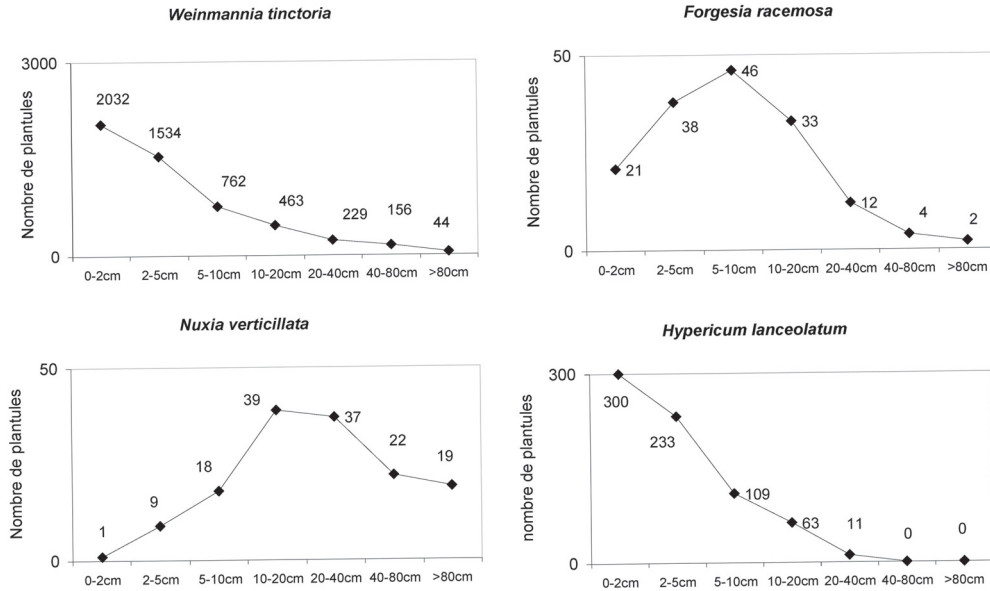


Figure 1. – Nombre de plantules observées par strate de hauteur pour 4 espèces (*Weinmannia tinctoria*, *Nuxia verticillata*, *Forgesia racemosa* et *Hypericum lanceolatum*) sur *Cyathea*.

Les observations sur le terrain montrent qu'au-delà de 80 cm de hauteur la plupart des individus s'enracinent au sol (racines atteignant le sol et/ou chute de la fougère).

DISCUSSION

L'ensemble de ces résultats montre l'importance de la présence de fougères arborescentes dans les processus de régénération de certaines espèces (exclusives sur stipe de fougères d'après nos observations) au niveau d'une forêt tropicale humide de montagne.

Des précédentes études avaient déjà montré l'importance des microhabitats dans la distribution et l'abondance des espèces (e.g. Svenning, 1999), et d'autres avaient indiqué le rôle des fougères arborescentes dans la régénération de certaines espèces (Coomes *et al.*, 2005).

À la Réunion, la régénération des plantes à fleurs sur stipe de *Cyathea* spp. peut expliquer en partie l'importance de la richesse spécifique des forêts tropicales, notamment de celles comportant des fougères arborescentes. Les espèces héliophiles dont les semences photosensibles nécessitent la lumière pour lever peuvent ainsi se régénérer et se maintenir.

Les inventaires réalisés dans ce type de forêt et la forme de la base du tronc de certaines espèces indiquent que les espèces se régénérant exclusivement sur stipe de *Cyathea* spp. vont poursuivre leur développement une fois enracinées au sol (en y puisant les ressources). Ainsi, en fonction de leur type biologique, certaines espèces accéderont à la canopée (c'est le cas de *Weinmannia tinctoria* et de *Nuxia verticillata*) alors que d'autres garderont des proportions plus modestes comme les *Psidia* spp. (obs. pers.), pour lesquelles on parle alors d'espèces héliophytes « descendantes » (Puig, 2001).

Dans notre étude limitée aux plantes à fleurs, aucune épiphyte stricte n'a été observée : les espèces poursuivent leur développement au sol, quel que soit le type d'habitat de départ (sol ou stipe). De nombreuses épiphytes accidentelles sont toutefois présentes puisqu'on les retrouve préférentiellement au niveau du sol (cf. Tab. I). D'autres espèces semblent se régénérer indif-

féremment au niveau des deux types de substrats (sol et stipe). Toutes les espèces observées uniquement sur stipe de *Cyathea* spp. peuvent être considérées comme des héliophytes « descendantes » à l'exception de *Pilea urticifolia* et de *Faujasia salicifolia* qui se maintiennent en tant qu'épiphytes occasionnelles, parfois ascendantes. Les conditions lumineuses au sol pourraient être trop faibles dans ce type de forêt pour permettre leur développement. Ces espèces sont en effet terrestres dans des forêts plus clairsemées (J.-N. R., obs. pers.).

POURQUOI LA RÉGÉNÉRATION DE CERTAINES ESPÈCES NE S'OBSERVE-T-ELLE QUE SUR STIPE DE *CYATHEA* SPP. ?

Nos résultats confirment que les stipes de *Cyathea* spp. sont propices à la régénération de nombreuses espèces. Les variations du nombre d'espèces et de la richesse spécifique observées ne dépendent pas d'une distribution agrégative des fougères arborescentes puisque celles-ci sont réparties de manière relativement homogène sur l'ensemble de l'hectare étudié (Derroire, 2007). Plusieurs explications sont envisageables :

- le type de support formé par de nombreuses racines adventives, mousses et lichens permet une meilleure rétention d'eau (Mehltreter *et al.*, 2005). Il a été d'autre part montré que l'on trouve sur ces microsites plus d'éléments minéraux qu'ailleurs (Coomes & Grubb, 2000). Ce support est d'ailleurs couramment utilisé à la Réunion par les pépiniéristes pour l'élevage des plants juvéniles et de certaines plantes épiphytes.

- les conditions environnementales différentes de celles du sol pourraient également avoir un rôle dans les potentialités de régénération de certaines espèces. Ces variations pourraient se rapprocher de celles observées lors de la formation d'un chablis forestier. En effet, pouvant s'élever jusqu'à plusieurs dizaines de cm au-dessus du sol, les stipes de *Cyathea* spp. sont logiquement soumis à des intensités lumineuses plus importantes et à des conditions thermiques et hygrométriques modifiées ; il est également important de préciser que les espèces du genre *Cyathea* de l'île de la Réunion perdent périodiquement l'ensemble de leurs frondes, créant ainsi des puits de lumière (Pailler, 1998).

- l'absence de litière au niveau des stipes de fougères arborescentes pourrait expliquer la germination des espèces à semences photosensibles dont l'hypocotyle de petite taille ne peut traverser une litière trop importante ;

- la compétition avec les autres espèces indigènes y est moins importante (toutes les espèces ne sont pas adaptées à germer sur un support autre que le sol). Cela est encore plus net concernant la compétition avec les espèces exotiques envahissantes puisque le nombre d'individus de plantes exotiques est de très loin plus important au sol que sur stipe de *Cyathea* spp.

CARACTÉRISTIQUES DES ESPÈCES OBSERVÉES SUR STIPE DE *CYATHEA*

Les espèces qui se régénèrent et se maintiennent uniquement sur stipe de *Cyathea* spp. sont des espèces à dissémination anémochore (*vs.* zoochore ou barochore pour les espèces se régénérant au sol) possédant des semences de petite taille (< 2 mm) photosensibles et/ou héliophiles. Toutefois *Pilea urticifolia*, dont les semences ne sont pas photosensibles et qui a un tempérament sciaphile, constitue une exception puisque cette plante dispose aussi de fortes capacités de multiplication végétative comme le micro-bouturage, rendant très difficilement discernable l'origine des semis. Sa présence pourrait s'expliquer soit comme un artefact, soit par sa forme herbacée sub-ligneuse se bouturant et se marcottant naturellement.

Chez les espèces qui se développent aussi bien sur stipe de *Cyathea* spp. qu'au sol, la taille des graines est moyenne (1 à 5 mm). Les semences ne sont pas photosensibles mais les jeunes plants sont tous héliophiles. Au niveau du sol, les seules espèces héliophiles (2 sur 12) se régénérant possèdent des semences de grande taille (> 10 mm).

Nos résultats confortent donc le fait que les conditions environnementales sur stipe de *Cyathea* spp. diffèrent de celles rencontrées au sol, notamment par une luminosité certainement plus importante. Toutes les espèces se régénérant et se maintenant préférentiellement sur stipe de *Cyathea* spp. sont héliophiles. Au moment de la perte des frondes (2 fois par an), ces conditions se rapprochent de celles observées au niveau des chablis forestiers où les espè-

ces héliophiles se développent (Whitmore, 1989). Putz & Holdbrook (1986) signalaient déjà l'avantage des espèces qui commencent leur vie en tant qu'épiphytes grâce à une meilleure disponibilité lumineuse mais aussi du fait des forts ruissellements dont l'impact négatif au sol est plus important. Cependant toutes les espèces ne peuvent pas se régénérer et se maintenir sur le tronc des arbres ou des stipes de *Cyathea* spp. Des adaptations particulières sont nécessaires telles que la taille des graines (préférentiellement petite) ou le type de dissémination. Par le transport aérien, les graines peuvent s'installer plus facilement sur des supports verticaux, contrairement aux petites graines contenues dans les fèces d'oiseaux. De plus les espèces aux graines de taille importante (généralement barochores ou zoochores) ne peuvent pas s'insérer au niveau de l'enchevêtrement vertical des fines racines adventives formant le stipe de fougères arborescentes. *Hedychium gardnerianum* (graines de taille comprise entre 3 et 5 mm) a complètement envahi cette forêt (le sol des deux tiers des placettes de l'hectare inventorié est recouvert par cette espèce à plus de 80 %), bien qu'elle ne se régénère sur stipe que dans 0,17 % des cas.

CONCLUSION

Nos résultats s'accordent donc à l'hypothèse émise par Ashton (1969), Connell (1978) et Leigh (1999) spécifiant que la différenciation des niches et des ressources associées pourrait expliquer la richesse spécifique des forêts tropicales. Il nous semble intéressant de constater le développement des recherches menées sur le rôle des fougères arborescentes dans d'autres forêts tropicales, particulièrement les forêts insulaires (Bellingham & Richardson, 2006 ; Newton & Healey, 1989 ; Mueller-Dombois 2005), permettant ainsi de mieux expliquer la richesse spécifique des forêts tropicales mais aussi de mieux intervenir dans le réamorçage de processus de régénération de certaines espèces dans des milieux où la présence d'espèces invasives bloque la régénération au niveau du sol.

Ces études montrent le rôle des fougères arborescentes dans le maintien de la biodiversité. L'intégration de ces dernières en tant qu'espèces-clés dans les programmes de restauration des forêts tropicales réunionnaises s'avère donc nécessaire. Des conclusions analogues ont été présentées par Mueller-Dombois (2005) pour la restauration des forêts naturelles d'Hawaï.

REMERCIEMENTS

Nous sommes reconnaissants à Jessica Delarre et Cyril Gratteau de leur aide précieuse sur le terrain. Cette étude a bénéficié du concours financier du Conseil Régional de la Réunion.

RÉFÉRENCES

- ASHTON, P.S. (1996). – Speciation among tropical forest trees : some deductions in light of recent evidence. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1 : 155-196.
- BADRÉ, F. & CADET, T. (1978). – The Pteridophytes of Réunion Island. *Fern Gazette*, 11 : 349-365.
- BARALOTO, C. & GOLDBERG, D.E. (2004). – Microhabitat associations and seedling bank dynamics in a neotropical forest. *Oecologia*, 141 : 701-712.
- BELLINGHAM, P.J. & RICHARDSON, S.J. (2006). – Tree seedling growth and survival over 6 years across different microsites in a temperate rain forest. *Can. J. For. Res.*, 36 : 910-918.
- BLANCHARD, F. (2000). – *Guide des milieux naturels. La Réunion, Maurice, Rodrigues*. Editions Eugène Ulmer, Paris.
- CADET, T. (1980). – *La végétation de l'île de la Réunion : étude phytoécologique et phytosociologique*. Thèse de Doctorat, Université Aix-Marseille III.
- CADET, T. & FIGIER, J. (1985). – *Réserve naturelle de Mare Longue (Saint-Philippe, Réunion). Etude floristique et écologique*. Rapport technique. Université de la Réunion.
- CHRISTIE, D.A., & ARNESTO, J.J. (2003). – Regeneration microsites and tree species coexistence in temperate rain forests of Chiloé Island, Chile. *J. Ecol.*, 91 : 776-784.
- CLAARK, D.B., CLARK, D.A. & RICH, P.M. (1993). – Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. *Biotropica*, 25 : 397-407.

- CONDIT, R., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. (1994). – Density dependence in two understorey tree species in a neotropical forest. *Ecology*, 75 : 671-680.
- CONDIT, R., HUBBELL, S.P., LAFRANKIE, J.V., SUKUMAR, R., MANOKARAN, N., FOSTER, R.B. & ASHTON, P.S. (1996). – Species-area and species-individual relationships for tropical trees : a comparison of three 50-ha plots. *J. Ecol.*, 84 : 549-562.
- CONNELL, J. (1978). – Diversity in tropical rain forests and coral reef. *Science*, 199 : 1302-1310.
- COOMES, D.A., ALLEN, R.B., BENTLEY, W.A., BURROWS, L.E., CANHAM, C.D., FAGAN, L., FORSYTH, D.M., GAXIOLA-ALACANTAR, A., PARFITT, R.L., RUSCOE, W.A., WARDLE, D.A., WILSON, D.J. & WRIGHT, E.F. (2005). – The hare, the tortoise and the crocodile : the ecology of angiosperm dominance, conifer persistence and fern filtering. *J. Ecol.*, 93 : 918-935.
- COOMES, D.A., & GRUBB, P.J. (2000). – Impacts of root competition in forests and woodlands : a theoretical framework and review of experiments. *Ecol. Monogr.*, 70 : 171-207.
- DERROIRE, G., SCHMITT, L., RIVIÈRE, J.-N., SARRAILH, J.M. & TASSIN, J. (2007). – The essential role of tree-fern trunks in the regeneration of *Weinmannia tinctoria* in rain forest on Réunion, Mascarene Archipelago. *J. Trop. Ecol.*, 23 : 487-492.
- DUBUISSON, J.-Y., HENNEQUIN, S., RAKOTONDRAINIBE, F. & SCHNEIDER, H. (2003). – Ecological diversity and adaptive tendencies in the tropical fern *Trichomanes* L. (Hymenophyllaceae) with special reference to climbing and epiphytic habits. *Bot. J. Linn. Soc.*, 142 : 41-63.
- GENTRY, A.H. (1988). – Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 75 : 1-34.
- HARRISON, R.D., ABDUL HAMID, A., KENTA, T., LAFRANKIE, J.V., LEE, H.-S., NAGAMASU, H., HARMS, K.E., CONDIT, R., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. (2001). – Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *J. Ecol.*, 89 : 947-959.
- HUBBELL, S.P. (1979). – Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, 203 : 1299-1309.
- JANZEN, D.H. (1970). – Herbivores and the numbers of tree species in tropical forests. *Am. Nat.*, 104 : 501-528.
- LEIGH, E.G.JR. (1999). – *Tropical forest ecology : a view from Barro Colorado Island*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- MEHLTRETER, K., FLORES-PALACIOS, A. & GARCIA-FRANCO, J.G. (2005). – Host preferences of low-trunk vascular epiphytes in a cloud forest of Veracruz, Mexico. *J. Trop. Ecol.*, 21 : 651-660.
- MUELLER-DOMBOIS, D. (2005). – A silvicultural approach to restoration of native Hawaiian rainforests. *Lyonia*, 8 : 61-65.
- NEWTON, A.C. & HEALEY, J.R. (1989). – Establishment of *Clethra occidentalis* on stems of the tree-fern *Cyathea pubescens* in a Jamaican montane rain forest. *J. Trop. Ecol.*, 5 : 441-445.
- PAJMANS, K. (1970). – An analysis of four tropical rain forest sites in New Guinea. *J. Ecol.*, 43 : 77-101.
- PAILLER, T., HUMEAU, L. & FIGIER, J. (1998). – *Flore pratique des forêts de montagne de l'île de la Réunion*. ED. Azalées, Sainte Marie, La Réunion.
- PUIG, H. (2001). – *La forêt tropicale humide*. Belin, Paris, France.
- PUTZ, F.E. & HOLBROOK, M. (1986). – Notes on the natural history of hemiepiphytes. *Selbyana*, 9 : 61-69.
- RAUNET, M. (1991). – *Le milieu physique et les sols de l'île de la Réunion – Conséquences pour la mise en valeur agricole*. CIRAD, Saint Denis, La Réunion.
- STRASBERG, D. (1996). – Diversity, size composition and spatial aggregation among trees on 1-ha rain forest plot at La Réunion. *Biodiv. Cons.*, 5 : 825-840.
- STRASBERG, D., ROUGET, M., RICHARDSON, D.M., BARET, S., DUPONT, J. & COWLING, R.M. (2005). – An assessment of habitat diversity and transformation on La Réunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a basis for identifying broad-scale conservation priorities. *Biodiv. Cons.*, 14 : 3015-3032.
- SVENNING, J.-C. (1999). – Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. *J. Ecol.*, 87 : 55-65.
- WEBB, C.O. & PEART, D.R. (2000). – Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *J. Ecol.*, 88 : 464-478.
- WELDEN, C.W., HEWETT, S.W., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. (1991). – Sapling survival, growth and recruitment : relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology*, 72 : 35-50.
- WHITMORE, T.C. (1989). – Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, 70 : 536-538.

