



HAL
open science

Dynamique de la restauration écologique de la forêt semi-xérophile de La Réunion

Nicolas Cuénin

► **To cite this version:**

Nicolas Cuénin. Dynamique de la restauration écologique de la forêt semi-xérophile de La Réunion. Biologie végétale. Université de la Réunion, 2020. Français. NNT : 2020LARE0012 . tel-02945853

HAL Id: tel-02945853

<https://theses.hal.science/tel-02945853>

Submitted on 22 Sep 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITÉ DE LA RÉUNION

École doctorale **ED STS 542**

Unité de recherche **UMR PVBMT**

Thèse présentée par **Nicolas CUÉLIN**

Soutenue le **16 juillet 2020**

En vue de l'obtention du grade de docteur de l'Université de La Réunion

Discipline **Biologie des populations et écologie**

Spécialité **Biologie végétale**

Dynamique de la restauration écologique de la forêt semi-xérophile de La Réunion

Thèse dirigée par Bernard REYNAUD directeur
Dominique STRASBERG co-directeur
Olivier FLORES co-encadrant

Composition du jury

<i>Rapporteuses</i>	Nathalie MACHON Alexia STOKES	Professeure, MNHN Directrice de recherche, INRAE
<i>Président du jury</i>	Stéphane POUSSIER	Professeur, Université de La Réunion
<i>Examineurs</i>	Cláudia BAIDER Pascal TRUONG	Herbarium officer, The Mauritius Herbarium Coordinateur projet européen (Life+), Parc National de La Réunion
<i>Direction de thèse</i>	Bernard REYNAUD Dominique STRASBERG Olivier FLORES	Professeur, Université de La Réunion Professeur, Université de La Réunion Maître de conférences, Université de La Réunion

COLOPHON

Mémoire de thèse intitulé « Dynamique de la restauration écologique de la forêt semi-xérophile de La Réunion », écrit par [Nicolas CUÉNIN](#), achevé le 1^{er} septembre 2020, composé au moyen du système de préparation de document [L^AT_EX](#) et de la classe [yathesis](#) dédiée aux thèses préparées en France.

LETTRE D'ENGAGEMENT DE NON-PLAGIAT

Je, soussigné Cuénin Nicolas, en ma qualité de doctorant de l'Université de La Réunion, déclare être conscient que le plagiat est un acte délictueux passible de sanctions disciplinaires. Aussi, dans le respect de la propriété intellectuelle et du droit d'auteur, je m'engage à systématiquement citer mes sources, quelle qu'en soit la forme (textes, images, audiovisuel, internet), dans le cadre de la rédaction de ma thèse et de toute autre production scientifique, sachant que l'établissement est susceptible de soumettre le texte de ma thèse à un logiciel anti-plagiat.

Fait à St Pierre, le 15/06/2020

Signature :



Extrait du Règlement intérieur de l'Université de La Réunion
(validé par le Conseil d'Administration en date du 11 décembre 2014)

Article 9. Protection de la propriété intellectuelle – Faux et usage de faux, contrefaçon, plagiat

L'utilisation des ressources informatiques de l'Université implique le respect de ses droits de propriété intellectuelle ainsi que ceux de ses partenaires et plus généralement, de tous tiers titulaires de tels droits.

En conséquence, chaque utilisateur doit :

- utiliser les logiciels dans les conditions de licences souscrites ;
- ne pas reproduire, copier, diffuser, modifier ou utiliser des logiciels, bases de données, pages Web, textes, images, photographies ou autres créations protégées par le droit d'auteur ou un droit privatif, sans avoir obtenu préalablement l'autorisation des titulaires de ces droits.

La contrefaçon et le faux

Conformément aux dispositions du code de la propriété intellectuelle, toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle d'une œuvre de l'esprit faite sans le consentement de son auteur est illicite et constitue un délit pénal.

L'article 444-1 du code pénal dispose : « Constitue un faux toute altération frauduleuse de la vérité, de nature à causer un préjudice et accomplie par quelque moyen que ce soit, dans un écrit ou tout autre support d'expression de la pensée qui a pour objet ou qui peut avoir pour effet d'établir la preuve d'un droit ou d'un fait ayant des conséquences juridiques ».

L'article L335_3 du code de la propriété intellectuelle précise que : « Est également un délit de contrefaçon toute reproduction, représentation ou diffusion, par quelque moyen que ce soit, d'une œuvre de l'esprit en violation des droits de l'auteur, tels qu'ils sont définis et réglementés par la loi. Est également un délit de contrefaçon la violation de l'un des droits de l'auteur d'un logiciel (...) ».

Le plagiat est constitué par la copie, totale ou partielle d'un travail réalisé par autrui, lorsque la source empruntée n'est pas citée, quel que soit le moyen utilisé. Le plagiat constitue une violation du droit d'auteur (au sens des articles L 335-2 et L 335-3 du code de la propriété intellectuelle). Il peut être assimilé à un délit de contrefaçon. C'est aussi une faute disciplinaire, susceptible d'entraîner une sanction.

Les sources et les références utilisées dans le cadre des travaux (préparations, devoirs, mémoires, thèses, rapports de stage...) doivent être clairement citées. Des citations intégrales peuvent figurer dans les documents rendus, si elles sont assorties de leur référence (nom d'auteur, publication, date, éditeur...) et identifiées comme telles par des guillemets ou des italiques.

Les délits de contrefaçon, de plagiat et d'usage de faux peuvent donner lieu à une sanction disciplinaire indépendante de la mise en œuvre de poursuites pénales.

Mots clés : Restauration écologique, Revégétalisation, Écologie des communautés, Traits fonctionnels, Archipel des Mascareignes

Keywords: Ecological restoration, Revegetation, Community ecology, Functional traits, Mascarenes archipelago

Cette thèse a été préparée au sein du laboratoire

UMR PVBMT

Pôle de protection des plantes
7 Chemin de l'IRAT
97410 St-Pierre
France

☎ (262) 2 62 49 92 00

📠 (262) 2 62 49 92 93

Site <https://umr-pvbmt.cirad.fr/>



À mon grand-père

*Je dédie également ce travail
à l'ensemble des acteurs de la conservation de la biodiversité
à La Réunion*

“I wish it need not have happened
in my time,” said Frodo.
“So do I,” said Gandalf, “and so do
all who live to see such times.
But that is not for them to decide.
All we have to decide is what to do
with the time that is given us.”

The Lord of the Ring (J.R.R.
Tolkien (1954))

DYNAMIQUE DE LA RESTAURATION ÉCOLOGIQUE DE LA FORÊT SEMI-XÉROPHILE DE LA RÉUNION**Résumé**

Les forêts tropicales sèches font aujourd'hui partie des habitats les plus dégradés à l'échelle mondiale, en particulier sur les îles. La forêt sèche actuelle de La Réunion n'est plus représentée que par 1 % de sa surface d'origine. Le programme COREXERUN a été lancé en 2009 pour restaurer cet habitat. Plus de 90000 individus de 48 espèces ligneuses indigènes ont été plantés. Bien que le choix et la préparation du site aient une importance, la survie et la croissance des plantations varient en fonction des périodes considérées. Si une mortalité plus forte durant la première saison sèche est observée, les variables choisies ont peu de poids dans l'explication des données, la variabilité observée est surtout spécifique. L'analyse des traits fonctionnels montre ainsi une variabilité ontogénique ainsi que des stratégies généralistes et spécialistes. Sélectionner certaines valeurs de traits et de composition fonctionnelle favorise la survie durant la première saison sèche. Bien que les résultats du COREXERUN soient ainsi prometteurs, la menace constituée par les espèces exotiques telles que *Hiptage benghalensis* sur les habitats indigènes à La Réunion pose ensuite la question de la possibilité de restaurer *sensus stricto* les habitats insulaires. Bien que n'offrant pas d'outils « clé en main » pour la restauration écologique, de nombreuses pistes sont ouvertes au cours de cette thèse, allant dans le sens d'une optimisation des choix et des actions prises par les gestionnaires dans la restauration des SDTF.

Mots clés : Restauration écologique, Revégétalisation, Écologie des communautés, Traits fonctionnels, Archipel des Mascareignes

Abstract

Dry tropical forests are now among the most degraded habitats worldwide, particularly on islands. Réunion island current dry forest is only represented by 1% of its original surface. The COREXERUN program was launched in 2009 to restore this habitat. More than 90,000 individuals of 48 native woody species have been planted. Although the choice and preparation of the site is important, plantations survival and growth vary according to the periods considered. While higher mortality during the first dry season is observed, the selected variables have little weight in explaining the data, as variability observed is mostly specific. The analysis of functional traits thus shows ontogenic variability as well as generalist and specialist strategies. Selecting certain values of functional traits and composition promotes survival during the first dry season. Although the results of COREXERUN are promising, the threat posed by exotic species such as *Hiptage benghalensis* on native habitats in Réunion island then raises the question of the possibility of restoring *sensus stricto* island habitats. Although it does not offer "turnkey" tools for ecological restoration, many avenues are opened up during this thesis, going in the direction of optimising the choices and actions taken by managers in the restoration of SDTFs.

Keywords: Ecological restoration, Revegetation, Community ecology, Functional traits, Mascarenes archipelago

Remerciements

Je voudrais tout d'abord remercier Claudia Baider (The Mauritius Herbarium), Nathalie Machon (MNHN), Stéphane Poussier (Université de La Réunion) ainsi qu'Alexia Stokes (INRAE), d'avoir accepté en si peu de temps d'assister et d'évaluer l'ensemble du travail accompli, permettant ainsi d'apporter une conclusion au présent travail de thèse.

Cette thèse est l'aboutissement d'un formidable projet de restauration de la Forêt semi sèche réunionnaise sans lequel ces résultats n'auraient bien sûr jamais existé, mais qui a été également bien plus qu'un projet, une aventure humaine impliquant bon nombre de cercles scientifiques et écologues de la Réunion (ONF, CBNM, PNR). Je tiens d'ailleurs à remercier l'École doctorale de La Réunion, l'Université de La Réunion, la Région Réunion ainsi que le CIRAD, qui m'ont permis d'effectuer cette thèse dans les meilleures conditions possibles.

Bien sûr, rien de tout cela n'aurait pu être fait sans l'aide précieuse de mon encadrement. Pour avoir monter ce projet de thèse et également avoir su soutenir un étudiant pendant quatre années secouées d'imprévus, surtout sur la fin, je tiens à remercier chaleureusement Olivier Flores, Bernard Reynaud ainsi que Dominique Strasberg, pour leur encadrement tout le long de ce périple.

La validation ou non de mon projet ayant fait l'objet d'un suivi par le comité de thèse le plus compétent et aimable que j'aurais pu souhaiter, je tiens ensuite à remercier Vincent Florens, Isabelle Fock-Bastide, Luc Gigord, Benoît Lequette ainsi que Mathieu Rouget, pour leur avis précieux, leur encouragements et les discussions productives qui en ont découlées.

Pour avoir été acteurs du projet COREXERUN, pour leur immense implication sur tous les terrains et leur investissement dans mon projet, j'aimerais adresser de vifs remerciements à la cellule Life+ du Parc National de La Réunion, tout particulièrement à Cédric Anamoutou, Kévin Dijoux, Anouk Jaubert et Pascal Truong.

L'une des parties de la thèse des plus agréables mais également des plus contraignantes fut le terrain. Merci aux contractuels Kévin et Olivier, ainsi qu'aux stagiaires de Master BEST (1 et 2) Fanya, Aurélie et Lilian pour leur aide tant morale que pratique. Dans le même esprit, je salue également un prédécesseur

émérite dans la recherche de plants égarés, une personne qui a dû perdre des cheveux sur les relevés et a été d'une grande aide dans la compréhension du jeu de données. Merci pour tout, Pierre!

L'article *Foetidia* a été mon premier article en premier auteur, il a donc une importance toute particulière à mes yeux, d'autant qu'il a fait l'objet d'une bonne partie de ma thèse. Je tiens ainsi à remercier tous ceux qui m'ont aidé de près ou de loin à son élaboration, à son écriture et à 1660 fruits délicatement ouverts au maillet. Merci à Florent Martos, aux frères Fournel (Fabien et Jacques) ainsi qu'à Nicolas Juillet!

La vie de thésard n'aurait pas été la même dans un autre centre de recherche. Le 3P, et plus tard le mystérieux Pôle Forêt, ont été plus que des lieux de travail mais également des lieux où la convivialité et l'entraide n'était jamais loin. Merci notamment à Adrien, Ahmed, Anna, Antoine, Chloé, Christophe, Cyril, David, Frago, Fred, Géraldine, Gérard, Hélène, Hugues, Jacques, Joëlle, Jean-Philippe, Jean-Pierre, Maëva, Magalie, Max, Murielle, Nicolas, Nono, Océane, Rémi, Sarah, Sylvain, Vincent, Virginie, . . . Et je sais que j'en oublie beaucoup d'autres, j'en suis désolé. Si une thèse est une aventure qui peut sembler peu agréable au premier abord, vous avez tous participé à ce qu'elle devienne bien plus que supportable. De même le Pôle forêt mérite une attention toute particulière, merci à Jacques, Vincent, Nicholas, Claudine et Eric!

Je salue ensuite à mes compagnons de fortune et d'infortune, et souhaite bon courage à ceux qui ont déjà / n'ont pas encore / auront bientôt fini, et ne liront probablement jamais ces remerciements. Merci à Alizée, Cathucia, Cédric, Ismaël, Julien, Cathleen, Karim, Maëva, Maud, Nirry, Oriane, Paola, Régis, Sébastien, Sohini, et Tsiory.

Merci à mes proches pour m'avoir soutenu durant cette épopée de quatre ans et m'auront supporté dans les phases les plus sombres et les plus confinées d'une épidémie. A mes amis, à mes colocs, à ma famille, à ma moitié.

Enfin, je dédis cette thèse à la caféine, compagne fidèle des veillées tardives. Merci.

Avertissement

La majorité des chapitres de cette thèse est en cours de préparation en vue de leur publication.

Hormis l'Introduction générale, le Chapitre 4 et la Synthèse générale, la majorité du corps de texte est donc en anglais. En revanche, chaque chapitre compte un résumé détaillé en français.

Le glossaire ainsi que les acronymes sont en français et les termes en anglais sont donnés.

Sommaire

Résumé	xiii
Remerciements	xv
Avertissement	xvii
Sommaire	xix
Liste des tableaux	xxi
Table des figures	xxiii
Introduction	1
1 Présentation du programme de restauration COREXERUN	17
Conserving and restoring seasonally dry tropical forests on Réunion island (<i>in prep.</i>)	21
2 Intégration des paramètres de site dans la dynamique des actions de restauration	41
Degradation level and site operability are driving the restoration success of a Seasonally Dry Tropical Forest in the Mascarenes (<i>in prep.</i>)	47
3 Conditions environnementales et interactions biotiques	69
Ecological restoration of seasonally dry tropical forests reveals species effects stronger than abiotic or diversity drivers (<i>in prep.</i>)	73
4 Influence de traits fonctionnels sur la dynamique de la reconstitution	95

Synthèse générale	121
Bibliographie	129
A Annexes	145
Acronymes	189
Glossaire	191

Liste des tableaux

- 1.1 Plantation modalities 25
- 1.2 Species diversity in restoration plots 32

- A.1 Plantation numbers 160
- A.2 Liste des espèces introduites 161

Table des figures

1	Évolution des habitats insulaires	6
2	Filtres écologiques et assemblage des communautés	10
1.1	Location of the COnservation et REstauration de la forêt semi-XERophile de La RéUNion (COREXERUN) program sites	26
1.2	Monthly rainfall in the Grande Chaloupe	27
1.3	PCA of species numbers in restoration sites	33
1.4	Structure and invasion level	34
1.5	Species numbers and status in different growth-forms	35
2.1	Location of survey sites along La Grande Chaloupe Ravine	53
2.2	Survival and RGR for four restoration modalities	58
2.3	GLMM coefficients for survival and growth from planting to 2017	59
2.4	Proportion of explained variance (GLMMs) for survival and growth from planting to 2017	60
2.5	Comparison of average diversity indexes from planting year to 2017	62
2.6	NMDS ordination diagram	64
3.1	Location of survey plots among La Grande Chaloupe Ravine	77
3.2	Seedlings survival from planting to 2017 in four planting modalities	83
3.3	Variance components of survival models	84
3.4	Estimated effects of abiotic and biotic variables	86
3.5	Variance components of growth models	87
3.6	Average growth rates in four planting modalities	88
3.7	Effect of abiotic and biotic conditions on Relative Growth Rates (RGR)	89
4.1	Analyse en composante principale montrant la répartition des différents individus suivis en fonction des traits fonctionnels relevés.	104
4.2	Comparaison de la part de variabilité intra et interspécifique dans la diversité fonctionnelle des différents traits étudiés à différents stades de développement.	105

4.3	Effets de la valeur moyenne et de la variabilité de 14 traits fonctionnels sur la survie des individus juvéniles à trois périodes critiques de leur développement.	107
4.4	Effets de la diversité fonctionnelle à la plantation sur la survie des communautés juvéniles à trois périodes critiques de leur développement.	109
4.5	Composantes de la variance des modèles de survie	111
A.1	Rainfall time series (1979 – 2015)	163
A.2	Stem density at plot level	164
A.3	Average survival per planting protocol	165
A.4	Average survival per species	166
A.5	Average RGR per planting protocol)	167
A.6	Average RGR per species	168
A.7	Diversity indexes per planting modality	169
A.8	Plot coverage over time	170
A.9	Survie et RGR par groupe fonctionnel	171
A.10	Valeurs propres et ACP des traits fonctionnels	172
A.11	Diversité fonctionnelle par stade	173
A.12	Plot coverage over time	174

Introduction

Les forêts sèches tropicales

Définition

À l'échelle mondiale, les forêts sèches tropicales s'étendent dans des régions présentant des températures généralement supérieures à 17°C avec une pluviométrie annuelle comprise entre 250 et 2000 mm (Dirzo et al., 2011). Elles sont également souvent connues sous le nom de « forêt tropicales sèches saisonnières » (*Forêt semi-sèche tropicale – Seasonally Dry Tropical Forest (SDTF)*), car elles sont soumises à une forte saisonnalité des conditions environnementales : une saison sèche présentant des précipitations mensuelles inférieures à 100 mm, et une saison des pluies, qui rassemble près de 80 % de la pluviométrie annuelle (Dirzo et al., 2011). En fonction de la latitude, la durée de la saison sèche peut atteindre jusqu'à 8 mois. Une saison sèche dépassant les 3 mois suffit généralement à caractériser un habitat comme semi-sec (Murphy et Lugo, 1986).

Écologie

Le stress hydrique saisonnier affecte la production primaire nette des forêts sèches. Les espèces composant ces forêts présentent des adaptations particulières (Chaturvedi et al., 2011 ; O'Brien et al., 2017), et une majorité va notamment perdre ses feuilles durant la saison sèche. La croissance étant réduite durant la saison sèche, la production primaire nette y est moitié moins élevée qu'en forêt humide (Murphy et Lugo, 1986). La diversité spécifique est moins élevée que celle présente en forêt tropicale humide (35-90 espèces ligneuses contre 50-200),

mais l'endémisme y est plus important (Murphy et Lugo, 1986; Pennington et al., 2009; Dirzo et al., 2011). Les forêts sèches tropicales sont souvent considérées comme présentant de plus grandes capacités de **résilience** que les forêts humides (Derroire et al., 2016), du fait qu'elles aient une **structure** moins complexe que celles-ci (Murphy et Lugo, 1986), associée à de meilleures capacités de reproduction végétative (Lebrija-trejos et al., 2010; Holl et Aide, 2011). En revanche, du fait des contraintes environnementales fortes, le recrutement ainsi que la croissance et la survie peuvent être fortement limités (Dirzo et al., 2011; Bhadouria et al., 2017). Dans les stades de développement les plus précoces des **SDTF**, les effets de **facilitation** par l'ombrage représentent la principale interaction entre individus (Khurana et Singh, 2001; Vieira et Scariot, 2006; Bhadouria et al., 2017). L'ombre apportée par les individus de plus grande stature permet une réduction de l'évapotranspiration, augmente localement l'humidité au sol (Holmgren et al., 1997; Vieira et Scariot, 2006), et protège contre les températures trop élevées (Nobel, 1989; Bhadouria et al., 2017). La production locale de litière constitue également un apport essentiel en nutriments (Callaway et al., 1991; Belsky, 1994; Dirzo et al., 2011). L'ombrage modéré augmente ainsi la survie des juvéniles, y compris ceux appartenant à des **groupes successionnels** précoces (espèces **pionnières**) (Diamond et Ross, 2016).

Menaces et perturbations

Bien qu'elles représentent près de la moitié des forêts tropicales, les forêts tropicales sèches demeurent beaucoup moins étudiées que les forêts tropicales humides (Murphy et al., 1995; Blackie et al., 2014). Elles sont également beaucoup mieux décrites dans certaines zones géographiques telles qu'en Amérique centrale, dans les îles du Pacifique ou en Inde (Dirzo et al., 2011; Gillespie et al., 2012). Bien que les zones sèches soient majoritairement présentes dans la zone africaine et malgache (Murphy et Lugo, 1986), peu de documentation concerne ces zones géographiques (mais voir Menaut et al., 1995). De par leur faible altitude, les habitats secs ont tout particulièrement fait l'objet de l'installation humaine à l'échelle mondiale, principalement dans la zone intertropicale (Dirzo et al., 2011; Janzen, 1988; Murphy et al., 1995). De fait, les forêts sèches tropi-

cales font aujourd'hui partie des habitats les plus dégradés et menacés à l'échelle mondiale (Gillespie et al., 2012; Dirzo et al., 2011). Les activités humaines ont joué un rôle croissant dans la dégradation et la quasi-disparition des habitats indigènes : la **déforestation** à des fins de construction ou d'augmentation de la surface agricole, l'importance croissante de l'élevage et de ses ravages sur le recrutement des espèces ligneuses au profit des herbacées, mais également l'augmentation de la fréquence des feux, etc. Toutes ces activités nécessaires à l'installation humaine ont été rendues possibles par un grand nombre de services que les habitats secs rendent à l'Homme. Pourtant comme c'est souvent le cas, ces services étaient à sens unique (Comberti et al., 2015). De fait, la très vaste majorité des habitats secs indigènes a aujourd'hui disparu (Dirzo et al., 2011; Janzen, 1988). Les habitats sont ainsi souvent sujets à un morcellement en fragments isolés les uns des autres, on parle alors de fragmentation de l'habitat.

La perte d'espèces impacte durablement la fonctionnalité des écosystèmes en changeant leur structure et par effets de cascade sur les autres espèces qui survivent à ces changements. La réduction des fonctions de l'écosystème telles que la pollinisation et la dispersion impacte tout particulièrement les régimes de reproduction des espèces végétales, et donc leur recrutement. En plus de la dégradation, l'introduction d'espèces **exotiques** animales et végétales a également fortement impacté et continue d'impacter la **fonctionnalité** des écosystèmes (Castro-Díez et al., 2016).

État de la SDTF dans les Mascareignes

Spécificités insulaires

Les îles au sens écologique désignent des sites isolés des sources de colonisations. Cet isolement peut avoir plusieurs origines, mais est généralement physique. Bien que le terme d'île puisse désigner tout site isolé physiquement, le terme concerne le cas des îles océaniques. L'isolement géographique de ces îles a des conséquences directes sur la composition des communautés insulaires. Le contexte de **fragmentation** dans lequel sont un grand nombre d'habitats entraîne la formation de fragments isolés les uns des autres, donc d'îles dans les îles.

Les évènements de colonisation sporadiques et stochastiques entraînent à terme la sur-représentation de certains groupes floristiques et fonctionnels sur les îles. Les communautés ainsi formées sont dites alors « disharmoniques » par rapport aux communautés sources continentales. L'absence de compétition peut entraîner une augmentation de la niche des espèces ayant colonisé les îles et dès lors peut favoriser la radiation évolutive de certains taxons (*e.g.* Malvacées, Humeau et al., 1999). La diversité spécifique ainsi que l'endémisme, soit la proportion d'espèces uniquement retrouvées sur une île en particulier, y sont ainsi particulièrement élevés (Kier et al., 2009). Il est également retrouvé un plus grand nombre d'interactions spécialisées sur les îles qu'en milieu continental (Ponisio et al., 2019).

État et vulnérabilité et des systèmes insulaires

Les habitats secs insulaires sont parmi les plus menacés aujourd'hui : dans le Pacifique, moins de 10 % de la surface originelle des habitats secs demeure aujourd'hui (Gillespie et al., 2012). Du fait de leur communautés « disharmoniques » et un relâchement de la compétition en comparaison aux communautés continentales, les écosystèmes insulaires sont, à niveau de dégradation équivalent, plus durablement et profondément impactées que leur homologues continentaux (Kier et al., 2009). L'influence anthropique sur les milieux terrestres insulaires se fait de diverses façons. La réduction des habitats indigènes a ainsi pour origines l'introduction de bétail, le défrichement pour les cultures ou les constructions mais également les feux ou l'exploitation sélective d'espèces d'intérêt. Un bon exemple de cette vulnérabilité est constitué par l'île de Pâques (Chili) (Diamond, 2007). Ravagés par les populations locales, tous les habitats forestiers indigènes ont aujourd'hui disparu, et l'unique rescapé de la flore indigène (*Sophora toromino* Skotts.) est éteint en milieu naturel depuis les années 1960 (Maunder, 1997).

Dans les Mascareignes, la colonisation humaine est particulièrement récente à l'échelle mondiale (*env.* 400 ans). La disparition des habitats indigènes y a toutefois été tout aussi importante que sur les continents ou sur d'autres îles. À Maurice la perte de superficie des habitats indigènes a été extrêmement

rapide, soit plus de 98 % en moins de quatre siècles (359 ans), et est parallèle à l'augmentation de la population (Norder et al., 2017) (Fig. 1a). À La Réunion, la situation générale est moins critique mais principalement du fait de son relief limitant l'impact des activités humaines. De nombreux habitats sont encore présents dans des superficies équivalentes à celles considérées comme originelles (e.g. "pandanais" et forêts humides « sous le vent » de moyenne altitude) (Fig. 1b). En revanche, les habitats de basse altitude ont quasiment disparu : la forêt sèche locale ne comprend désormais plus qu'un pourcent de sa superficie originelle (Strasberg et al. (2005); Fig. 1b).

La SDTF de La Réunion

Aujourd'hui, la forêt sèche de La Réunion est constituée de fragments, inégalement répartis à l'échelle de la superficie d'origine de cet habitat (Fig. 1b). L'habitat sec est en effet aujourd'hui dominé par une végétation secondaire exotique variant en fonction des zones considérées, composée de nombreuses espèces herbacées exotiques (*Urochloa maxima* Jacq.), d'arbustes (*Tecoma stans* (L.) Juss. ex Kunth, *Leucaena leucocephala* Lam., *Rhus longipes* Engl., *Furcraea foetida* L., ...), lianes (*Hiptage benghalensis* L.) et arbres (*Albizia lebeck* L., *Litsea glutinosa* Lour.). La majorité des fragments de forêt indigène est aujourd'hui présente dans des zones dont l'accessibilité est réduite, comme des zones à forte déclivité (versant de ravines, entrée des cirques, ...) et dans le nord l'île, dans quelques ravines dont celle de la Grande-Chaloupe. Leur diversité spécifique est encore élevée, et de nombreuses espèces protégées les occupent. Ces espèces, autrefois communes pour la plupart, ont fait l'objet de coupes ciblées, que ce soit pour la construction (e.g. *Foetidia mauritiana* Lam., *Terminalia bentzoe* L., *Lantania lontaroides* Gaertn.), la pharmacopée (e.g. *Pouzolzia laevigata* Poir., *Stillingia lineata* Lam.) ou pour des raisons culturelles (e.g. *Ruizia cordata* Cav.).

Aujourd'hui, la **régénération** naturelle est fortement réduite voire inexistante hormis pour quelques espèces (e.g. *Dodonea viscosa* Jacq., *Doratoxylon apetalum* Poir.). Elle est notamment entravée par la pression des espèces exotiques envahissantes. La forte dégradation des fonctions de pollinisation et de dispersion impacte directement la reproduction des espèces et participerait à l'absence de

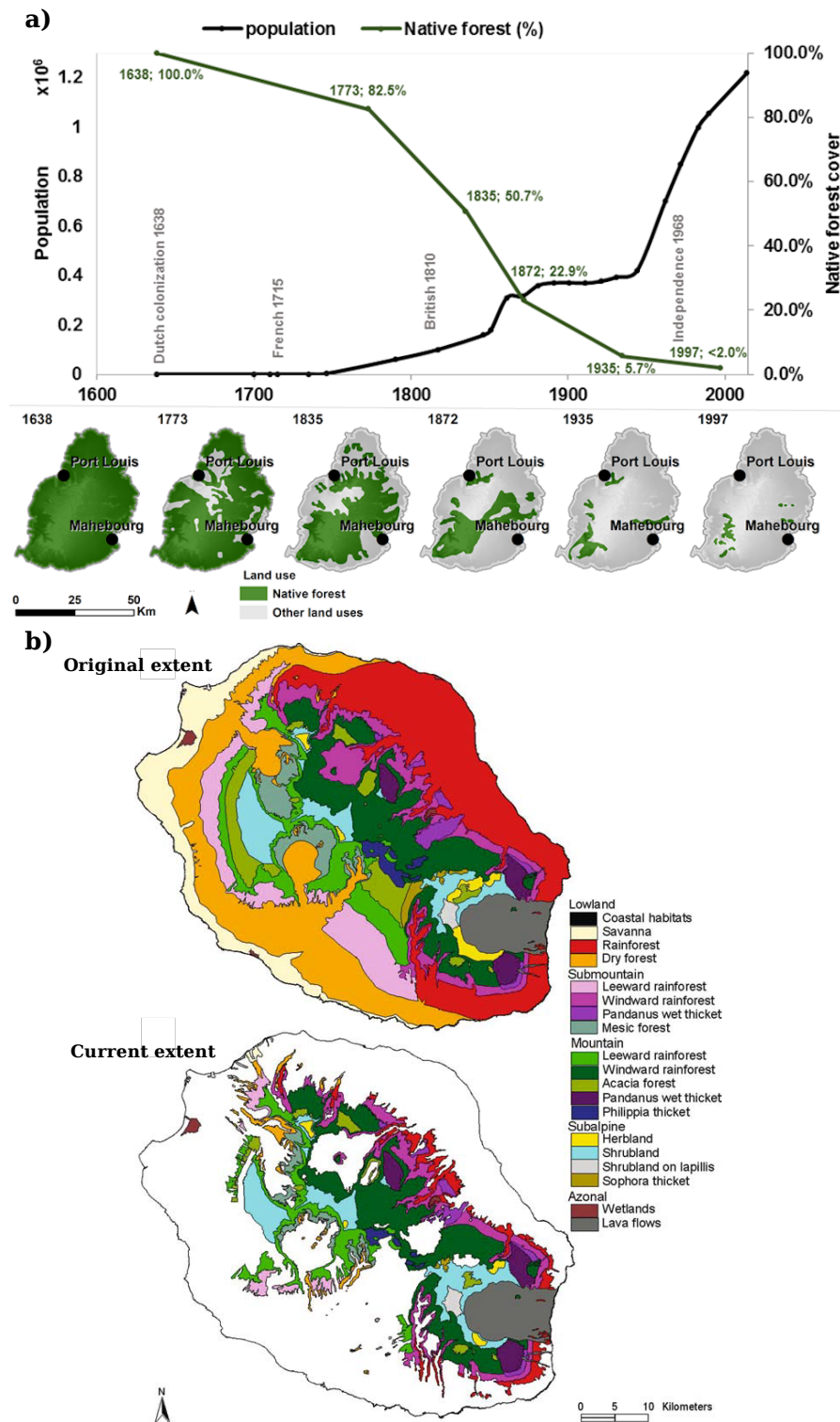


FIGURE 1 – Évolution des habitats insulaires dans deux îles des Mascareignes après colonisation humaine. *a)* Accroissement de la population humaine et déforestation sur l'île Maurice depuis sa colonisation (d'après Norder et al., 2017). *b)* Types d'habitats rencontrés à La Réunion avec leurs superficies originelles (*Original extent*) et actuelles (*Current extent*) (d'après Strasberg et al., 2005).

régénération constatée en milieu naturel (Cuénin et al., 2019).

La restauration écologique

Face à une érosion de la biodiversité sans précédent et une perte des services écosystémiques associés, la recherche dans les champs disciplinaires de la biologie de la conservation et de la restauration écologique en particulier, prend une importance considérable (Pecl et al., 2017).

Résilience des écosystèmes

La restauration écologique a pour objectif essentiel de parvenir à restaurer la résilience d'un écosystème dégradé suite à une exposition à un régime de perturbations d'origine anthropique (Lake, 2013). Dans cette thèse, la notion de perturbations sous-entend celles induites par l'Homme et donc non liées au fonctionnement naturel de la majorité des habitats.

Du fait de l'absence de résilience des habitats indigènes dégradés, leur préservation et leur conservation dans le temps impose souvent une intervention humaine. Le premier type d'intervention est qualifié de restauration dite « passive ». La restauration passive consiste en effet à supprimer la perturbation quelle qu'elle soit (espèce exotique, bétail, pollution ponctuelle, ...), et de compter sur la résilience naturelle de l'écosystème hors perturbation pour revenir à son état d'origine. En revanche, cette restauration n'a d'effet que si les composantes de l'écosystème sont suffisamment fonctionnelles (Suding, 2011). Dans le cas contraire, compter sur la résilience seule ne suffit pas, et le nouvel état d'équilibre de l'écosystème ne sera pas celui escompté. L'intervention humaine nécessaire est alors plus importante, ce qui est en général supposé dans la dénomination de « restauration active ».

Généralement, la protection et / ou la réintroduction d'espèces sélectionnées (espèces « clé de voûte », par exemple), associées à la lutte contre les perturbations, constituent les actions majeures. Elles nécessitent d'être poursuivies jusqu'à l'obtention d'un écosystème résilient dans lequel l'action de l'Homme n'est plus nécessaire à son maintien dans le temps (Gann et al., 2019). Dans

les deux types de restauration présentés, la connaissance du fonctionnement des écosystèmes et de l'impact des **perturbations** est primordiale pour leur compréhension et la mise en place d'**actions** adéquates.

L'utilisation d'un état de **référence** indigène comme objectif à atteindre par les **actions** de restauration, soit « des conditions dans lesquelles serait l'écosystème s'il n'avait pas été dégradé », est ainsi recommandée par la *Society for Ecological Restoration (SER)* car elle permet de faciliter les choix et les actions à entreprendre, sous certaines conditions (Gann et al., 2019). Le suivi des projets de restauration permet en outre d'assurer que le but visé reste atteignable et d'apporter des modifications et des actions complémentaires aux projets, notamment dans leur adaptabilité aux changements globaux.

Une des conditions nécessaires au succès de tout projet de restauration écologique est qu'il soit construit sur une solide base théorique (Ostertag et al., 2015; Suding, 2011; Wainwright et al., 2018). Réciproquement, en 1987 déjà, Bradshaw comparait l'écologie de la restauration à un « test à l'acide » (*acid test*) permettant de distinguer les règles « d'or » de la restauration, pour suivre l'analogie à la prospection aurifère, de la matrice boueuse de concepts qui les masquaient. D'aucuns poursuivent cette idée en comparant les habitats restaurés comme autant de « terrains de jeu virtuels », du fait qu'ils constituent des terrains d'expérimentation uniques, permettant de tester les processus écologiques et les théories développées au regard des écosystèmes naturels (Palmer et al., 2016).

Assemblage des communautés et restauration écologique

La restauration écologique vise le retour d'un écosystème à son état d'origine, soit celui qu'il montrait avant dégradation anthropique. D'un point de vue plus pratique, la plupart des projets de restauration ne sont pas aussi ambitieux et visent généralement à un retour vers un état moins dégradé (Palmer et al., 2016). Dans tous les cas, la restauration d'un habitat ne reste possible qu'au moyen d'une connaissance profonde de ces états précédents et de la compréhension du processus d'assemblage des communautés écologiques à restaurer. En effet, la plupart des projets de restauration opèrent à l'échelle des communautés

afin de restaurer leur structure et leur composition. De fait, comprendre les mécanismes gouvernant l'assemblage des communautés reste une nécessité en vue de l'amélioration de la restauration écologique, tout particulièrement dans des environnements fortement dégradés et riches en espèces comme les forêts tropicales.

L'environnement d'une communauté écologique donnée peut être décrit comme une série de filtres, dont l'effet cumulé détermine quelles espèces peuvent s'y maintenir (Diaz et al., 1998; Garnier et al., 2004; Vellend, 2016, Fig. 2). Dans un premier temps, les espèces présentes à une échelle régionale doivent passer un filtre de colonisation, défini par leur faculté de dispersion et la distance au site, afin de s'implanter localement (Medeiros et al., 2014; Vellend, 2016). Dans un second temps, les conditions abiotiques caractéristiques du site constituent un second filtre, le filtre environnemental (Bazzaz, 1991; Valk, 1981; Woodward et Diament, 1991). Enfin, l'assemblage des espèces dans un site et leur coexistence sont ultimement gouvernés par les interactions biotiques, principalement la compétition (Garnier et al., 2016) et la facilitation entre espèces, mais également des interactions densité-dépendantes (prédation, parasitisme). Ce filtre biotique est particulièrement important dans le modèle de *succession* écologique, sur lequel reposent encore beaucoup de travaux de restauration.

En suivant le modèle des filtres hiérarchiques, les travaux de restauration « traditionnels » visent à retrouver une certaine composition spécifique (Brudvig, 2011; Török et Helm, 2017), ou fonctionnelle (Ostertag et al., 2015; Zirbel et al., 2017). De fait l'introduction d'espèces est généralement la principale composante des travaux de restauration active. En revanche, il s'agit aussi de la composante la plus complexe. En effet, la sélection des espèces repose souvent sur un sous-échantillonnage « arbitraire » *a priori* d'un ensemble d'espèces présentes à l'échelle régionale. Ce sous-échantillonnage est majoritairement réalisé à partir d'informations limitées quant à l'écologie, la physiologie ou encore les *successions* écologiques de l'écosystème d'origine (O'Brien et al., 2017). De plus, les travaux de restauration sont généralement basés sur la composition historique d'un habitat, aujourd'hui disparu ou fortement dégradé. Or, du fait que les écosystèmes soient des entités dynamiques et non statiques, tenter de retrouver exactement la même composition peut constituer un but inatteignable.

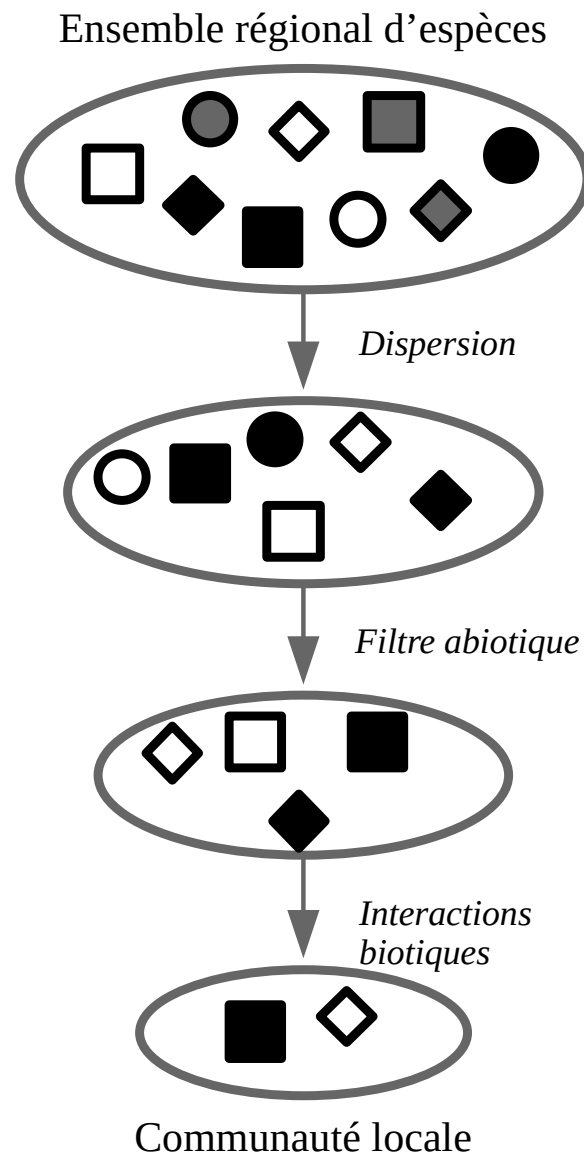


FIGURE 2 – Schématisation de l'assemblage des communautés par l'action des filtres hiérarchiques (d'après Vellend, 2016)

Concentrer les efforts de restauration à tenter de retrouver un habitat résilient et fonctionnel est un but plus réaliste et réalisable. L'essor de l'écologie fonctionnelle dans la compréhension de la réponse des individus à leur environnement, allié aux théories d'assemblage des communautés traditionnelles offre un outil majeur dans ce contexte (Török et Helm, 2017; Wainwright et al., 2018).

Restauration écologique en milieu tropical : le cas des SDTF

Présentation de programmes phares

Exemple 1 : Área de Conservación Guanacaste (ACG) (Costa Rica) La majorité des travaux de restauration écologique des SDTF provient d'Amérique du Sud. À l'échelle des habitats tropicaux secs, le plus vaste projet de restauration est retrouvé au Costa Rica et se situe dans l'aire de conservation du Guanacaste (ACG) (Pringle, 2017).

Cette zone abrite près de 370 000 espèces animales et végétales recensées (soit 65 % des espèces estimées au Costa Rica et 2,4 % de la biodiversité terrestre mondiale). Pourtant l'état de la SDTF locale est gravement impacté par les activités agricoles, notamment par les feux utilisés pour étendre les surfaces agricoles ou les zones de pâture. Les feux d'origine naturelle y étant rares, les espèces locales sont très sensibles à ces perturbations. Les zones brûlées sont rapidement recouvertes par une herbacée invasive (*Hyparrhenia rufa* (Nees) Stapf.) qui fournit un combustible supplémentaire pour les feux à venir (Moline, 1999; Pringle, 2017).

Dans les années 90, un projet de restauration de la SDTF locale a vu le jour (Moline, 1999). Les deux principaux objectifs du projet étaient de réaliser une restauration complète d'un écosystème entier de forêt tropicale semi-sèche et d'assurer sa sauvegarde à long terme en impliquant les populations locales. Les activités de restauration se sont focalisées sur la prévention et l'arrêt de tout feu d'origine anthropique ainsi que de l'exploitation des espèces végétales et animales par les populations locales, soit de la restauration passive. Des brigades d'interventions contre les feux ont également été mises en place. Ce contrôle des feux a ainsi permis une recolonisation de la forêt sur les anciennes pâtures. Bien que des plantations aient été réalisées en 1993, la régénération naturelle a été

favorisée et demeure le principal processus de révégétalisation dans cette zone. En 1977 et 1989, deux nouvelles zones ont été incorporées à l'ACG, montrant dès lors une superficie de 1260 km².

Aujourd'hui, l'ACG regroupe près de 70 000 ha de jeune SDTF. Plusieurs stades successionnels sont ainsi visibles avec, aux stades intermédiaires, des densités (130 contre 107 individus pour 0,1 ha) et des diversités spécifiques (exponentielle de l'indice de Shannon : 2,88 contre 2,75 pour 0,1 ha) équivalentes à celles rencontrées dans les stades les plus avancés (Kalacska et al., 2004). En plus d'être activement investie dans l'emploi des locaux (les 150 employés sont des citoyens nationaux) et de garantir le maintien des services écosystémiques (source d'eau potable), l'ACG œuvre à la sensibilisation écologiste et à l'éducation des populations locales afin d'assurer l'avenir sur le long terme de l'écosystème restauré (Pringle, 2017).

Exemple 2 : *The Buffelsdraai Landfill Site Community Reforestation Project (Afrique du Sud)* À l'occasion de la tenue en 2010 de la Coupe du Monde FIFA à Durban, de nombreuses mesures compensatoires ont été entreprises. Ainsi dès 2008, la municipalité de Thekwini, non loin de Durban, s'est engagée dans un processus de reforestation. Le site choisi était autrefois couvert de champs de canne à sucre, et accueille depuis une cinquantaine d'années une décharge publique. Une zone tampon de 787 ha avait été instaurée entre cette décharge et les zones habitables, et était alors dominée par des espèces exotiques végétales. La volonté de reforestation de cette zone en utilisant des espèces indigènes avait ainsi plusieurs buts : favoriser le stockage de carbone dans un contexte de changement climatique, restaurer la biodiversité indigène et également fournir des retombées économiques aux habitants de la municipalité (Douwes et al., 2016). Afin de promouvoir la participation des populations locales, les arbres ont été produits par celles-ci (« treepreneurs ») et étaient échangés contre des notes de crédit (Douwes et al., 2016). 46 espèces indigènes ont ainsi été réintroduites sur le site, à raison de 100 ha reforestés par an à partir de 2010.

En 2015, un total de 595 476 arbres ont été plantés sur une surface de 442 ha et une accumulation de 7473 tonnes de CO₂ ha / an a été estimée depuis le début du projet. En terme de biodiversité, bien que la richesse spécifique (28 espèces

pour 0,4 ha contre 37 de référence) et la diversité spécifique (exponentielle de l'indice de Shannon : 12,3 contre 21,6 pour 0,4 ha) soient plus faibles qu'en milieu naturel, 5 espèces d'arbres indigènes non plantées ont été retrouvées et 80 espèces d'oiseaux ont été référencées sur le site (Douwes et al., 2016). La diversité spécifique en arbres inférieure s'explique compte tenu des difficultés variables dans la production de certaines espèces, d'autres étant beaucoup plus représentées. En revanche, les retombées économiques sur les populations locales soulignent bien l'importance de ce projet, puisque 50 emplois à plein temps, 16 à mi-temps, et 389 temporaires ont été créés au sein de la municipalité. Les quelques 600 « tree-preneurs » seront encouragés à poursuivre la production de plants pour le marché local et pour des travaux similaires, assurant ainsi des revenus durables (Douwes et al., 2016).

Exemple 3 : Auwahi Dryland Forest Restoration Project Les milieux insulaires sont des milieux relativement fermés en comparaison aux milieux continentaux. Cette particularité est à double tranchant puisque l'apport d'espèces exotiques par l'Homme dans de tels milieux a ainsi un plus grand impact que dans les milieux continentaux (Voir [État et vulnérabilité et des systèmes insulaires](#)). Pourtant dans un contexte de restauration, cette fermeture et les surfaces considérées sont également un avantage puisque les écosystèmes locaux sont ainsi plus facilement contrôlables. L'un des exemples les plus concrets repose sur l'éradication ou le contrôle d'espèces nuisibles, animales ou végétales.

A Hawaï, des programmes de restauration de la forêt sèche ont été mis en place dès 1997 (Auwahi) et 2004 (Kaupulehu). Par exemple, la forêt d'Auwahi, bien que recelant une forte diversité spécifique, ne montrait pas ou peu de [régénération](#) et était ainsi qualifiée de « forêt musée » ("museum forest"). Le site choisi (4 ha) était dominé par une espèce herbacée exotique invasive *Cenchrus clandestinus* (Hochst. ex Chiov.) (kikuyu) et fréquenté par du bétail domestique et/ou divagant. Les travaux de restauration ont débuté par la construction d'une clôture grillagée de 1,3 m de hauteur autour du site, excluant ainsi les grands herbivores. Un processus de contrôle du kikuyu a ensuite été réalisé avec l'application d'herbicide. Enfin, une espèce buissonnante indigène (*Dodonea viscosa* Jacq.) a été massivement plantée dans le but de faciliter l'installation

de nouvelles espèces. Quinze ans plus tard, la densité en individus d'espèces ligneuses indigènes a été décuplée (12 ind / 100m² à 135 ind/m²) et la diversité spécifique indigène a triplé (2,4 à 6,6 / 100m²). Le recrutement de 14 espèces d'arbres indigènes, dont 7 espèces rares, et 6 espèces arbustives indigènes a ainsi été relevée (Medeiros et al., 2014).

Exemple 4 : Restauration de la SDTF dans les Mascareignes Dans les Mascareignes, les îles de Maurice et de Rodrigues peuvent être définies comme des laboratoires pour la conservation pour les îles tropicales (Florens, 2013) et comme précurseurs en matière de restauration écologique dans le SOOI (voir Mauremootoo et al., 2003). Des campagnes de restauration écologique par de la **revégétalisation** ont entre autres été effectuées sur les sites de la Grande Montagne (1997-2001 : 80000 plants, 40 espèces indigènes) ou de l'Anse Quitor (1997-2001 : 19000 plants, 25 espèces indigènes) à Rodrigues, et de l'île aux Aigrettes (2000-2002 : 50000 plants) à Maurice (Mauremootoo et al., 2003). La **régénération** naturelle a également été encouragée, comme sur l'île Ronde. Cet îlot (2,15 km²) comporte encore un exemple de la forêt à latanier indigène qui recouvrait autrefois les zones côtières du nord-ouest de l'île Maurice. Pourtant cette relique était menacée par les espèces végétales et animales exotiques. Dans les années 1970, l'éradication des lapins (*Oryctolagus cuniculus*) et des chèvres (*Capra hircus*) a permis une **régénération** accrue d'espèces ligneuses et de reptiles (North et al., 1994). En revanche, les espèces végétales exotiques ont également bénéficié du relâchement de l'herbivorie, ce qui a nécessité un contrôle « manuel » régulier (débroussaillage, herbicide,...).

La réintroduction de tortues terrestres ainsi été mise en place dans les années 2000 afin de retrouver cette fonction d'herbivorie remplie autrefois par les deux espèces endémiques aujourd'hui éteintes de tortues terrestres locales (*Cylindraspis* spp.). Des espèces remplissant un rôle fonctionnel similaire dont la tortue des Seychelles (*Aldabrachelys gigantea* Schweigger) ainsi que la tortue étoilée de Madagascar (*Astrochelys radiata* Shaw) ont ainsi été introduites sur l'île (ainsi que sur l'île aux Aigrettes). Le résultat est visible en quelques années avec une réduction de la pression des espèces herbacées exotiques ainsi qu'une dispersion renouvelée des espèces indigènes menacés, visées par ce projet (e.g. *Diospyros*

egrettarum I.Richardson) (Griffiths et al., 2013).

Objectifs et problématiques

Cette thèse s'intéresse à la résultante des premières actions de restauration écologique de la forêt semi-sèche entreprises à La Réunion par le programme de Conservation et Restauration des habitats semi-Xérophile de la Réunion (COREXERUN). Les objectifs de la thèse incluent l'évaluation de l'influence des différents facteurs auquel fait face la restauration écologique d'habitat, les différentes actions mises en place lors de ce projet et enfin l'évaluation du succès de la restauration écologique. Cette thèse se décline ainsi en quatre chapitres. Le premier chapitre est intitulé « Présentation du programme de restauration COREXERUN ». Ce programme, mené par le Parc National de La Réunion (2009-2014) duquel tous les résultats de cette thèse sont issus y est décrit, à savoir les différentes modalités de plantation, ainsi que le choix des espèces, mais également de site. L'une des particularités de ce projet mise en avant est qu'il s'agit d'un projet unique à l'échelle de l'île, et est un des précurseurs dans la région du Sud Ouest Océan Indien (SOOI). De plus, ce projet se base sur une quarantaine d'espèces indigènes, ce qui en fait un projet multispécifique unique pour ce type d'habitats.

Le second chapitre est intitulé « Intégration des paramètres de site dans la dynamique des actions de restauration ». Au cours de ce chapitre, nous mettons en lumière l'importance de l'état du site choisi pour la restauration dans l'achèvement de celle-ci. En effet les sites choisis pour la **revégétalisation** sont soumis à divers conditions de dégradation (Préservé / Dégradé), d'altitude (Haute/ Basse) et enfin de préparation du site (Manuelle / Mécanique). Cette variabilité a permis de tester plusieurs hypothèses : *(i)* plus un site est dégradé, plus la restauration sera difficile ; *(ii)* plus les conditions environnementales du site seront défavorables, plus la restauration prendra du temps ; *(iii)* l'effort de restauration doit être à hauteur des difficultés rencontrées.

Le troisième chapitre est intitulé « Influence des conditions environnementales et des interactions biotiques sur la dynamique des communautés en SDTF : implications pour la conservation et aides à la restauration ». Dans ce chapitre,

l'influence des conditions abiotiques et les interactions biotiques sur la dynamique des plants sera étudiée. Plusieurs hypothèses sont faites : *(i)* plus de mortalité en saison sèche; *(ii)* la pluviométrie et l'ombrage sont positivement corrélés à la survie et à la croissance; *(iii)* plus les communautés recrées sont diversifiées, plus elles seront stables au cours du temps.

Le dernier chapitre s'intitule « Influence de traits fonctionnels sur la dynamique de la reconstitution ». Il s'intéresse aux **traits** fonctionnels des individus pouvant expliquer les résultats obtenus sur la survie dans le chapitre précédent. Plusieurs questions y sont abordées : *(i)* comment évoluent la **variabilité** et les valeurs moyennes de **traits** fonctionnels foliaires au cours du développement des individus?; *(ii)* peut-on prévoir la dynamique des plants par la **variabilité** fonctionnelle observée en pépinière; *(iii)* la dynamique est-elle favorisée par la dominance ou la **diversité fonctionnelle**?

Présentation du programme de restauration COREXERUN

Description du chapitre

Ce chapitre consiste en une présentation du programme de restauration écologique **COREXERUN** et des principaux résultats liée à sa réalisation. Les forêts tropicales semi-xérophiles (**SDTF**) font partie des habitats les plus dégradés dans le monde de par les activités humaines, et ce particulièrement dans les systèmes insulaires où les écosystèmes sont déjà fragiles en comparaison aux écosystèmes continentaux. Bien que la colonisation de l'île de La Réunion (Archipel des Mascareignes) soit très récente (ca. 400 ans), la **SDTF** locale a été réduite à 1 % de sa superficie, et est un habitat fragmenté abritant des espèces rares et protégées par décret (*Protected Rare Species (PRS)*). Entre 2009 et 2014, un programme de restauration visant cet habitat a été conduit, avec pour objectifs de renforcer écologiquement les fragments de forêts situés le long du dernier corridor écologique de la côte sous le vent de La Réunion allant du bord de la mer (*env.* 80 m) aux écosystèmes de haute altitude encore en bon état de l'île, et de reconstituer 9 ha de **SDTF** locale. Cet habitat est en effet dans un tel état de dégradation que les propriétés, la structure et la fonctionnalité initiale (avant l'Homme) sont méconnues, et aucun état de référence fonctionnel et intact ne peut être utilisé comme base pour les travaux. Dans un premier temps, les travaux préliminaires

aux actions de restauration ont consisté en la prospection de fragments de forêts et la qualification de leur état de conservation ainsi que de l'inventaire des PRS. Deux fragments particulièrement bien préservés ont été ainsi identifiés. Dans un second temps, la distribution des espèces exotiques envahissantes dans les fragments a été informée. Les sites identifiés pour la phase de reconstitution ont été délimités et défrichés. Les individus préalablement produits en pépinière ont été plantés selon différentes modalités : la géométrie de la placette (disques ou bandes) et la densité de plantation (1, 2 ou 4 ind/m²), de façon à tester les modalités les mieux adaptées à l'exercice de reconstitution. Les contraintes liées à la mise en œuvre du programme ont conduit à ce que les placettes des deux géométries testées ont été installées lors de périodes de plantation différentes (2012 puis 2013). Le plan d'expérience réalisé ne permet donc pas de séparer strictement l'effet de la géométrie d'un effet année éventuel. Les fragments choisis pour la restauration ont fait l'objet d'un renforcement, avec l'introduction d'individus de PRS. Une phase de lutte contre les espèces invasives végétales a été réalisée dans chaque fragment à l'aide de plusieurs méthodes (lutte chimique, coupe, débroussaillage). Suite aux inventaires préliminaires, 48 espèces végétales ligneuses indigènes appartenant à 28 familles botaniques ont été sélectionnées pour la plantation. Neuf espèces étaient strictement endémiques de La Réunion et 21 de l'archipel des Mascareignes. 19 espèces étaient considérées comme menacées ou en danger critique, et 6 vulnérables. Sur les 48 espèces, 13 espèces de PRS ont été dénombrées. Les individus plantés ont été produits en pépinières et sont issues quasi exclusivement de semenciers retrouvés dans les fragments de SDTF. Les inventaires ont montré que les fragments restants de SDTF ont des structures gravement perturbées. Leur état reste cependant très hétérogène, et certains fragments sont encore en assez bon état de fonctionnement écologique. Les objectifs de plantation ont été atteints, puisque près de 90000 individus ont été plantés sur le site de 9 ha. L'évolution de ces plantations bien qu'apparemment positive doit être suivie sur le long terme afin d'adapter plus encore la restauration de la SDTF et sa reconstitution. En revanche, les menaces pèsent toujours sur l'avenir de la SDTF indigène de La Réunion. En effet, des menaces telles que les feux ou le braconnage restent présentes mais plus important encore est l'impact négatif observé des Espèce exotique envahissante – *Community Weighted Mean* (EEE)

animales (*Rattus sp.*, *Lissachatina fulica* Férus.) sur certaines PRS ainsi que celui des EEE végétales dont l'expansion se poursuit (*Hiptage benghalensis* (L.) Kurz, *Furcrea foetidia* (L.) Haw., etc). Les résultats obtenus et décrits dans cette thèse concernent essentiellement le suivi des actions de plantation sur la zone de 9 ha dite de reconstitution.

Conserving and restoring seasonally dry tropical forests on Réunion island (*in prep.*)

Introduction

Seasonal tropical dry forests (SDTF) can be found on all continents within the intertropical area, often in leeward situations relative to neighboring mountain ranges. They are classically defined as forests that occur in regions where mean annual rainfall ranges between 500 and 2000 mm, mean annual temperature above 24 °C (Holdridge, 1967) and where the dry season is longer than the rainy season. Because of these climatic conditions, SDTF are overall located in localities that are favorable to human activities such as agriculture, housing and cattle ranching. As a result, on all continents a global reduction of SDTF ecological status can be observed. In most cases, they persist mostly as open forests still subject to ongoing threats and pressures.

On Réunion island, a young volcanic island (2 - 3 million years BP) of the Indian Ocean, although human settlement was recent compared to other regions of the World, similar declining trends affect forests present in leeward lowlands (Strasberg et al., 2005). Clearings, fires and biological invasions led to severe habitat degradation and fragmentation with negative consequences on remaining populations (Gigord et al., 1999; Cuénin et al., 2019). Forest relicts are nowadays covering less than 1 % of their initial area (*ca.* 58,000 ha), another 20 % being invaded / degraded at various levels and the complementary

majority corresponding to transformed habitats. In most cases, forest fragments in relatively well-preserved state are found on steep slopes of gullies or valleys although SDTF occurred also on flat terrain before human settlement and land-use change (Sarrailh and Madaule, 2008). In spite of these almost inaccessible situations, various threats continue to impair the conservation of these forests, among which invasive plant species are of most serious concern (Barbé et al., 2015). Several species are among the World's worst invasive species (*Hiptage benghalensis*, *Leucaena leucocephala*, *Litsea glutinosa*, *Furcraea foetida*, *Schinus terebinthifolia*, *Lantana camara*).

Several ecological processes may limit secondary succession of SDTF, the most severe being soil degradation. Where soils have not been too severely affected, lack of propagules sources, impact of introduced herbivores predated on seeds and seedlings and introduced woody plants dominating local communities (*Invasive Plant Species (IPS)*) are the most serious barriers to forest regeneration. In central America, where most studies regarding SDTF ecology and conservation were conducted (Dirzo et al., 2011), ecological restoration is often seen as the most efficient, if not unique, ways to enhance SDTF status and promote their recovery. Restoration activities mostly involve planting an array of native species and controlling invasive species, the main objective being the establishment of an ecosystem as close as possible to the originally locally occurring SDTF, or a similar ecosystem with stable targeted properties in terms of composition, structure and functioning.

The definition of a reference ecosystem, being the eventual target state of ecological restoration, is a central issue in all restoration programs. The structure, composition and ideally functioning of the original ecosystem (*i.e* before degradation) define objectives to be achieved through restoration activities. In cases of severe and large scale alteration of those ecosystem properties, as it is often the case with SDTF, the reference state may be poorly known. Historical reports, although often qualitative, can provide helpful descriptions of ecosystems in a state closer to their initial natural conditions than contemporary ones.

A common feature of ecological restoration projects is to operate at timescales usually shorter compared to natural forest regeneration. Trees generation times often exceed tens of years or centuries especially in constraining climatic condi-

tions. Restoration projects targeting heavily degraded areas where forest cover has disappeared tend to favour active restoration by planting. The main principle is to mimic ecological succession by planting pioneer species typical of early vegetation stages. After this first stage, target areas would either be left to follow spontaneous trajectories, or practitioners would implement a subsequent program to implement a second planting stage of species of later successional stages with stronger requirements in terms of shade and that could benefit from the vegetation cover formed by individuals planted during the first stage. Although presumably more efficient, this second approach may also be more uncertain because of unassured funding.

An alternative to planting few pioneer species in a first restoration program phase is to rely on positive diversity effects through facilitation. As evidenced also during ecological succession, positive complementary effects between species can help enhance performance, namely survival and growth, of species with different ecological strategies but planted during the same phase. Such facilitation effects are often called upon to explain the coexistence of a number of species locally. In open conditions, light-demanding species growing relatively faster can cast shade onto more shade-loving species and favor performance. Because severe dispersal limitation is likely in highly fragmented and degraded contexts, coupled with uncertainty in the possibility of implementing several planting phases, relying on a wide array of species for planting may appear as a valuable strategy for [SDTF](#) ecological restoration (Martins, 2018). Including threatened species among candidates for planting may also help enhance their conservation status by increasing numbers and connectivity between population fragments (Cuénin et al., 2019).

In response to the critical situation of [SDTF](#) on Réunion island, European funding was obtained by a local consortium of stakeholders coordinated by Réunion National Park to implement an ambitious restoration program that was eventually launched in 2009. During almost six years, the program involved many actors from the private and public sectors implied in restoration activities (invasive species control, plant production, terrain preparation, planting). To our knowledge, this is the first program, of such large extent with respect to mobilized economic and human means that concerns insular [SDTF](#). The main

objectives of this paper are to (i) to describe the design and implementation of restoration activities of the **COREXERUN** program, and (ii) to present a first assessment of these activities and achievements realized at the end of the program funding period. We discuss these realizations with respect to other restoration programs implemented in **SDTF**, ongoing activities conducted in the different treated areas and threats to the program benefits in terms of **SDTF** restoration.

Material and methods

Description and objectives of the program

The main objective of the **COREXERUN** program was threefold: (O1) to restore degraded forest fragments located in a relatively limited area at landscape scale, (O2) to reconstruct *in fine* a forested area occupied by woody savanna at the start of the program, (O3) to enhance the conservation status of **PRS** known to be restricted to dry habitats. The program was designed as a series of preliminary studies (2009 - 2010) aiming at identifying and informing later restoration actions (2011 - 2014). It also included scientific evaluation actions, communication and community involvement. Some preliminary studies include the local fauna (insects, rats and the invasive giant snail, *Lissachatina fulica*)(not detailed here).

Preliminary studies mostly aimed at (i) prospecting forest remnants and assessing their conservation state of both the forest patches themselves and of the **PRS** that were found within, and (ii) determining the distribution of major invasive plant species. The occurrence of **PRS** in the program implementation area was known *a priori* from expert knowledge and from local literature and was completed during the preliminary studies. Crossing those data with information regarding accessibility and ownership status, a consulting panel of local specialists could identify target sites where the program's objectives would be implemented. These sites were all owned by the Conservatoire du littoral, a public institution in charge of conservation and management of coastal sites.

Regarding restoration actions, the first step concerning the first program

objective (O1) was to designate target areas precisely within the targeted sites in the field and to define how *IPS* would be controlled in each of the sites using mechanical and/or chemical means. Regarding the second objective (O2), the main planned action was planting, which implied previous land preparation, seed cropping and plant production. The third objective (O3) involved two secondary aspects of the program that were (i) to enhance the ecological conditions of the few surviving adult individuals of the most emblematic *PRS* in the implementation area, and (ii) to increase the population size of these species by including them in the list of target species retained for planting (O2). The main planting areas for O2, hereafter designated as reconstruction site, was chosen because it was close to road access and accessible after a short 30-min walk, in hot and steep conditions though. Secondary planting sites, in terms of numbers, were designated among sites targeted for objective O1. Novel aspects of the program were to test different planting modalities (Table 1.1) and a large set of native species (Table A.1).

Modality	Period	Geometry	Density	Plants	Surface	Plots
A	12/2012 - 02/2013	R	2	14040	1.64	30
B	02/2013 - 03/2013	R	4	16200	2.15	32
C	03/2013	P	1	5000	0.63	
D ₁	03/2012 - 04/2012	C	2	10000	1.47	20
D ₂	12/2013	C	2	10000	0.76	40
E	02/2012 - 03/2012	C	4	20000	2.15	80
F	12/2012	R	4	4800	0.21	10
G	12/2013 - 04/2013	P	4.3	2680	0.09	

Table 1.1 – Planting modalities in the reforestation area. Period: planting period, Geometry: shape of planting plots (R: 4 × 30 m rectangles placed perpendicular to prevailing wind direction, or C: circular plots of 2.5 m radius, $\approx 20 \text{ m}^2$, P: indicates plain plantings, not arranged within plots), Density: planting density within plots, in plants or square meter, Plants: number of plants in the modality, Area: overall surface occupied (ha), Plots: number of 20 m^2 plots surveyed through time.

Preliminary vegetation surveys in candidate sites

On Réunion island, **SDTF** fragments currently occur in the ravines of the west leeward. Among these, the Grande Chaloupe and nearby smaller ravines were retained for the program's implementation (Fig. 1.1). In addition of hosting **SDTF** fragments and **PRS** typical of these ecosystems, the implementation area is part of the only ecological corridor at island scale that spreads from the lowland **SDTF** to the upper leeward mountain forests.

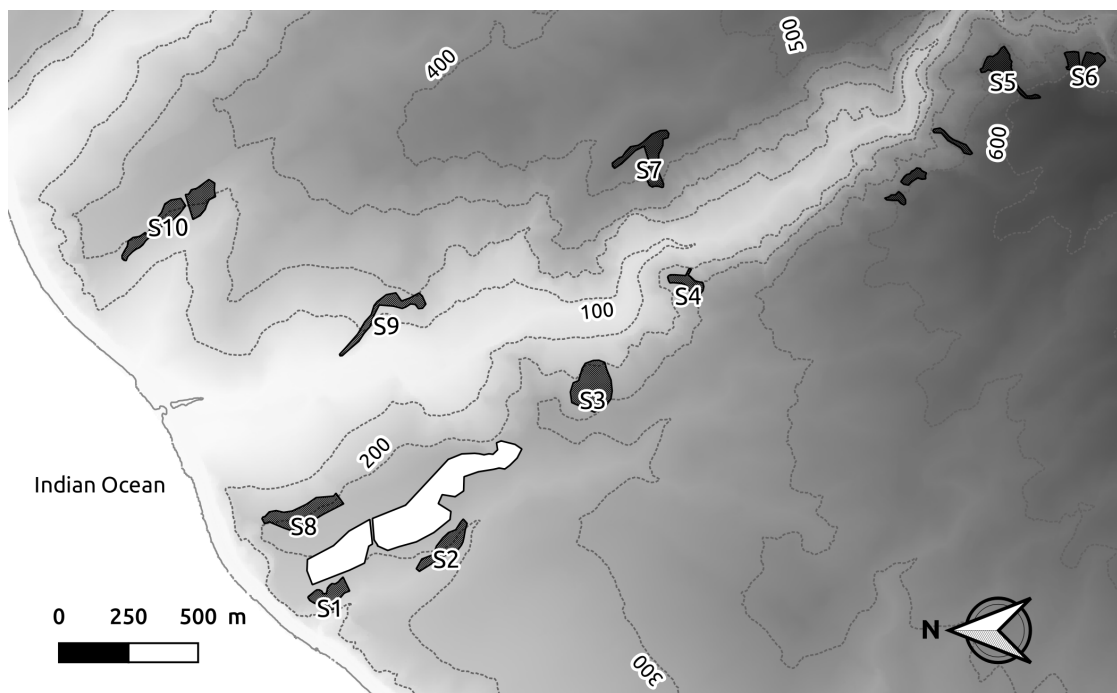


FIGURE 1.1 – Map of the **COREXERUN** program sites : ten restoration sites of various size located in the Grande Chaloupe slopes (S1 to S10, hatched), one downhill reconstruction area located on more gentle slopes where intensive terrain preparation and planting were done (9 ha, white). Contour lines indicate elevations in meters.

Daily rainfall time series reveal severe constraints on water supply to the soil in the reconstruction area. From 1979 to 2015, the total annual rainfall was 1054 mm on average (s.d. : 429 mm, Fig. 1.2), with a maximum of 2750 mm and a minimum of 405 mm. On average, the area experiences 298 dry days per year, that is days with rainfall below 1 mm, and a maximum number of consecutive

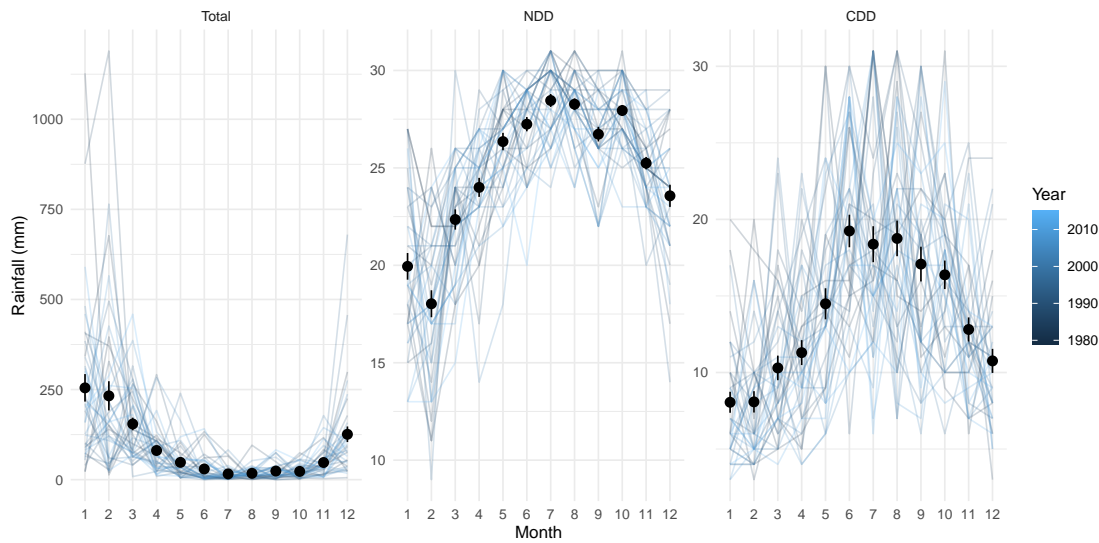


FIGURE 1.2 – Rainfall in the Grande Chaloupe ravine showing summary statistics of monthly rainfall for the 1979 - 2015 daily times series. Total : total rainfall amount for the given month, NDD : number of dry days (rainfall below 1 mm), CDD : maximum number of consecutive dry days observed. Colored lines indicate different years, dots indicate average monthly values and vertical black lines indicate standard errors of monthly values over the times series.

dry days of 40 on average, the length of the longest dry period annually (range : 20 - 68). On a monthly basis, the vegetation experiences a number of dry days over 17 on average, with maxima close to 28 in July and August, with dry periods lasting up to 20 consecutive days (Fig. 1.2).

In candidates sites, initial vegetation surveys of SDTF fragments aimed at assessing the composition and structure of local plant communities. Within areas delimited in target remnants, the abundance / dominance of present species at site scale was estimated using a semi-quantitative scale based on species cover. These surveys determined the vegetation structure (presence/cover of vegetation layers) and composition (native *vs* exotic species, IPS in particular), as well as restoration actions to be planned in each site, including required methods for IPS control. The two most diverse sites *a priori* in terms of native species, namely S5 and S10, were also surveyed for fine structure using spatially explicit individual sampling to gain a more quantitative view of community structure and composition. Two 1000 m² plots were set, one in each area, and surveyed for

species identity and plant size of all individuals. These plots allowed to better quantify the invasion level of these two remnants.

Restoration actions in target SDTF patches

Invasive species poses the most serious threat to native plant communities in SDTF remnants of Réunion island. Direct competition for space, soil nutrients and light deprive native species of these resources and strongly limit both their vegetative and reproductive development. Preliminary consultation and field studies clearly advocated IPS as the main threat on plant communities. Control actions were thus identified as the main restoration actions to be implemented in SDTF remnants. The most problematic IPS present in candidate fragments were mostly woody species, namely trees such as *Schinus terebinthifolia*, *Rhus longipes*, and *Litsea glutinosa*, shrubs (*Lantana camara*, *Tecoma stans*), and climbers (*Hiptage benghalensis*). Among non-woody plants, *Furcraea foetida* was the most problematic species as it can form monospecific understorey, stopping forest regeneration.

Mechanical control was the main control chosen, completed by chemical control of species with strongest vegetative capacities (*Hiptage benghalensis* and *Tecoma stans*). Depending on site accessibility and invasion level, two levels of IPS control were implemented : so-called integrated control occurred at site scale to strongly reduce the competition intensity by IPS and to favour growth and regeneration of planted native species, whereas fine control was realized at station scale in less well-preserved sites and focused around PRS individuals in order to free them from direct mechanical and ecological constraints, and to favour fructification events and regeneration around seeding adults.

Reconstruction protocol and targeted species

To fulfill the SDTF reconstruction (objective O2), preliminary studies allowed to identify a candidate area for reconstruction that met relatively favorable conditions of both site accessibility and location close to restoration sites in order to limits distance between the programme's sites (O1) and ultimately enhance

their connectivity. The targeted area was originally a woody savannah mostly covered by exotic vegetation and rocks.

Funding of the [COREXERUN](#) program partly relied on its ability to propose innovations in terms of actions, two novel aspects were included in its implementation. It was proposed to implement different planting modalities at the reconstruction area scale in terms of plant density and to plant in plots of different shapes. A second panel of consulted specialists agreed on three different densities (1, 2 or 4 plants per square meter), and two different plot shapes (circular, rectangular) plus plain planting. Because of technical and operational constraints, the experimental design for the planting protocol in the reconstruction site could not involve complete crossing of the two controlled factors density and geometry. Indeed, the lowest density of 1 plant per square meter and the "plain" modality were confounded : all plantings at the lowest density occurred without plots precisely defined. An additional constraints led to most circular plots (D₁, E) being planted during the first year when restoration actions actually began (2012), and most rectangular plots (A, B) being planted during subsequent planting phases in the second year (2013). Hence geometry and year are generally mixed.

The second panel of the [COREXERUN](#) program focused on a large set of species for plantation that met two criteria. First, different ecological groups had to be represented in terms of successional status (pioneer *vs* non-pioneer) and habitat preference (restricted to SDFT *vs* with larger distribution). This criterion was retained because of the program's limited duration and the uncertainty regarding opportunities of planting non-pioneer species in later restoration phases. Furthermore, pioneer species were expected to optimize survival and growth of non-pioneer species. Second, planted species needed to include [PRS](#) in order to increase their numbers *in natura*. Indeed, some species were known from small population size at island scale, as low as few wild individuals, making seed collection and plant production difficult.

Preparation prior reconstruction

Although the reconstruction site was difficult to access by vehicles, prior mechanical site preparation (MSP) was applied using a walking excavator which could perform several operations that would have been challenging to perform by hand. A wood crusher allowed to clear the ground from all herbaceous and woody vegetation. Rocks were moved which allowed to free space for planting and allowed to discover a relatively well formed soil underneath rocks. Woody clumps were spared to provide shadow for planted seedlings. This process however required intensive supervision for operations to be conducted at fine spatial scale. After exotic vegetation being cleared, rocks being moved and used to bound planting plots, a mini-excavator was used to dig planting holes. Planting for population enforcement was more challenging as target sites were far less accessible than the reconstruction site and on steeper terrain.

Program management and evaluation

The Réunion National Park was the program manager. The Conservatoire du Littoral, a public institution whose main mission is to protect coastal areas, landscapes and ecosystems from conversion into transformed habitats was the main owner and acted to buy different sites to extend the potential restoration areas. A dedicated three-persons committee was in charge of project coordination and communication. Because of the momentous objectives of the program, several public markets were open to concurrence. After public advertising and selection, private operators were put in charge of terrain preparation, plant production and plantation. Independent scientific evaluation was scheduled and implemented to start simultaneously with restoration actions. It focused on monitoring and evaluating the realized planting and control action in order to allow quantifying the program's achievements and building adaptive management based on the evaluations. Adaptive management was conducted all along the program course. It consisted in surveying and evaluating the various phases of the program as they were implemented in order to adapt them to possible difficulties and improve their realization. Nevertheless, the [COREXERUN](#) program was not designed as a scientific experiment. Thus actions taken through the restoration

process were not realized for crossed factors analyses, resulting in several choices to be made in order to achieve scientific evaluation of the program results. For instance, surveyed plots for the reconstruction plantings were only used on 6 out of 8 planting modalities (Table 1.1). Furthermore, since rectangular planting plots had an area of 120 m², 20 m² surveyed plots had to be created in order to allow comparison with circular shape planting plots.

Results

Community composition, structure and invasion level in target forest remnants

The ten target forest remnants, of average 1.67 ha (min. : 0.76, S4; max. : 2.68 ha, S3), were located on the edges of the main (Grande Chaloupe) and two secondary ravines of the area (Fig. 1.1). Overall, 101 species in 49 families were surveyed, including 55 native species, 10 being strict endemic of Réunion island and 20 endemic of the Mascarenes archipelago, and 46 exotic species. Among woody species, trees represent 30 species, shrubs 37 species, and lianas 14 species. Regarding their conservation status, 10 species are endangered or critically endangered, and 7 are vulnerable. Finally, 13 species are legally protected.

Preliminary vegetation surveys highlighted strongly varying invasion level and conservation status of native vegetation across the ten target forest remnants. Species assemblages varied in diversity and composition in terms of number and growth forms. Invasive plant species (IPS) occur in all surveyed forest patches at various levels. The best conserved sites showed limited number, abundance and cover of invasive species, especially in the canopy. In these cases, stands relatively well structured in terms of height distribution and layers occupancy by native species. By contrast, the most invaded cases showing exotic species dominating both the canopy and understorey layers. Although exotic species control was mostly successfully applied, complete eradication was not observed as exotic species recruitment was still occurring and methods efficiency were seen to be highly species dependent, especially for some IPS such as *H. benghalensis*.

Field visits allowed to highlight varying levels of spatial heterogeneity at

target site scale which led to the definition of core areas and peripheral areas, although not necessarily in all sites. Core areas were better preserved areas compared to peripheral ones. They displayed variable forest structure with different layers and native species present in all layers. Peripheral areas were much more degraded in terms of both vegetation structure and composition : the canopy was either inexistent or with low cover, or was almost entirely composed of exotic trees. The multivariate analysis of species richness in three vegetation layers and different growth-forms allows to ordinate sites according to their composition in terms of native vs exotic or native species and growth-forms.

Site	Area	Trees			Shrubs			Lianas			Herbs		
		Nat.	Exo.	Inv.	Nat.	Exo.	Inv.	Nat.	Exo.	Inv.	Nat.	Exo.	Inv.
S1	C	9	1	1	5	2	3	1	1	3	1	3	1
S1	P	1	1	2	2	2	7	0	0	2	1	2	1
S2	C	8	1	1	7	2	4	1	0	3	2	3	1
S3	C	6	1	1	5	0	3	1	0	2	3	2	1
S3	P	1	0	2	2	1	6	0	0	1	1	0	1
S4	C	3	1	2	4	0	5	2	1	3	2	0	1
S4	P	1	1	3	2	1	5	1	2	3	0	0	1
S5	C	16	0	3	16	0	6	2	0	3	6	2	1
S5	P	1	1	3	5	1	6	1	0	1	1	0	0
S6	C	6	0	2	1	0	4	1	0	1	0	0	1
S6	P	9	0	3	5	1	5	1	1	5	1	0	2
S7	C	7	1	3	4	0	2	2	0	2	4	0	1
S7	P	3	0	3	4	0	3	2	0	1	2	0	0
S8	C	3	2	3	3	1	6	1	2	1	1	1	0
S8	P	1	2	2	3	1	6	1	3	2	1	1	1
S9	C	5	1	1	5	1	6	0	0	1	2	1	1
S9	P	0	1	2	4	1	4	1	0	1	0	2	1
S10	C	11	1	1	7	1	6	0	0	1	2	2	1

Table 1.2 – Species richness for different growth forms (T: trees, S: shrubs, L: lianas, H: herbs and forbs) and different status (Nat.: native, Exo.: non-invasive exotic, Inv.: invasive exotic) in ten sites (S1 to S10) located in forest remnants targeted for ecological restoration in the COREXERUN program. Depending on the size and heterogeneity of the site, core areas (C) were distinguished from peripheral areas (P).

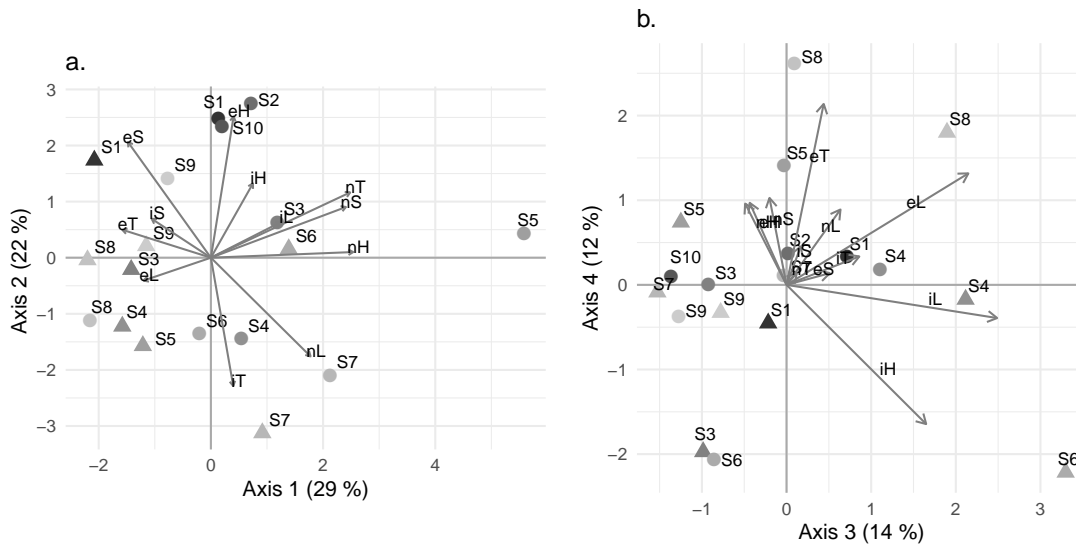


FIGURE 1.3 – Principal Components Analysis (PCA) of species numbers of different growth forms in restoration sites (S1 to S10), in core (circles) and peripheral areas (triangles). The two-letters labels for arrows indicates species status (lowercase initial of native / exotic / invasive) and growth form (uppercase initial of Trees / Shrubs / Herbs / Lianas).

The two most diverse sites in terms of native species (S5 and S10, Table 1.2) were surveyed for fine structure using spatially explicit individual sampling. The sampling plots showed similar and typical J-shape size distribution of all individuals. Large numbers of individuals occurred in the lowest vegetation layer, of tree species below 1 m high, with decreasing numbers of individuals in the 1 to 5 and 5 to 10 m strata. The layers in the two plots however differed strongly in terms of growth-form composition and invasion level. The lower layer in S5 was mostly composed of trees of native species, whereas the same layer was entirely composed of invasive herbs and shrubs.

Target species production

In total, 48 woody native species in 28 families were targeted and concerned by planting operations. They gathered a variety of growth forms, including trees ($n = 22$ species), shrubs ($n = 16$), 3 Monocots (Arecaceae) and 2 lianas. Among all surveyed species, 9 were strict endemic of Réunion island and 21 were endemic

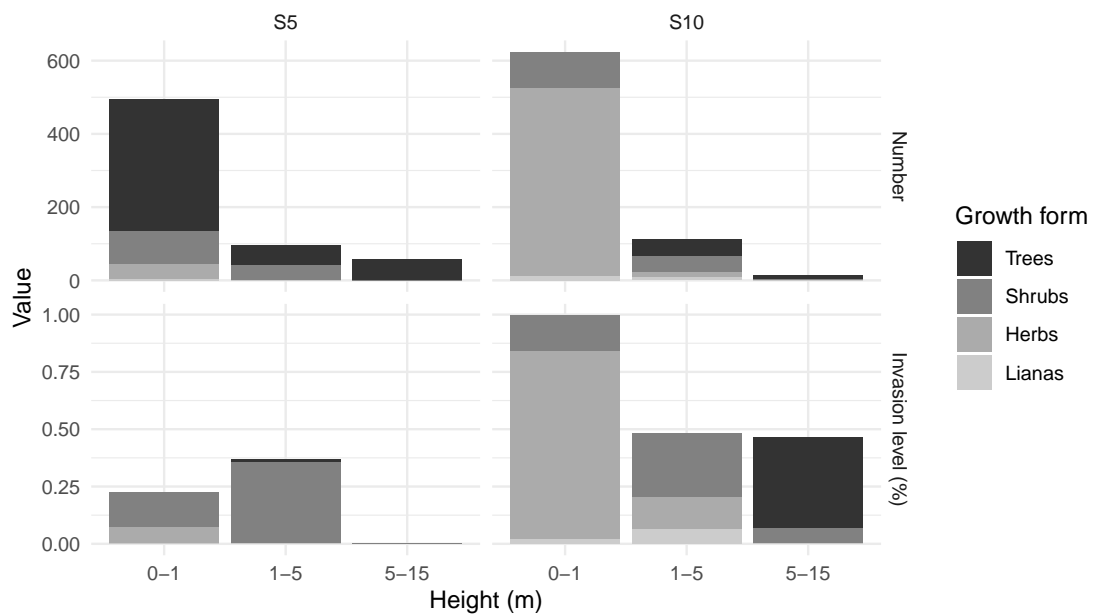


FIGURE 1.4 – Structure and invasion level in three different height layers of two 1000-m² sampling plots (20 × 50 m) located in two sites in highly different conservation states (S5 / S10, see Fig. 1.1) : *a*) number of individuals counted (all species considered), *b*) proportion of individuals of invasive species.

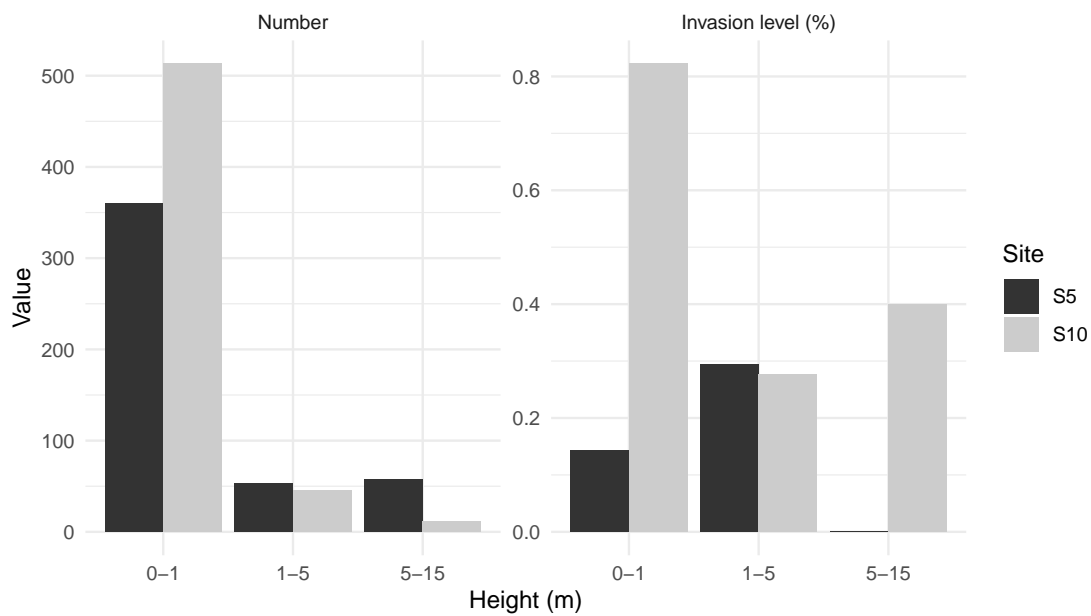


FIGURE 1.5 – Numbers (top) and proportion of invasive species (bottom) of different growth-forms in three different vegetation layers of two 1000-m² sampling plots (20 × 50 m) located in two sites in highly different conservation states (S5 left and S10 right, see Fig.1.1).

of the Mascarene archipelago. Regarding the conservation status, 19 species within the target set are considered as endangered or critically endangered, and 6 as vulnerable. Within this species set, 13 species are legally protected (Fig. A.2).

Seed collection was limited to adult trees present in forests remnants concerned by the program or in their vicinity. For few RPS, propagules were obtained from *ex situ* collections (botanical garden, arboretum). In order to favour genetic diversity *a priori*, seed collection for any given species concerned a number of individuals as far as possible. For a given fruiting tree, collection was limited to an estimated third of its fruit set at maximum in order to limit the impact of seed collection on local populations. Seedlings were then produced in nursery by both public and private operators. For three species (*Dracaena reflexa*, *Ficus reflexa* and *Ficus rubra*), multiplication was realized by cuttings.

Adaptive planting

In total, around 90,000 individual plants were planted in the different areas (Table A.1). The main reconstruction area received 82,720 plants scattered over the 9 ha in three different planting periods (Table 1.1). Monitoring led to qualitative observations of survival and growth of planted species. Some species poorly survived to planting and to the first dry season (2012 - 2013). These observations led to adjust the floristic composition during the following planting sessions. Species such as *Antirhea borbonica*, *Diospyros borbonica* or *Mimusops balata* for instance showed high mortality in the first year after planting for the two first planting phase (N1 and N2) and were therefore produced and planted in lesser numbers during the third planting phase (N3) (Table A.1).

Discussion

Designed to counter the ongoing degradation of SDTF at regional scale, the COREXERUN program was successful in implementing its primary objectives targeted at both ecosystem and species level. A large number of plants of a wide array of species, including protected and rare species, were introduced in a formerly heavily degraded area of exotic vegetation. Meanwhile a number of

forest remnants were subject to invasive species control in order to favour the local native vegetation. The forthcoming plant communities are being monitored for survival and growth.

As shown here, the fragments targeted for restoration were in highly heterogeneous degradation level. Both forest composition and structure were strongly altered up in these sites. In the most degraded sites, alteration could materialize in the form of loss of some ecosystem components, such as the canopy layer, or native species regeneration in the lower layer. In some sites where the structure was persisting, part of the native vegetation was replaced by invasive species in all growth-forms. It must be noted here that the program implementation area comprise of the lowland part of the leeward ecological corridor of the island. In this area, those ten forest patches selected for restoration activities had been first chosen by a panel of local specialists and confirmed for accessibility and interest by field visits. They were known as the ten best preserved patches with some level of persisting ecological interest. Nevertheless, the results on their situation emphasizes how poorly known are the original **SDTF** ecosystems in Réunion island, and thus, how difficult is the choice of a reference site.

Central to all restoration actions, and more generally to restoration ecology, the question of the reference ecosystem was also key for the **COREXERUN** program. Although Réunion island, and the Mascarene archipelago in general, were among the latest land areas to be colonized by humans at global scale, **SDTF** have suffered strong deforestation at island scale, leaving only small areas as limited extant representatives of the original ecosystem. These areas are now present only on steep slopes or in places with limited access, and similarly to La Grande-Chaloupe remnants, in heterogeneous levels of degradation.

Threats and barriers to effective restoration

Preliminary studies advocated **IPS** as the main threat to native plant communities and control actions as the main restoration means to be implemented. After seedlings have been planted, reinvasion by exotic grasses (*e.g.* *Urochloa maxima*), forbs (*Sida retusa*) and creepers (*Mimosa pudica*, *Desmodium* spp.) was fast and favoured by soil disturbance and vegetation cover opening. At low-

elevation, these species exerted strong competition on newly planted seedlings of native species, some of which are known to be slow-growing. Exotic grasses showed strong invasiveness at site scale, they could easily reach two meters high at the end of the rainy season for instance, or creepers could almost entirely cover the ground and seedlings locally. Manual clearing was required after planting in order to help seedlings keep access to light and nutrients. After few years, the development of a low but dense enough canopy in planting plots produce enough shade to first reduce and then block grass germination and development. Observations also confirmed that native litter production was beneficial in reinvasion reduction.

Among common threats on seedlings survival, herbivores are one of the most challenging biotic factors for the success of ecological restoration. In insular ecosystems, introduced herbivores can act as strong if not overwhelming filter on species regeneration. In [SDTF](#) of Réunion island, rats and giant African snails (*Lissachatina fulica*) can be abundant locally and constitute *a priori* serious issues for restoration. Rats are known to feed on fruits (*e.g.* *Pandanus* spp.) or to bark certain species (*e.g.* exotic *L. leucocephala*) in search of water-containing tissues, especially during dry seasons, although their actual impacts on vegetation have been overlooked so far.

Herbivores control had been listed as one of the potential restoration activity to be conducted prior planting the main targeted reconstruction area. However the area being open on two ravines, of relatively large extent (*ca.* 9 ha) and also open to public frequentation, fencing or poison-baiting were not retained as realistic options. Herbivory was nevertheless included among the process to be monitored during vegetation surveys after planting. An indicator of the health status of living plants was noted in order to estimate species vulnerability to herbivores and detect impacts. The first observations revealed that one species mostly was subject to strong herbivory by rats and giant African snails : *Obetia ficifolia* (Urticaceae) has fibrous stems with high water content that were almost systematically attacked leading to strong mortality. Few other species showed signs of herbivory by insects but at levels low enough to not lead to seedlings death.

Among target species, several endemic species typical of the [SDTF](#) are no-

wadays rare, threatened and protected as such. Relictual fragments still host populations on steep slopes on the side of the main gully and remain hard to reach by the general public, but the main reconstruction area was chosen for its accessibility and is crossed by a public and busy trail. Regarding fire risk, it was also taken into account in the program set-up. Large water tanks were built in the direct vicinity of the reconstruction area and made easily accessible by fire-fighting vehicles by rehabilitating an ancient dirt road.

Public awareness regarding ecological risks and threats was part of the program through volunteering during planting sessions of private and public associations, schools, military classes, etc. Furthermore, a small portion of planted trees were provided by locals of the nearby La Grande-Chaloupe village, using seeds and growing methods provided by the PNR. The whole COREXERUN program was also well divulged during scientific national and international congress, and with school interventions and on social media, in order to provide a link with all of the people involved. Another program following COREXERUN (Forêt Sèche, 2014 – 2020, <https://www.foretseche.re>) is continuing this coverage and use of voluntary helps. Although most of the people in Réunion island seem not interested in ecological issues, there has been an increase in participation through time. This is probably one of the most important achievements of the COREXERUN program and will certainly positively impact ecological consciousness and future similar projects locally.

Intégration des paramètres de site dans la dynamique des actions de restauration

Description du chapitre

Contexte : Dans ce chapitre, nous évaluerons le retour à un état de **référence** de communautés recrées et de l'influence des paramètres des actions prises dans le cadre du volet **reforestation** du programme **COREXERUN**, à savoir l'état de dégradation du site, ses conditions environnementales ainsi que l'effort de restauration en lui-même. En effet, les résultats des actions entreprises par le programme, présentées dans le chapitre précédent, varient grandement car ils concernent des sites montrant des caractéristiques propres. L'attendu à la fin du programme est d'atteindre une composition spécifique dominée par les espèces **indigènes**, avec en référence un habitat « préservé » ou du moins faiblement dégradé, et idéalement résilient (Chap. 1). Idéalement, en effet, le but ultime de tout projet de restauration écologique est de recouvrer la **résilience** perdue ou fortement réduite des habitats (**Introduction** générale). S'il suffit dans le meilleur des cas de retirer les **perturbations** à l'origine de cette dégradation, le plus souvent les composantes de l'écosystème sont fortement touchées et empêchent un retour à un état d'origine (Suding, 2011). Le retour de la **résilience** doit se

faire sur le long terme, ce qui explique que la majorité des projets de restauration vise avant tout à retrouver une composition spécifique particulière. De fait, les actions entreprises s'appuient généralement sur la réintroduction d'individus sur le site, de façon à recouvrer ces propriétés disparues ou fortement réduites (SER, 2004; Holl et Aide, 2011; Wieren, 2012). Néanmoins, le retour à un état de **référence** reste tributaire de nombreux paramètres. En effet, plus un habitat sera dégradé et sujet à des **perturbations**, plus il sera difficile de retourner à un état de référence en l'absence d'**actions** de restauration conséquentes. Les conditions environnementales locales peuvent également impacter la dynamique des plants.

Particularité des SDTF : Les forêts sèches tropicales sont considérées comme présentant de plus grandes capacités de **résilience** que les forêts pluviales, du fait qu'elles aient moins de limitations quant à la dispersion des individus qui la composent (majorité d'espèces à petites graines, **anémochores**) ou encore de par une meilleure capacité de rejets (Lebrija-trejos et al., 2010; Holl et Aide, 2011). En revanche, du fait des contraintes environnementales fortes notamment par le biais de stress hydrique durant les saisons sèches, le recrutement ainsi que la croissance et la survie peuvent être fortement limités (Dirzo et al., 2011; Bhadouria et al., 2017). De plus, les forêts sèches tropicales font aujourd'hui partie des habitats les plus dégradés et menacés à l'échelle mondiale (Dirzo et al., 2011).

Objectifs : Au cours de ce chapitre, nous chercherons à mettre en lumière l'importance de l'état du site choisi pour la restauration dans l'achèvement de celle-ci. Plusieurs hypothèses sont faites : *(i)* plus un site est dégradé, plus la restauration sera difficile; *(ii)* plus les conditions environnementales du site sont défavorables, plus la restauration prendra du temps; *(iii)* plus l'effort de restauration est important, doit être proportionnel aux difficultés rencontrées.

Matériel et méthodes : Nous avons évalué l'effet du niveau de dégradation du site (Préservé / Dégradé), des conditions environnementales (Haute / Basse) ainsi que du niveau de restauration, ici la méthode de défrichage des parcelles

(Manuel / Mécanique) de 924 plantules de 38 espèces indigènes de la SDTF locale, répartis dans quatre modalités de plantation, composées des anagrammes des modalités des facteurs précédemment cités : PHMA, DHMA, DHME, et DLME. La survie et la croissance ont été suivies et caractérisées pour la période allant de la plantation (2012/2013) à la saison sèche 2017. La contribution des différents modalités de plantation ainsi que des variables abiotiques et biotiques a été évaluée au moyen de modèles généralisés mixtes (binomiaux pour la survie et gaussiens pour la croissance). Les variables intégrées dans les modèles fixes sont l'identité de la modalité (PHMA, DHMA, DHME, et DLME), l'ombrage (variable biotique) ainsi que la pluviométrie (variable abiotique). Pour prendre en compte les variations spécifiques et les conditions locales à l'échelle de la placette, la partie aléatoire des modèles était composée de l'identité de l'espèce considérée ainsi que de l'identité de la placette. Afin de comparer de la composition associée à chaque modalité de plantation à celle de l'état de référence au cours du temps, des analyses multidimensionnelles non métriques (*Positionnement non métrique multidimensionnel – Non metric MultiDimensional Scaling (NMDS)*) ont été réalisées. Les différences entre modalités de plantation ont été testées au moyen d'ANOVA multivariées.

Résultats / Discussion : Nos résultats montrent que la survie la plus faible est enregistrée pour les placettes soumises à des conditions environnementales jugées défavorables (DLME). De façon surprenante, les parcelles réalisées dans le site le mieux préservé (PHMA) ne montrent pas la meilleure survie au cours du temps. Cette première estimation de la mortalité par modalité de protocole suggère une influence de l'environnement des plants : pour cette modalité, la présence d'individus indigènes adultes entraînerait ainsi une interaction négative sur la survie des plants réintroduits. De plus, les modèles de croissance montrent que l'ombrage de la parcelle a un effet positif sur la croissance en hauteur. Un effet de *facilitation* peut ainsi être avancé pour la croissance (Fagundes et al., 2018; Padilla et Pugnaire, 2006), associé à des phénomènes de densité-dépendance négative pour la survie, liés au fait que les plants appartiennent aux mêmes espèces que les individus retrouvés en milieu naturel (Zhu et al., 2018; Zhu et al., 2015). Une autre hypothèse réside dans la dominance des

espèces **pionnières** sur les parcelles dont la survie est éprouvée par le manque de lumière (Wright et al., 2010). Les modèles montrent qu'en comparaison au site préservé, le défrichage mécanique a un effet positif sur la survie au sein des placettes concernées. A l'inverse, les parcelles manuellement défrichées, bien qu'en conditions favorables (DHMA) ont un effet négatif sur la survie des individus. Le défrichage est une phase importante de la restauration puisqu'il permet de relâcher l'impact des espèces **exotique** sur les plantations, impact qui peut se traduire par une augmentation de la compétition et de la mortalité dans les plantations (Thaxton et al., 2012). Il semble que le défrichage mécanique réduise de façon plus pérenne la réinvasion par les espèces exotiques que le défrichage manuel.

Des variables abiotiques et biotiques testées dans les modèles, seule la pluviométrie montre un effet positif dans les modèles de survie. Cette influence forte explique que si dans les modèles, la survie des plants semble favorisée dans le protocole DLME, la survie « réalisée » est plus importante dans les parcelles soumises à des conditions favorables (DHME, DHMA). En revanche, les modèles de croissance montrent que l'ombrage de la parcelle a un effet positif sur la croissance en hauteur tandis que la pluviométrie influence positivement la croissance de la couronne. Ces résultats explicitent l'importance des variables environnementales dans la dynamique globale des projets de restauration et confirment à nouveau celle des interactions biotiques.

La composition spécifique globale semble converger vers celle présentée par le milieu de référence. Ce résultat est encourageant pour le programme **COREXERUN**, car il semble ainsi atteindre un des buts fixés en début de projet (Chap. 1). Pourtant deux limitations sont à relever : aucun recrutement de nouvelle espèce uniquement présente en milieu naturel n'a été observé, et la composition initiale des parcelles variait déjà de celle de l'état de référence puisqu'un grand nombre d'espèces (17) ayant disparu des parcelles ne sont pas retrouvées en milieu naturel. Ceci explicite le fait qu'un état de **référence** devrait être un point de départ, une aide pour la restauration, mais ne devrait pas être considérée comme un but à atteindre de façon exclusive. En effet, même l'état de **référence** n'est qu'une image fixe, la réalité est que les communautés sont des ensembles dynamiques évoluant en fonction de leur environnement au cours du

temps.

Conclusion : Au cours de ce chapitre, nous montrons une convergence vers une composition de *référence*. Néanmoins, l'évaluation du succès de la restauration en elle-même nécessite d'être mieux définie, comme par exemple au niveau fonctionnel (Suding, 2011) mais surtout devra être menée sur un plus long terme pour être réellement concluant. En revanche, à court terme, il est rassurant de voir que la prise d'actions de restauration quelles qu'elles soient permettent à des sites montrant des conditions et des états différents, de tendre vers une composition spécifique similaire à celle de l'état de *référence* visé. Bien que dépendante grandement de décisions de gestion de projet prenant en compte l'accessibilité et l'état du site ainsi que les moyens financiers et humains à disposition, l'influence de l'effort de restauration est particulièrement importante. En effet, à état de dégradation équivalent, l'augmentation de l'effort de restauration, ici selon de la méthode de défrichage, permet d'améliorer grandement la croissance et la survie des plants. De plus, les conditions abiotiques et biotiques sont également à prendre en compte (Bhadouria et al., 2017). Dans des conditions défavorables, une réévaluation des *actions* de restauration choisies sera nécessaire, sans quoi l'issue la plus probable sera l'échec de la restauration. En revanche, les interactions biotiques de compétition mais également de *facilitation* peuvent moduler les résultats attendus de la restauration. Comprendre et prévoir l'impact des variables abiotiques et biotiques sur la dynamique des plantations est ainsi une nécessité afin de prévoir l'orientation de la restauration, et pouvoir ainsi ajuster les différents paramètres de la restauration, notamment dans les actions prises et l'amplitude de l'effort de restauration.

Degradation level and site operability are driving the restoration success of a Seasonally Dry Tropical Forest in the Mascarenes (*in prep.*)

Abstract

Ideally, ecological restoration aims at recovering loss or disturbed resilience of habitats. Theoretically, the more disturbed a habitat is, the less easy it would return to its former state if appropriate restoration efforts is not provided. We used the results of a 5-years old restoration project of the Seasonnaly Dry Tropical Forest of Réunion island to assess the effect of site level of degradation (Preserved / Degraded), of site elevation (High / Low) and of restoration efforts (Manual / Mechanical clearing) on 924 seedlings of 38 native species distributed in four restoration modalities. We used GLMM for explaining survival and growth, and NMDS to compare the species composition from planting to five year later. Seedlings in well-preserved plots showed lower survival compared to other plots in disadvantageous environmental conditions. Mechanically cleared protocols showed to enhance survival and overall growth. Rainfall was also shown to have a significant positive impact on survival. Overall specific composition appears to converge toward the reference site. Lesser suvival and growth found in well-preserved sites might highlight negative biotic interactions with standing native trees. Furthermore, increasing restoration effort enhanced restored plots

dynamics, probably by decreasing exotic species cover. Our results showed that restoring highly degraded sites is possible, as long as environmental conditions and restoration effort, are taken into account in combination with early biotic interactions. This study should contribute to management choices for SDTF ecological restoration in the South-West Indian ocean.

Introduction

As the capacity of an ecosystem to recover after disturbance, resilience is a key concept in restoration ecology (Lake, 2013). Resilience varies naturally across ecosystems according to the characteristics of both the local biota and biotope. Tropical dry forests reputedly possess higher resilience than rainforests, thanks to lower dispersal limitation and higher sprouting capacity (Holl and Aide, 2011). Yet they generally have slower dynamics and low regeneration capacities because of strong environmental constraints. Especially in seasonally dry tropical forests (SDTF), species performance in recruitment, growth and survival may be severely limited due to severe dry season drought and associated water stress (Wright et al., 2010; Dirzo et al., 2011; Bhadouria et al., 2017). SDTF are nowadays among the most severely threatened and degraded ecosystem globally. Part of this situation originates from the many services that human populations obtain from these ecosystems (goods, etc), most of the time in an unsustainable manner. In the Mascarene archipelago, although it is one of the regions most recently colonized by humans at global scale, the fate of SDTF has also been dramatic as less than one percent of their original extent remains. Fragments in varying conservation states still harbor a large variety of endemic species, but many are invaded or disconnected.

Target ecosystems for restoration are often maintained in a more or less altered state due to a human-modified disturbance regime preventing recovery. Reducing such forcing below some threshold level is often a key prerequisite for restoration benefits to last through time. Depending on the degradation level, positive resilience favours self-recovery allowing natural regeneration to move the system towards its original state. Removing the main disturbance driver that led to degradation thus often favours the natural re-establishment

of native species. Many restoration programs of degraded ecosystems build on this perspective, using so-called passive restoration. For instance, the removal of herbivory pressure by cattle led to increased native specific richness in a three-years restoration project of the dry tropical forests of Panama (Griscom et al., 2009).

However, passive restoration may not happen if key ecosystem components are lost due to degradation (Suding, 2011). Passive restoration remains restricted to situations where recruitment is not too strongly limited. In the context of fragmented landscapes and ecosystems, restoration programs often deal with the loss of effective dispersal, either because of low connectivity when distances between seed sources and target sites are too important, or when dispersers are lost. In strongly degraded situations, active ecological restoration is often the retained option, it involves the reintroduction of species by seeding or planting so that “the restored ecosystem contains a characteristic assemblage of the species that occur in the reference ecosystem and that provide appropriate community structure” (SER, 2004; Holl and Aide, 2011; Wieren, 2012).

In active restoration, programs generally focus on the reintroduction of few keystone species for ecosystem recovery. For instance in Hawaii, the introduction of *Dodonea viscosa*, a pantropical pioneer species on islands, alone in a highly degraded site, a so-called museum forest, drastically improved seed rain and subsequent establishment of native species absent from the site before pioneer trees were planted (Medeiros et al., 2014). More generally, the reintroduction of seedlings of a certain diversity of selected native species is the most common active restoration method. Although reintroducing species has been conducted routinely during the past decades, species selection still remains an active “in-research” step. For this only step, restoration ecology can rely on several studies and research fields in communities assembly, where issues such as genetic diversity (Reynolds et al., 2012), functional groups (Padilla et al., 2009; Zirbel et al., 2017) and functional traits are explored (Worthy and Swenson, 2019).

Because of the intrinsic pace of ecological processes, recovery requires time before ecosystem properties, namely structure, composition and functioning, change towards their reference state. This argument underlies the common and rather simple view that active ecological restoration is more feasible in

ecosystems that are closer to their reference state than more heavily degraded sites. In degraded sites, negative resilience tends to bring systems back to their altered state (Folke et al., 2004; Lake, 2013). The more degraded a site is, the more restoration effort and actions are needed to surmount negative resilience and achieve proper restoration (Holl and Aide, 2011). Relatively preserved sites with low degradation level usually requires less effort for restoration. Hence restoration has theoretically more chance of success when the altered state of sites is not too different from the reference state. Restoration of sites located in historical vegetation cores, or well preserved fragments, should strongly favour seedling installation compared to more degraded sites. Periphery areas would enhance both survival and growth comparing to historical core of the chosen species (Wieren, 2012).

Several factors may however qualify this perspective. First, irrespective of the degradation level, environmental conditions can modulate the required restoration effort: in stressful environmental conditions, natural abiotic filters, such as drought for instance, strongly impact seedlings dynamics. In this case, facilitation through nursing effects may have critical importance (Padilla and Pugnaire, 2006) from which ecological restoration would benefit (Martins, 2018). Second, active restoration supposes human intervention to implement restoration activities, which often include weeding or clearing, that is the removal of exotic species that exert competition on site (Thaxton et al., 2012), and seeding or planting. Apart from environmental conditions, the feasibility of these activities, the workload required and their cost condition restoration success as additional parameters. Site accessibility in particular is important, as it determines which technical means can be employed in restoration activities and at what cost (Holl and Aide, 2011). Hence the choice of the weeding or clearing method is constrained, because it must answer to practical and financial issues that every manager has to take into account. Manual clearing is generally used in sites dealing with landscape limitation such as steep slopes. However, its action might be limited as well as being time consuming. Mechanical clearing using machines is faster and its impact on exotic species might be more important, but most of the time it is only used on accessible and flat terrains.

Nowadays, majors restoration programs are implemented in the various re-

gions where SDFT occur. They deal with a large variety of ecosystem states and employ different techniques from passive to active restoration. On Réunion island, a restoration program was launched in 2012 to start restoring several forest fragments on the leeward side of the island, and to afforest a nine-hectares area of woody savannah almost entirely composed of exotic species. Using relatively well-preserved fragments of SDTF and historical records to define a proper reference state, this program aimed at recovering native specific composition on the short term and fully functional habitats on the longer term. In this study, we investigate the success of restoration activities after five years in four sites in different degradation level, environmental conditions and initially prepared using two different clearing methods. On these sites, we surveyed individual and species performance as indicators of the success of restoration activities, measured in terms of growth and survival, and of resulting floristic composition. Pairwise comparisons of the different experimental designs allow us to specifically address the effects of three factors implied in the success of the restoration activities: we expect that (i) given the same clearing method, restoration success is favoured with lower degradation level, *i.e.* in a weakly degraded site compared to a more strongly degraded one, (ii) we expect that for the same degradation level, increasing effort, notably using mechanical clearing, favours restoration success, and (iii) we expect restoration success to be favoured in more favourable site conditions, *i.e.* with lower water and temperature stress, that is at higher compared to lower elevation in the present case. Finally we discuss the implications of the various conditions in which restoration was performed in the studied program and evaluate its efficiency for the restoration of native SDTF forests of Réunion island and the region in the future.

Material and Methods

Study site

SDTF in Réunion island occur in areas characterized by an annual rainfall under 1600 mm and strong seasonality with an approximately nine-months rain season and a three-months dry season (Cadet, 1977). Less than 1 % of the native

seasonally dry forest still exists on Réunion island, mostly as fragments isolated one from another. The present study took place in the vicinity of La Grande Chaloupe ravine, a deeply-incised valley with steep cliffs limited by plateau, where numerous of SDTF fragments are found (Fig. 2.1).

A first study zone is located at *ca.* 600 m and is composed of a core area, one of the best-preserved relict of SDTF at island-scale (Cuénin et al., 2019), S5 in Chap. 1), and a peripheral area. The core area located on a little peak (Cap Francis) on the left side of the main ravine. It has a relatively flat top but with heterogeneous micro-topography, well-developed soil neighboring rocky areas on which the forest shows heterogeneous structure and varying canopy openness but high native species diversity. In 2010, preliminary project involved floristic surveys of most important remnants among the Grande-chaloupe Ravine (Chap. 1), including a sampling plot of 1000 m² allowing us to characterize a reference species composition, as all exotic species were virtually removed (Chap. 1).

The peripheral area consists in secondary vegetation dominated by cryptogenic *Pteridium aquilinum* which makes a monospecific lower herbaceous layer mixed with exotic shrub species (*Lantana camara*, *Leucaena leucocephala*, *Rhus longipes*, *Vachellia farnesiana*,...) and few exotic trees (*Albizia lebeck*, *Syzygium jambos*, *Litsea glutinosa*). Although the periphery area was more degraded than the core, they are located at similar elevation with similar climatic conditions. The second study zone is located at low elevation (*ca.* 200 m, Fig. 2.1, reconstruction area in Chap. 1) on a plateau with gentle slope, locally called a planèze, limited by the main ravine on one side and a smaller one on the other. Before site preparation, this zone was covered by a savannah-shaped secondary vegetation dominated by herbaceous species (*Furcraea foetidia*, *Heteropogon contortus*, *Panicum maximum*), with the same woody species as described above.

Restoration activities

Restoration process of the native SDTF, as conducted by the Réunion National Park (RNP), involved the reintroduction of native seedlings in the sites described above (Chap. 1). Prior to planting actions, exotic species pressure was reduced by

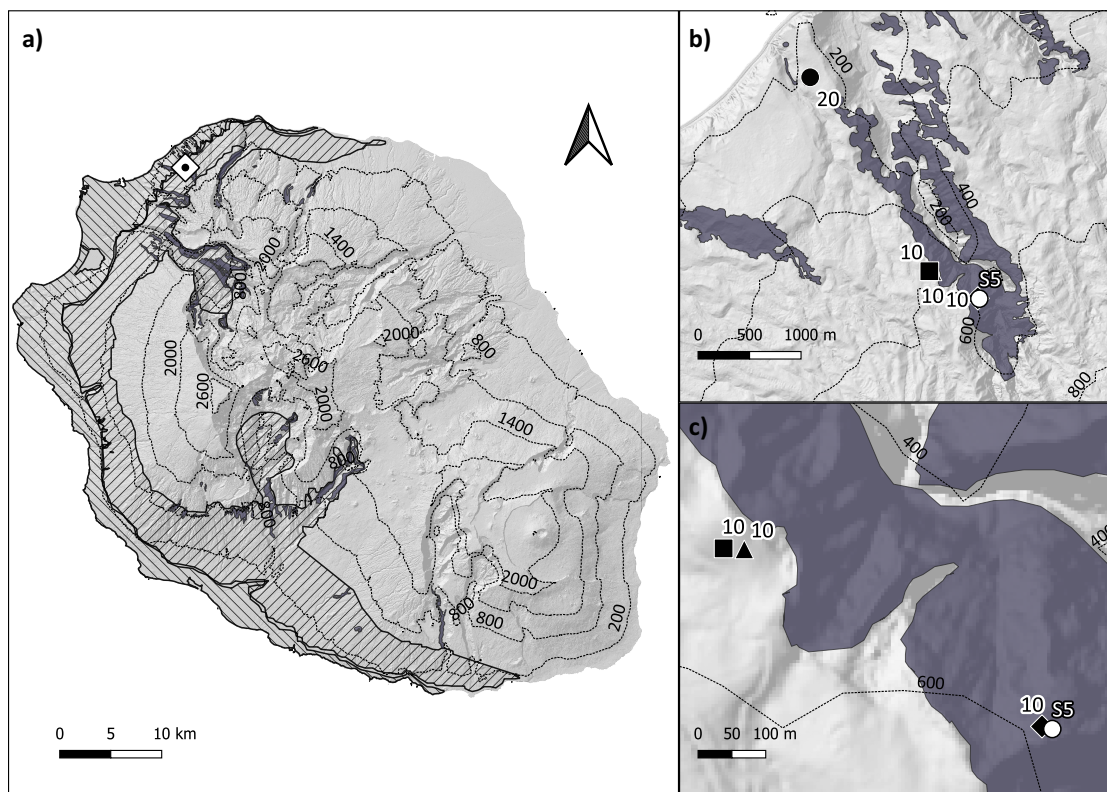


Figure 2.1 – Location of survey sites along La Grande Chaloupe Ravine, in the north west of Réunion island. (a) The distribution of present SDTF remnants are shown in dark grey; before human colonisation, native SDTF (dashed) were covering *ca.* 675 hectares in lowlands on the west coast of Réunion island (from Strasberg et al., 2005). The study area, La Grande Chaloupe Ravine, is indicated by a white diamond. (b) Distribution of the 4 study sites along the left bank of the latter. Sites differ according to the restoration modality; the number of plots surveyed for each modality is indicated. Planting modalities are defined by the level of degradation (Preserved or Degraded), the site elevation (High or Low) and the clearing treatment (MANual or MEchanical). The lowest elevation site (restoration modality DLMA; ●) was at an elevation of 200 m. (c) Distribution of the 3 sites at higher elevation; two sites were closely located, restoration modalities DHMA (■) and DHME (▲) (elevation of 547 and 564 m); the restoration modality PHMA (◆) occurred at the highest elevation (612 m) in a site still retaining a preserved SDTF fragment (○, S5, Chap. 1). Contour lines indicate elevation in meters.

applying one clearing treatment (manual or mechanical) depending on the site state and accessibility (Fig. 2.1). Four planting sites in each of which survey plots were set up are considered here. In each site, different characteristics define what we hereafter refer to as restoration modalities: state (Preserved / Degraded), environmental conditions (favourable at (H)igh elevation / disadvantageous at (L)ow elevation) and clearing method. The first site, located in the core area showed the lowest degradation level, combined with favourable environmental conditions (rainfall, temperature, etc.) and was manually cleared (PHMA). In the degraded periphery area, a second site was manually cleared (DHMA) and a third one was mechanically cleared (DHME). The last and fourth site had the most degraded state, suffered from harsher environmental conditions and was mechanically cleared (DLME, reconstitution area, Chap. 1). In each site, 10 circular clustered plots of 20 m^2 were set up (20 plots for DLME), with an average of 20 stems per plot (1 ind/m^2).

Based on their occurrence around the site, and for the rarest ones, based on historical and empirical evidence, a pool of 48 native species was selected in the overall restoration program with 38 considered in this study (Chap. 1, Table A.1). Fruits were collected in 2009 - 2010 and planted in standard nursery conditions. At a height of *ca.* 30 cm, a period of water-stress was applied on seedlings during two months. Each individual was then translocated and planted on site during the rainy season. Due to time limitation, restoration modalities were performed on two different years: PHMA, DHMA and DHME in 2012 and DLME in 2013. Seedlings did not receive any fertilizer, and were only watered at planting (5 L). Two closely located weather stations allowed rainfall to be reported weekly from the beginning of planting in 2012 to the last census in 2017.

Sampling and variables

In total, 50 plots were followed since the seedling plantation (2012-2013) to 2017. Four censuses were performed and two were retained for analysis to assess the overall survival and growth. The first census was realized one month after the planting (t_{+1m}) and the last one in 2017 (t_{2017}). Because two different

planting years are involved, we calculated S_a , the annual survival rate as

$$S_a = \left(\frac{n_{t+1}}{n_t} \right)^{52/d}$$

with n_t the number of individuals at time = t , and d , the duration in weeks between t and t_{+1} (Sheil et al., 1995).

Parallely, on each plot, growth measurement was conducted on at least one seedling from each species present on the plot. Each individual was tagged and followed through time. Measures included diameter at plant height (H) and crown diameter (DC) following Pérez-Harguindeguy et al. (2013). Relative Growth Rate was then estimated in order to allowing interspecies comparisons and calculated as

$$RGR = \frac{\log(m_{t+1}) - \log(m_t)}{d}$$

where d being the duration between the two censuses, and m be the measure in height or crown diameter.

Sun exposure can act as a strong limiting factor in SDTF. Shadowing provided by surrounding adults trees is believed to facilitate early stage individuals survival and growth (Khurana and Singh, 2001; Vieira and Scariot, 2006; Bhadouria et al., 2017; Padilla and Pugnaire, 2006). A shadowing index (SI) was thus defined based on a survey of each tree or tree clump near the plot as:

$$SI = \frac{HW}{D}$$

with H , the height of the tree (or tree clump), W its width, and D the distance to plot center. As the shadowing index is influenced by the position of the tree, SIw was obtained by weighting SI according to the tree trigonometric position. Four levels of Shadowing (1: Weak, 2: Low, 3: Moderate, 4: High) were then determined based on quantiles using the sum of all SIw as an overall index for a plot.

Variations in α diversity at plot level were investigated for each study period. Based on species composition at plot level, two different indexes are used: transformed Shannon's entropy transformed following Jost (2006), obtained as the exponential value of Shannon's entropy (H'), and Pielou's evenness (J) calculated

as followed:

$$J = \frac{H'}{\log(S)}$$

where S is the species richness. The transformed Shannon's entropy indicates the equivalent number of species (ENS) in an equivalent uniform community (containing equally-common species) with the same value of Shannon's entropy and allows to better compare two communities (Jost, 2006). In order to compare the β diversity between restoration modalities and the reference site (S5, Chap. 1), pairwise Sørensen index was calculated from planting to 2017.

Statistical analyses

In order to test our hypotheses and estimate individuals survival probability, a Binomial Mixed model (*Modèles linéaires généralisés mixtes – Generalized Linear Mixed Models (GLMM)*; Bolker et al., 2009; Gelman and Pardoe, 2006) was used where restoration modality (four levels), shadowing (four levels) and rainfall were the independent variables. Plot identity and species identity were used as random effects. We choose to retain only species with more than 10 living individuals at the beginning of each period to ensure sufficient numbers for survival estimation. Rainfall being a continuous variable, its values were standardised prior to entering the model. Considering that survival tends to decrease with the number of week between censuses, this variable was incorporated in survival models using the offset argument of glmer function (Bates et al., 2007). Similarly to survival analysis, models using RGR as response variable were calibrated using the same explanatory and random variables but using Gaussian Mixed models. All analyses were performed in R v. 3.4.4 statistical software using the *lme4* v. 1.1-12 package (Bates et al., 2015; Bates et al., 2007).

Variations in specific composition were investigated from planting to and compared to the reference habitat. This was done using non-metric multi-dimensional scaling (NMDS) ordination, based on Bray-Curtis distance, with Wisconsin square root transformation (Oksanen et al., 2018). Using the hull visualization for each planting protocol, we could assess the trend of the restored floristic composition to converge or not to the one observed in the reference

site (Cap-Francis). The best solution was found after 3 iterations, with a stress value of 0.10. We then statistically tested for differences in species composition between planting protocols using multivariate ANOVA, using 999 permutation tests based on Bray–Curtis dissimilarities (Oksanen et al., 2018). These analyses were performed using *adonis* function from the *vegan* 2.5-6 package (Oksanen et al., 2018).

Results

Survival

Overall survival ranged from 33.9 % (DHMA) at its lowest to 68.7 % (DHME). When considering the annual survival rate (S_a), mechanical planting showed highest survival comparing to manual planting (linear model, multiple $R^2 = 0.39$, $F = 9.67$, $df = 3,45$, $p = 4.5^{-04}$ ***, Fig. 2.2). Although plantations performed in a preserved state (PHMA) showed no significant differences with plantation at high elevation (DHME and DHMA), plantations in disadvantageous conditions (DLME) showed significantly lower survival ($p < 0.05$ ***)).

The results of the binary mixed model (Fig. 2.3a) show that mechanically cleared plots had the greatest survival (DHME and DLME) with no significant difference between them. Manually cleared plots showed a significantly negative effect on survival ($p < 0.05$ ***). Regarding the other retained variables, only rainfall had a positive and significant effect on survival (Fig. 2.3a).

The proportion of variance explained by the full model remains really low compared to the unexplained variance (35 % vs 65 %, Fig. 2.4). Plot identity taken as random variable and the fixed effects explained respectively 3 % and 10 %, most of the variation was explained by species identity taken as random variable (23 %).

Growth

Relative growth rate was greater in mechanical planted protocols for both height ($R^2 = 0.12$, $df = 1, 223$, $t = 5.44$, $p = 1.39^{-07}$ ***) and crown diameter ($R^2 =$

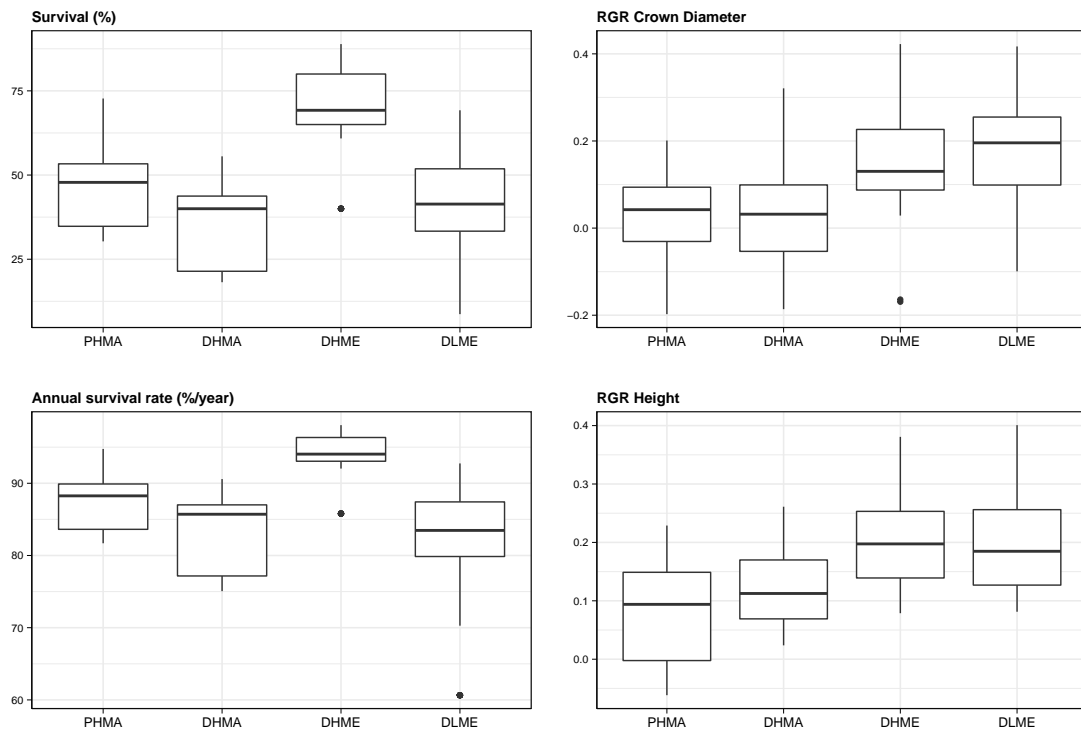


Figure 2.2 – Overall survival and relative growth rate (RGR) recorded for four restoration modalities from planting to the last census in 2017. The four restoration modalities are indicated using acronyms indicating first the site level of degradation, (P)reserved or (D)egraded, site elevation, (H)igh or (L)ow, in second position and finally the clearing treatment, (MA)nual or (ME)chanical. Since census intervals are varying, annual survival rate, calculated following Sheil et al. (1995), is shown to compare modalities. Relative growth rates are given for seedlings height and crown diameter.

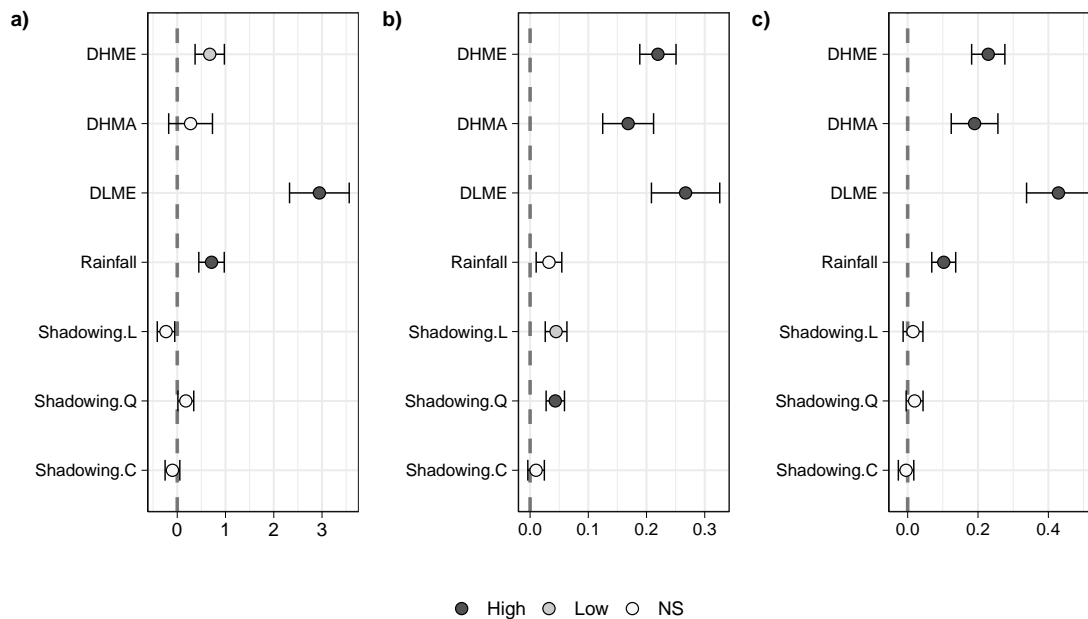


Figure 2.3 – Effect of restoration modalities and climatic and local conditions on tree survival (*a*), growth in height (*b*) and in crown diameter (*c*) in plots. Estimated coefficients (+ SE) from Generalized Linear Mixed Models are shown here for each variable for plots from planting to 2017. Dotted lines are at zero, so that the left of the line indicates a negative effect of variables on survival, while the right indicates a positive effect. Significant effects ($0.01 < P < 0.05$) are indicated by dark grey circles, low significant effects ($0.1 > P > 0.05$) are indicated in light grey, while white circles mean no significance ($P > 0.1$). Effects of restoration modalities are given relatively to those shown by PHMA.

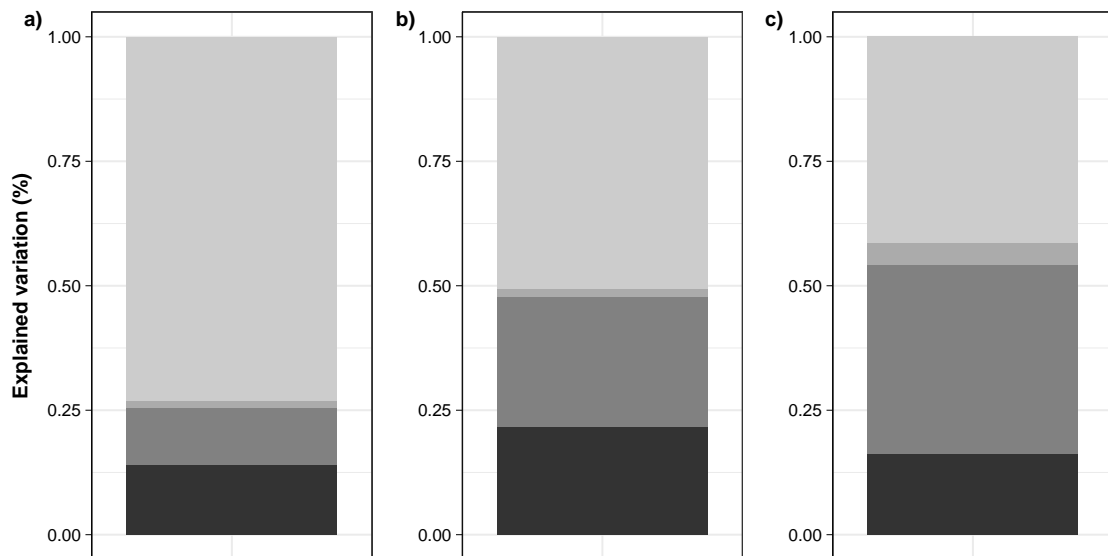


Figure 2.4 – Proportion of explained variance from Generalized Mixed Models performed for seedlings' survival and growth from planting to 2017. Survival models explained variance (*a*) is presented with growth models explained variance for seedlings height (*b*) and crown diameter (*c*). The contribution of fixed variables on the model variance are shown in black, while Residuals are shown in light grey. Species identity and Plot identity were chosen as random variables in the models and are shown here respectively in dark grey and grey. Proportions in the models and are shown here respectively in dark grey and grey. Proportions were calculated following Nakagawa and Schielzeth (2013).

0.09, $df = 1, 225, t = 4.79, p = 3.01^{-06} ***$). Furthermore, seedlings in a preserved site (PHMA) showed the lowest overall growth ($p < 0.05 ***$, Fig. 2.2).

The gaussian models performed on growth showed differences between height and crown diameter (Fig. 2.3b,c). For height, compared to DLME, no significant influence was shown for DHME, DHMA and PHMA. Shadowing was the only variable to show a positive and significant effect on growth, meaning that trees on plots with shadowing were having a greater growth in height (Fig. 2.3b). For crown diameter, comparing to DLME, all others protocols showed had a significant negative influence on growth (Fig. 2.3c). Trees planted in disadvantageous conditions are showing a greater growth than trees in favourable conditions. Rainfall was then the only variable to show a positive and significant effect on growth in crown diameter.

In all of the performed growth models, both fixed and random effects explained around 50 % of the model variance (respectively 50 % and 58 % for height and crown diameter), with a large unexplained part ranging from 66 % (height) to 54 % (crown diameter) (Fig. 2.4b,c). The model for height explained around 50 % of the variation in the data, of which around 23 % was explained by the fixed effects only and the remaining variation was explained by random effects (respectively 20 % (1|Species) and 3 % (1|Plot)) (Fig. 2.4). For the crown, the model explained 58 % of the variation, with 16 % explained by the fixed effects and random effects explaining 42 % (respectively 38 % and 4 % for height and crown diameter).

Diversity and composition

If at planting, most of the chosen α -diversity indices were greater than the ones showed by the reference site, they tend to decrease through time (Fig. 2.5). On the 38 species planted during the reforestation process, eleven were shared with the reference site. The greatest species richness was found for DLME (32 sp.), while the lowest was found for DHMA and PHMA (15 sp.) (Fig. 2.5). During the study, recruitment was only found for one species (*Doratoxylon apetalum*), already planted on the restored plots. In 2017, a total of 31 species is found on the restored plots, with 21 unique and ten species shared with the reference

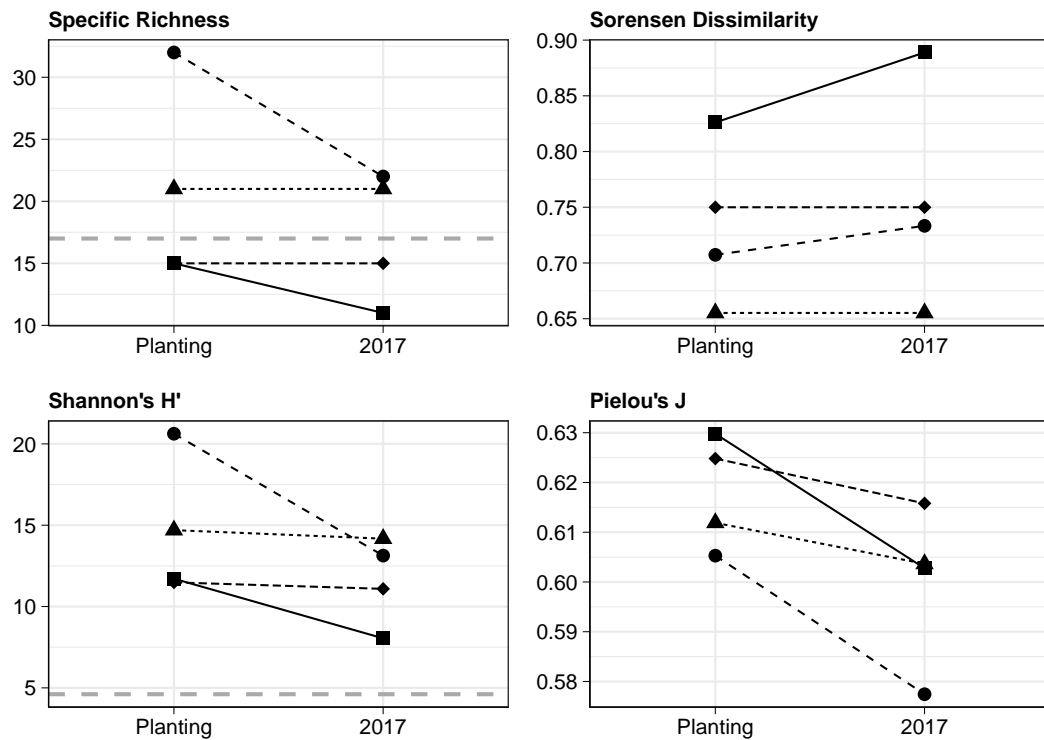


Figure 2.5 – Comparison of average diversity indexes for the several restoration modalities from planting year to 2017, compared to the reference site. The Sørensen β -diversity index has been calculated for each planting protocol pairwise with the site reference composition. Dotted grey lines are representing the reference site value for specific richness and Shannon's diversity. Planting modalities are shown such as DLME (●), DHME (▲), DHMA (■) and PHMA (◆).

site. This species loss was mainly seen for DLME plots (loss of eight unique species and two shared) and DHMA (loss of two unique and one shared). For both Shannon's diversity (H') and Pielou's evenness (J), a decrease through time is observed in all of the planting protocols. However, most of the variation is observed for DLME and DHMA, becoming closer to the values shown by the reference site (Fig. 2.5).

The Sørensen β -diversity index showed that the species composition of all of the planting protocols were not identical (min. 0.66 for DHME; max 0.83 for DHMA) (Fig. 2.5). For most of the lost species after five years were mainly

unique (80 % for DLME; 75 % for DHMA), the Sørensen index for those two planting protocols increased through time (0.71 to 0.73 for DLME and 0.83 to 0.89 for DHMA) (Fig. 2.5).

The NMDS ordination showed that DHME, DHMA and PHMA were showing a similar floristic composition (PERMANOVA; $F_2, 28 = 1.0045$, $p = 0.45\text{NS}$), and were separated from DLME ($F_3, 48 = 6.86$, $p = 0.001^{***}$) (Fig. 2.6). During the planting, all of the restored plots were clearly separated from the reference site ($F_4, 69 = 16.68$, $p = 0.001^{***}$) (Fig. 2.6). In 2017, the separation between DLME and the others still remained ($F_3, 48 = 6.032$, $p = 0.001^{***}$). However, the specific composition of the different planting protocols at favourable conditions is no longer similar ($F_2, 28 = 1.94$, $p = 0.014^*$). Furthermore, even if there is still a separation between the reference site and all of the combined protocols, it seems that their specific composition is moving toward the reference site ($F_4, 69 = 12.68$, $p = 0.001^{***}$).

Discussion

Degrees of habitat degradation and restoration effort

This study showed that choices concerning a restoration project matters. Here, we showed that even if the historical range of a species encompasses the chosen site, factors impacting the dynamic of seedlings during restoration, such as site prior state, restoration effort and local environmental conditions, has to be considered in order to properly and efficiently optimizing degraded habitats restoration.

A fundamental *a priori* though in restoration projects is that the more undisturbed the site, the quicker and easier it will get to reach the aimed state, a reference-like habitat (Jones and Schmitz, 2009; Holl and Aide, 2011). We expected thus that individuals planted *in situ* would have had the greatest dynamic due to facilitation effects from mature native species around. Indeed in harsh environment, it is shown that shadowing provided by “nurse tree” would increase both survival and growth (Fagundes et al., 2018; Padilla and Pugnaire, 2006). Although survival in the undisturbed site was among the greatest in this

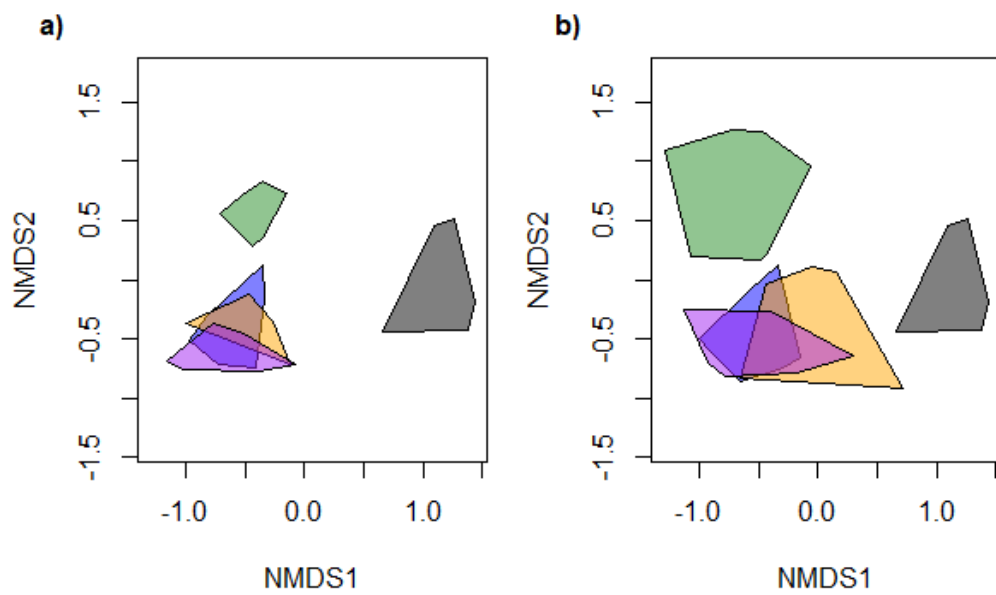


Figure 2.6 – NMDS ordination diagram of all vegetation relevés. Species composition at planting (*a*) and for 2017 (*b*) are shown in separate panels. Hulls represent the different restoration modalities respectively DLME in green, DHMA in blue, DHME in yellow, and PHMA in purple. The reference is drawn as grey hull.

study, our results showed that growth of planted individuals *in situ* is strongly and negatively affected in comparison to other sites in more degraded state. The occurrence of native trees being the main difference with other sites, it might exert negative interactions with planted individuals. The reintroduction of fast growing species in a mature habitat, characterized by a full grown canopy, could have lead to an increased mortality in those reintroduced trees (Wright et al., 2010). Creating such multispecific small plots (or nuclei) on an open site is known to improve the overall dynamic due to facilitation by pioneers species (Martins, 2018). One other possibility of the lower dynamic *in situ* would be that the planting of individuals of species would already represented as adults increased conspecific density dependence effects, known to have a great impact on the earliest stages of plant communities (Zhu et al., 2018; Zhu et al., 2015).

The second hypothesis explored by the study was the impact of restoration effort on the project success. It might seem a trivial question, however when dealing with a few options, or limited time or resources, understanding when the effort is enough might be a useful knowledge (Holl and Aide, 2011). As our results showed, increasing the restoration effort, notably during site preparation, had positive effects on the overall plantations. Mechanical clearing notably showed to have a positive effect on both survival and growth. A high presumption on its positive effect lies on greatest efficiency on preventing the reinvasion by exotic species, preserving the dynamic of planted individuals, as seen in Hawaii (Thaxton et al., 2012). In fact, one of the main limiting factor facing by native species planting is the pressure by exotic species (Gerber et al., 2008; Griscom et al., 2009; Thaxton et al., 2012). The dominance of exotic species on native species results from the association between species-specific traits (fast growth, number of propagules) are largely advantaged on cleared areas by their competitive issues for resources (Michelan et al., 2018). Although they may sometimes facilitate natives species in their dynamic by providing shade or reducing herbivory pressure (Holl, 2012; Thaxton et al., 2012), competition is the major interaction with plantations when invasive exotic species are already on site. Removing that pressure allows less competitive species to grow and survive (Thaxton et al., 2012). However, mechanical clearing is also only possible if site accessibility and / or state allow it. Indeed, manual clearing is often used

when dealing with unreachable sites and / or to sites presenting high slopes, for instance. It is also mostly used when dealing with plantations in an undisturbed habitat, allowing a finer specific selection of clearing. Nevertheless, the choice of mechanical clearing, as a cheaper, faster and apparently more efficient than manual clearing, should always be privileged when possible.

Local site effects on restoration dynamics

Even on a similar habitat, site locations and local conditions can highly differ. Thus restoration actions have to encompass these differences. For instance, environmental conditions are varying a lot depending on our planting protocols, explaining the difference in specific conditions and of seedlings dynamic between the low elevation and the high elevation plots observed. Environmental and biotic filters are the main components of communities assemblage (Vellend, 2016). Our results showed that, in parallel with planting methods, increasing amount of rainfall would positively impact survival and crown diameter of planted individuals. Even if our models highlighted that plantations performed at low elevation were positively affecting survival, the positive influence of rainfall allowed higher elevations plots to show high survival overall.

Although others environmental variables were not taken into account, numerous could also have an influence on modulating the effects of restoration actions. In dry habitats, sun exposure is the major limiting factor in seedlings establishment and survival (Engelbrecht et al., 2007; Khurana and Singh, 2001; Vieira and Scariot, 2006). For this reason, shadowing provided during seedlings development is mostly expected to increase survival and growth (Bhadouria et al., 2017; Khurana and Singh, 2001). Shading reduces evapotranspiration, leading to locally increase humidity (Holmgren et al., 1997; Vieira and Scariot, 2006). However, shadowing is mostly believed to have a positive impact on growth because of the resource competition for light. In tropical rainy forests, a trade-off between survival and growth is seen as fast-growing species racing to light are experimenting higher mortality than slow-growing species (Wright et al., 2010).

Assessing the success of the reforestation

Although restoration success is difficult to be defined (Suding, 2011), since the current project is still young we choose to assess it as a combination between survival and species composition. One of the main results of this study is that, even if the reforestation of the native STDF is only 5 years old, a convergence toward the reference specific composition is seen for all of the planting protocols used, especially for the one *in situ*. This result is encouraging for this project and others in the same type of habitat. However, we are conscious that the specific composition never had any real chance of be identical as the reference site.

In fact, no recruitment of “new” species was recorded. The main goal of each reforestation and /or restoration project is the return to a resilient and self-sufficient habitat. Planting individuals in cleared areas was expected to favour seed rain and then the reinstallation on our plot of species only found in wild, as demonstrated in similar environment by Medeiros et al. (2014). However, their own study took place 15 years after the beginning of the local SDTF restoration project, and in our case, five years might be a too short period of time to witness the same results.

Most of the species that disappeared in our plots during the project were not found in the reference site, which is encouraging in sticking to the reference site composition for species selection. However, 21 of the remaining species are also only found on our plots. This underlines the realism of the species selection in the project. The choice of a reference site can help for the species selection, however it still remains a dynamic habitat submitted to its own environmental and biotic conditions. Aiming for the reference site specific composition might lead to a complete failure, and restoration should thus remains flexible and adaptive (Martins, 2018). Taking into account local micro conditions, such as elevational gradient, is still challenging the understanding of the assembly of early communities (for instance, Andersen et al. (2014) and Condit et al. (2013)) and thus remains a “work-in-progress” subject in restoration ecology. The limitations we have in the understanding of early dynamic in reforestation have to be overcome as it would improve in restoration of SDTF habitat. Furthermore, restoration success need to be further defined and has to be assessed over years,

decades or even centuries (Suding, [2011](#)). Yet this study highlights that actions taken during this project are converging to the goals first aimed, confirming that restoration is still possible even in highly degraded habitats.

Influence des conditions environnementales et des interactions biotiques sur la dynamique des communautés en SDTF : implications pour la conservation et aides à la restauration

Description du chapitre

Contexte : Au cours de ce chapitre, nous entendons évaluer l'impact des conditions abiotiques et biotiques sur la dynamique des plantations réalisées dans le cadre du volet [revégétalisation](#) du programme Life + [COREXERUN](#) (Chap. 1). Le précédent chapitre a permis de mettre en lumière l'importance de l'état de dégradation du site choisi ainsi que les actions de restauration prises en conséquences (Chap. 2). A l'inverse de ce qui est attendu en théorie (Holl et Aide, 2011), à actions de restauration équivalentes, soit ici de la réintroduction d'individus, une plus forte mortalité est observée dans un habitat peu dégradé que dans un habitat plus fortement dégradé. Nos conclusions suggèrent que les

interactions biotiques, de compétition et de densité-dépendance, sont à l'origine des difficultés rencontrées par les plantations en milieu naturel « préservé ». De plus, les conditions environnementales semblent avoir une influence tout particulière sur le résultat de la restauration. Ainsi les plantations en milieu favorable ont-elles une dynamique facilitée, tant pour leur survie et leur croissance, en comparaison à un site en conditions environnementales plus contraignantes. Ces conditions formeraient alors un filtre, limitant l'établissement et la performance des individus (Vellend, 2016).

Particularités en forêt sèche : En forêt sèche, le filtre abiotique est principalement exercé par les limitations en eau, dues aux faibles précipitations. La pluviométrie est donc généralement positivement corrélée à l'établissement des plantules (Khurana et Singh, 2001 ; Vieira et Scariot, 2006 ; Engelbrecht et al., 2007). De plus, l'ensoleillement entraîne une augmentation de la température, diminuant les capacités photosynthétiques, mais également réduisant l'humidité en favorisant l'évapotranspiration. Les effets biotiques modulent en effet l'impact des conditions environnementales sur les individus. La compétition pour les ressources et les phénomènes de densité-dépendance favorisent l'émergence de niches complémentaires, et donc favoriseraient ainsi la diversité spécifique. À l'opposé, les phénomènes de **facilitation**, particulièrement par l'ombrage fourni par les voisins proches, jouent un rôle prépondérant dans l'établissement de nouveaux individus (Khurana et Singh, 2001 ; Vieira et Scariot, 2006 ; Bhadouria et al., 2017). Les individus qui bénéficient d'ombrage voient ainsi leurs conditions localement améliorées et potentiellement leur survie et leur croissance.

Objectifs : Au cours de ce chapitre, l'influence des conditions abiotiques et des interactions biotiques sur la dynamique des plants sera étudiée. Plusieurs hypothèses sont ainsi posées : (i) la première saison sèche étant la plus contraignante en terme de conditions environnementales, la mortalité sera exacerbée, et la croissance minimale ; (ii) le filtre abiotique étant fort en SDTE, les effets des variables abiotiques seront prépondérants par rapport aux variables biotiques notamment dans les premiers temps après plantation ; (iii) plus les communautés recrées sont diversifiées, moins elles montreront de mortalité au cours du

temps.

Matériel et Méthodes : La survie et la croissance de 44 espèces indigènes de la forêt semi-sèche ont été suivies sur 5 ans : 5799 plants ont été suivis pour la survie et 2127 pour la croissance. La contribution des variables abiotiques et biotiques ainsi que des modalités de plantation a été évaluée au moyen de modèles généralisés mixtes (binomiaux pour la survie et gaussiens pour la croissance). Les variables à effets fixes intégrées dans les modèles étaient la pluviométrie, l'ombrage et la pente de la parcelle, la densité réalisée d'individus sur la parcelle, l'encombrement de la parcelle soit la surface projetée au sol du couvert formé par les espèces dominantes (3 espèces choisies), la diversité et la richesse spécifique de la parcelle ainsi que l'année de plantation. Pour mieux expliquer la variation dans nos données, une partie aléatoire a été ajoutée aux modèles, avec l'identité de l'espèce considérée et l'identité de la parcelle pour prendre en compte les variations spécifiques et les micro-conditions locales.

Résultats : Nos résultats montrent que la dynamique des plantations varie en fonction des périodes considérées. Sur l'ensemble du programme, la première saison sèche semble être la plus critique à la fois pour la mortalité et pour la croissance. De fait, à l'échelle des périodes considérées, les effets des différentes variables montrent des schémas différents. Contrairement à notre hypothèse de départ, les variables abiotiques montrent peu d'influence sur la dynamique globale. Étonnamment, si la pluviométrie montre un effet positif sur la croissance de la couronne, elle a un effet négatif sur la survie dans les premiers stades de plantation. Associé à l'effet positif de la pente sur la survie, ce résultat suggérerait que les plants soumis à de fortes précipitations même durant la saison sèche sont sujets à des phénomènes d'anoxie racinaire, que l'écoulement des eaux, facilité par la déclivité, permet d'éviter.

L'effet des variables biotiques est visible sur la dynamique des plantations dès la première année. La création d'une « canopée » précoce par les trois espèces dominantes montre une corrélation positive avec la survie, suggérant ainsi un effet facilitateur de ces espèces sur les autres (Vieira et Scariot, 2006; Bhadouria et al., 2017; Fagundes et al., 2018). A l'inverse, la densité d'individus présents

sur la parcelle impacte négativement la survie et positivement la croissance en hauteur, ce qui peut à la fois indiquer de la compétition pour la ressource mais également, et quand l'encombrement est faible, confirmer un effet facilitateur pour les espèces **sciaphile**, à croissance lente, présentes (Fagundes et al., 2018). Ainsi, l'augmentation de la diversité spécifique (indice de Shannon transformé H') est également positivement corrélée à la survie, à l'inverse de l'indice d'équitabilité de Pielou. Ce résultat suggérerait très tôt des phénomènes de densité-dépendance négative et donc de complémentarité, ou confirmerait les phénomènes de **facilitation** des espèces dominantes « communes » sur les espèces plus rares.

Si ces effets sont significatifs sur la dynamique des plants, la majorité de la variabilité associée à leur survie et à leur croissance est associée aux parts aléatoires des modèles réalisés, et tout particulièrement à l'identité des espèces.

Conclusions : Ce chapitre montre que, même aux stades les plus précoces des communautés, la dynamique des plantules est soumise aux interactions biotiques, principalement de **facilitation** dans les premiers mois après plantation. La restauration d'habitats intervenant dans des conditions environnementales contraignantes devrait tenir compte, et compter sur ces interactions, qui viennent moduler l'ampleur du filtre environnemental. De plus, le choix des espèces devrait se faire en fonction des différentes réponses spécifiques mises en évidence ici, à la fois dans la survie et dans la croissance des plants. Pouvoir appréhender ces réponses spécifiques face à de telles conditions environnementales, et comprendre comment elles modulent la dynamique des plants, est dès lors primordial en restauration écologique. L'essor de l'écologie fonctionnelle permet à la fois de quantifier ces réponses à la fois à l'échelle individuelle et à l'échelle des communautés dans un environnement, complément indispensable dans l'appréhension des théories d'assemblage des communautés. L'utilisation des **traits** fonctionnels en restauration écologique est dès lors un outil puissant, à même d'identifier les réponses susceptibles d'améliorer la dynamique des communautés recrées et devrait ainsi optimiser les choix des espèces à réintroduire, facteur déterminant dans le succès des actions de restauration.

Ecological restoration of seasonally dry tropical forests reveals species effects stronger than abiotic or diversity drivers (*in prep.*)

Introduction

Ecological restoration is now a widespread strategy to counter habitat degradation and ecosystem services loss (Foley et al., 2005; Suding, 2011; Cardinale et al., 2012; Haddad et al., 2015). To better understand the success or failure of restoration programs, their conception needs to rely on theoretical grounding (Suding, 2011; Ostertag et al., 2015; Wainwright et al., 2018). One goal of ecological restoration is to bring an ecosystem back to its original state, or to an approaching reference. Most restoration projects of terrestrial habitats aim at restoring plant community structure, composition, and more ideally functions (Funk et al., 2008; Suding, 2011; Ostertag et al., 2015). In this perspective, understanding community assembly rules remains one of the major frontier to strengthen ecological restoration programs (Raavel et al., 2012; Wainwright et al., 2018). Reciprocally, these programs provide unique experiments to study ecological processes and to test our understanding of community ecology (Bradshaw, 1987; Wainwright et al., 2018).

Plant community assembly rules are commonly described as a series of ecological filters that determine which species can establish and maintain populations

locally (Diaz et al., 1998; Garnier et al., 2016; Vellend, 2016). Dispersal is the first filter, when propagules produced by species from the regional pool succeed or fail in colonizing available sites (Medeiros et al., 2014; Vellend, 2016). As they suppress dispersal limitation, seeding and planting are commonly retained as primary restoration activities (Bhadouria et al., 2017). Reintroducing species by planting has been demonstrated as an efficient way to influence ecological communities' trajectory towards targeted reference states (Cox and Anderson, 2004; Kiehl et al., 2010). Generally, a first planting stage of pioneer and early-successional species is followed, when feasible, by the introduction of later-successional species. In other cases, communities can also be left to develop autonomously relying on the natural colonization of later-successional species (Medeiros et al., 2014).

Recreating the entire successional sequence is rarely a realistic option for restoration programs that often involve a relatively low diversity of planted species. Nonetheless, as evidenced by positive interactions within communities and otherwise debated with the terms of the so-called “diversity – stability debate”, species-diverse communities are also known to be more resistant to disturbance and stress thanks to positive biotic interactions and complementarity effects (Menninger and Palmer, 2006). Therefore planting an array of species with different ecological niches and ecological strategies may be an interesting option. Such an option could be favored especially when dispersal filters are severe, because seed sources lack in the vicinity of the restored areas, and when only one planting phase can be implemented at a given site.

Through planting and seeding, restoration actions are making ecological filters on seedling establishment and biotic interactions the primary drivers of ecological communities' trajectory (Holl, 2002; Temperton et al., 2004; Vieira and Scariot, 2006). Firstly, environmental constraints act as ecological filters on both germination and establishment success, determining which individuals can survive and prosper in a given environment (Valk, 1981; Bazzaz, 1991; Woodward and Diament, 1991). These environmental filters are particularly severe in tropical dry forests which experience strong seasonality due to a dry season, where “average monthly precipitation is less than 100 millimeters”, contrasted with a wet season, where “more than 80 percent of annual rainfall

occurs within 5 months” (Dirzo et al., 2011). Such low water supply during the dry season can induce stressful conditions and affect seedlings performance in terms of survival and growth much more strongly than light availability does in tropical wet forests (Wright et al., 2010; Zhu et al., 2018; Diamond and Ross, 2016). Although extreme rainfall events during tropical storms can also have negative impacts through flooding and uprooting, rainfall is known to have a direct positive effect on seedling establishment in seasonally dry tropical forests (SDTF) (Khurana and Singh, 2001; Vieira and Scariot, 2006; Engelbrecht et al., 2007).

In addition, biotic effects also show positive (*e.g.* nursing) and/or negative (*e.g.* competition) impacts on seedlings survival and establishment (Padilla and Pugnaire, 2006; Vieira and Scariot, 2006; Andivia et al., 2018; Zhu et al., 2018; Bhadouria et al., 2017). In the earliest stages of SDTF succession, facilitation by shading represents one of the main biotic interactions between trees (Khurana and Singh, 2001; Vieira and Scariot, 2006; Bhadouria et al., 2017). In Hawaii, Thaxton et al. (2012) worked on 1800 seedlings of 10 native species to investigate their survival one year after their planting and showed that shading and invasive grass-species removal were both increasing native species seedlings survival. Shading by taller plants reduces evapotranspiration locally leading to increased humidity (Holmgren et al., 1997; Vieira and Scariot, 2006) protects against extreme temperatures (Nobel, 1989; Bhadouria et al., 2017) and improves nutrient conditions from higher litter deposition and mineralization rates (Callaway et al., 1991; Belsky, 1994; Dirzo et al., 2011). Moderate shade increases seedling survival (Khurana and Singh, 2001; Bhadouria et al., 2017), including for early-successional species (Diamond and Ross, 2016).

In the present study, we assess the influence of abiotic and biotic factors on the survival and growth of planted SDTF communities in their earliest stages. We analyze a unique SDTF restoration program which mainly consisted in the afforestation of 9 hectares on Réunion island in the Mascarenes archipelago (South West Indian Ocean). We quantify individual performance (survival and growth) in 44 woody native species represented by more than 90,000 planted trees after five years following planting. We evaluate the contribution of abiotic conditions, namely rainfall, vegetation openness, topography and plots micro-

conditions, and biotic effects, namely inter-individual coverage, diversity and species-specific effects, during periods that can be critical for these early-stage communities. Specifically, we expect the influence of abiotic effects to dominate after planting and during the first dry season and to decrease in favor of biotic effects in later periods when biomass increases and inter-individual interactions strengthen due to plants development. Regarding processes, we expect both survival and growth to be negatively impacted by environmental conditions right after planting and during the first dry season experienced. We expect survival to be positively affected by biotic effects, including facilitation enhanced by species complementarity and hence diversity, and growth to be negatively affected by competition. Because a wide array of species were used in the studied restoration program, we expect a large variability of species response in both processes.

Material and Methods

Site description

Dry habitats in Réunion island are historically characterized by an annual rainfall under 1600 mm (Cadet, 1977). Regarding our study site, annual rainfall averages 1054 mm over the 1975-2015 period (Meteo France). On average, the number of months with rainfall under 100 mm is 2.3 whereas the five rainiest months concentrate 85 % of annual rainfall, consistently with Dirzo et al. (2011). This study took place on the upper part of La Grande-Chaloupe Ravine, on the north-west of Réunion island (21° 6' 54.508" S 55° 32' 10.982" E) (Fig. 3.1). This watershed was historically covered with native semi-dry forests that were rapidly and almost entirely transformed after human colonization (ca. 400 y.o) (Strasberg et al., 2005). It is nowadays the last ecological corridor from sea level to mountain habitats on the leeward side of the island. Because this area still harbors fragmented populations of native dry forest tree species (Cuénin et al., 2019), it is part of conservation priorities at the local, national and European level. The study site was located on a plateau on one of the ravine's bank (Fig. 3.1) at the lower elevation limit of Réunion National Parc (RNP). The site is covered

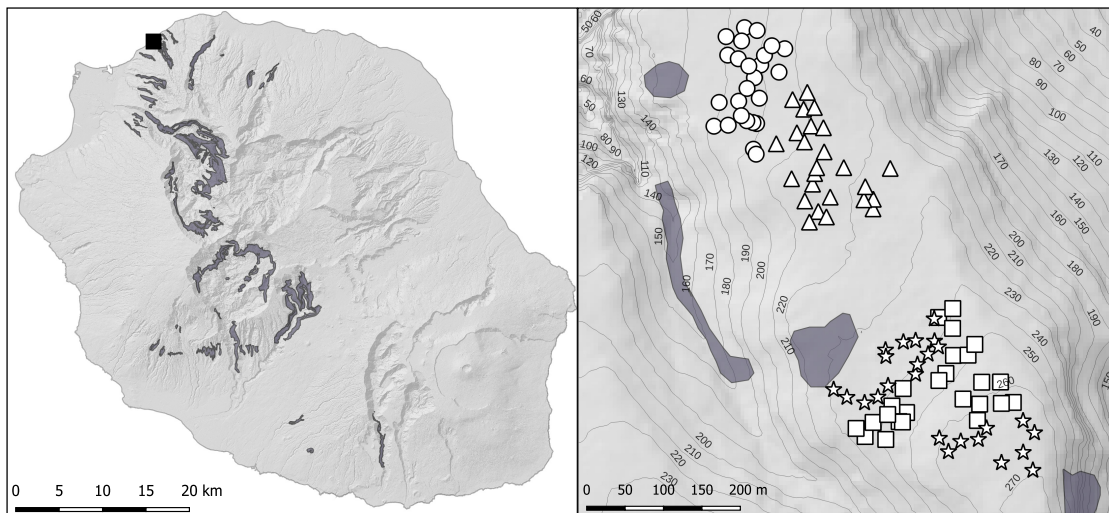


Figure 3.1 – Location of survey plots in La Grande Chaloupe Ravine, located in the north west of Réunion island. (Left) Seasonally Dry Forests in Réunion island mostly occur on the west coast of the island. The last highly degraded fragments of native semi-xerophilous forests are shown in dark grey (from Strasberg et al., 2005). Location of study site is indicated (■). (Right) Map of study site with location of surveyed plots ($n=100$). Symbols indicate planting modalities: A (□) and B (☆) with 2 or 4 stems per m^2 planted in 2012 respectively, C (○) and D (△) with 2 or 4 stems per m^2 planted in 2013 respectively. Contour lines indicate elevation in meters.

by a secondary savannah vegetation dominated by alien invasive species, among which herbs (*Panicum maximum*), shrubs (*Leucaena leucocephala*, *Rhus longipes*, *Furcraea foetida*,...), lianas (*Hiptage benghalensis*) and trees (*Albizia lebbek*, *Litsea glutinosa*).

Restoration program

The COREXERUN (Conservation and Restoration of the Semi xerophilous forest of Réunion island) restoration program was conducted by RNP during 5 years and it included a restoration phase of 30 ha in semi-pristine forest remnants and an afforestation one of 9 ha in secondary vegetation. Our study concerns this second aspect of the COREXERUN program. The area was first mechanically weeded while relatively few exotic tree species were left in place in

order to provide shade on planting plots. A total of 48 native species (Table A.2) were selected based on their occurrence in similar habitats. Fruits were collected in 2009-2010 and planted in standard nursery conditions. Then, after one year seedlings experienced a two-months period without irrigation in nursery. Each individual was then translocated and planted on the site during the rainy season (January - March) in 2012 and 2013. Each seedlings received about 5 L of water in total during the planting phase and were left to develop without further direct action. As invasive herbs can induce intense competition with seedlings (Thaxton et al., 2012; Bhadouria et al., 2017), they were also cut off twice a year (before and after the rain season) by National Forest Services (ONF).

Experimental design

During the COREXERUN program, several planting modalities were tested combining varying planting density and plot geometry: plots were 20 m² and were circular or rectangular and arranged in bands perpendicular to the direction of locally dominant winds (South-Eastern trade winds). Logistical and management constraints during the course of the program's implementation led to all circular plots being planted in 2012 and all plots in bands in 2013. This overlap between planting year and plot geometry implies that one cannot separate the effect of geometry from the effect of the planting year in statistical analyses. For simplicity, we describe our analyses in terms of planting year but it must be noted that plot geometry differs between the two considered years as explained above.

We studied four planting modalities: planting density of 2 or 4 stems per m² planted in 2012 (respectively A and B) and in 2013 (respectively C and D). In total, we monitored 25 plots per modality (100 in total) for which the initial floristic composition was known in terms of species identity and density. Due to technical difficulties, the densities of 2 and 4 ind/m² at planting were not exactly applied in 2013, leading the rest of the study to focus exclusively on the calculated stem density (Fig. A.2). Stem density (D_{calc}) was calculated at the beginning of each study period as equal to $n / 20$, with n , the number of living individuals at the beginning of the period, and 20 the plot area (in m²).

Each plot was also characterized by its elevation and slope. Four periods were surveyed after planting (t_0). The first census occurred one month after planting (t_{+1m}), the second one at the end of the first dry season (t_{+6m}), the third one at the end of the second wet season, one year after planting (t_{+1yr}), and the last one in 2017 (t_{2017}). Precipitation data were available for the site for the complete study period, from the beginning of planting in 2012 to the last census in 2017. Because planting as well as surveys lasted overall several weeks, for each plot and each period, we assessed the amount of rainfall received during the actual time interval between two surveys.

Based on survey data, we assessed survival for each individual on each plot at the end of each period. To allow direct comparison between periods and to quantify survival at species level, and because time periods varies between censuses, we calculated S_a , the annual survival rate as

$$S_a = \left(\frac{n_{t+1}}{n_t} \right)^{52/d}$$

with n_t the number of individuals at time = t , and d , the duration in weeks between t and t_{+1} (Sheil et al., 1995). On each plot, growth was estimated for one seedling at least per species on the plot. Measures included crown diameter (DC) and maximal height (H_{max}), following Pérez-Harguindeguy et al. (2013). In order to measure growth in favorable conditions and to avoid possible bias as some species are deciduous, no measures of growth were made during dry seasons (t_{+6m}). As a result, three dates and three corresponding periods were considered for growth analysis (t_{+1m} , t_{+1yr} and t_{2017}). We used the Relative Growth Rate (RGR) to allow inter-species comparisons:

$$RGR = \frac{\log(m_{t+1}) - \log(m_t)}{d}$$

where d corresponds to the number of weeks between the two censuses, and m , the measure.

Exploring combined density and shadowing effects

Sun exposure resulting from vegetation openness around each plot was believed to be strongly limiting on early stages. A shadowing index (SI) was defined based on a survey of each tree or tree clump near the plot as:

$$S = \frac{HW}{D}$$

with H , the height of the tree (or tree clump), W its width, and D the distance to plot center. As the shadowing index is influenced by the position of the tree, SIw was obtained by weighting SI according to the tree trigonometric position. Four levels of Shadowing (1: Weak, 2: Low, 3: Moderate, 4: High) were then determined based on quantiles using the sum of all SIw as an overall index for a plot.

Within-plot shadowing by planted individuals was estimated based on a selection of species composing an early canopy-like in most of the surveyed plots: *Dodonea viscosa* Jacq. (Sapindaceae), *Dombeya acutangula* Cav. (Malvaceae) and *Terminalia bentzoë* (L.) L. f (Combretaceae). For each plot, a coverage index (Cov) was then calculated as

$$Cov = \sum_{i=0}^3 n_i (\pi H_i (\frac{DC_i}{2})^2)$$

with DC_i , the average crown diameter of species i at the corresponding census, H_i , the average height and n_i , the number of individuals of species i on the plot.

Species diversity effects

Both intra and interspecific diversities are known to have impacts on survival (Bagchi et al., 2011; Comita et al., 2014; Zhu et al., 2015). Variations in α -diversity at plot level were investigated for each period. Based on species composition at plot level, two different indexes were used: Shannon's entropy (H') transformed following Jost (2006), obtained from the exponential value of

Shannon's entropy (H), and Pielou's evenness (J) calculated as followed:

$$J = \frac{H'}{\log(\text{SpeciesRichness})}$$

The transformed Shannon's entropy indicates the equivalent number of species (ENS) in a fictive uniform community (containing equally-common species) with the same value of Shannon's entropy. It allows to better compare two communities than the original index (Maturo and Di Battista, 2018). Pielou's evenness was retained to characterize the relative uniformity or heterogeneity of species assemblages on each plot. Shannon's entropy was calculated using the *vegan* v. 2.5-6 package (Oksanen et al., 2018).

Statistical analysis

To analyze effects on individual survival, binomial mixed models (GLMM; Gelman and Pardoe, 2006; Bolker et al., 2009) were calibrated with elevation, slope, rainfall, and the shadowing index (four ordered levels) used as abiotic explicative variables. Coverage at plot level, stem density, Shannon's transformed H' and Pielou's J were the biotic explicative variables. Plots and species were used as random effects. To ensure sufficient number of individuals per species, we selected only species with more than 10 living individuals at the beginning of each studied period. Since growth measures were continuous variables, Gaussian Mixed models (GLMM; Gelman and Pardoe, 2006; Bolker et al., 2009) were used to analyze individual growth for each period, using the same fixed and random explicative variables as for survival models.

For all models, continuous explicative variables were standardized to facilitate convergence and to allow direct comparison across variables. As variations between censuses length might impact survival estimates comparisons (Lewis et al., 2004), the duration between each census was added as an offset in each survival model. All analyses were performed in R v. 3.4.4 statistical software with GLMM run using the *lme4* v. 1.1-12 package (Bates et al., 2007; Bates et al., 2015). For the categorical variable of shadowing (SIw) is ordered, the *glmer* function fits a series of polynomial functions to the levels. As the variable has four

levels, three coefficients are given in the final model output corresponding to the linear (.L), quadratic (.Q), and cubic (.C) trends of the factor's effect. Finally, in order to quantify the proportion of variance explained by each model component (fixed effects, random effects and the unexplained variance), R^2 values for the corresponding models were calculated and compared following Nakagawa and Schielzeth (2013).

Results

Biotic variables through time

In total, 5799 seedlings of 44 native tree species were monitored at the start of the study period. Both transformed Shannon's H' and Pielou's J tended to decrease through time with H' average ranging from 2.90 at planting (4 ind/m²; 2013) to 2.73 in 2017 (4 ind/m²; 2013) (Fig. A.7). Similarly, J ranged from 0.65 at planting (2 ind/m²; 2013) to 0.63 (4 ind/m²; 2012). H' followed similar trends across planting modalities, whereas J was always higher with the smallest stem density modalities (2 ind/m²). The modalities showing the highest evenness (2 ind/m²) were also the richest compared to the communities dominated by few species (4 ind/m²) in the last period (Fig. A.7). Coverage showed an exponential-like increasing through time, for each planting modality (Fig. A.8).

Survival

Survival analyses for the different surveys concerned, respectively, 5651 individuals for t_{+1m} , 4936 for t_{+6m} , 4495 for t_{+1yr} and 3164 for t_{2017} . More than 50 % (56.4 %) of survival was thus observed overall from planting to 2017, with a minimum of 43.3 % for planting modality D (2013; 4 ind/m²) and a maximum of 65.0 % for planting modality A (2012; 2 ind/m²) (Fig. A.3). Among the 44 initial planted species, 14 showed a survival rate superior to 50 %, with a maximum value of 87 % for *Foetidia mauritiana*. Among those 14 species, 5 were early successional species (Fig. A.4). When looking at the annual survival rate over the different periods (S_a), it appeared that survival was at its lowest during the

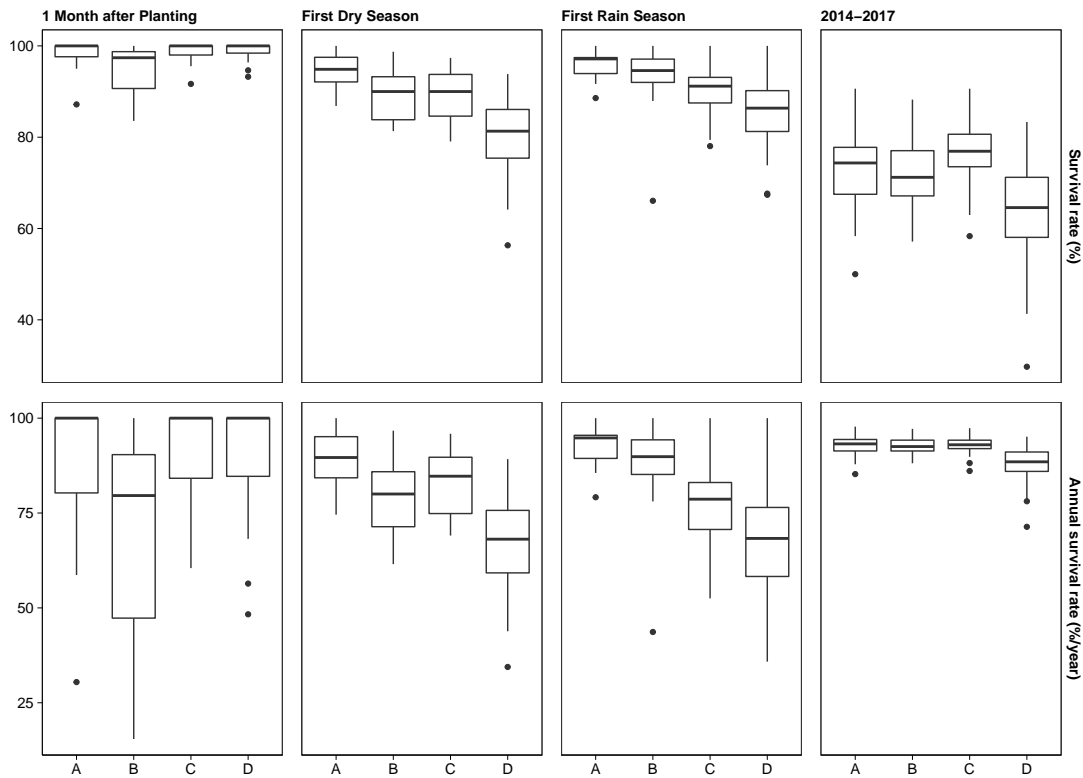


Figure 3.2 – Seedlings survival during key periods from planting to 2017 in four planting modalities. Planting densities of 2 or 4 stems per m^2 were experimented in 2012 (respectively A and B) and in 2013 (resp. C and D). Since census intervals vary, annual survival rate, calculated following Sheil et al. (1995), is used to allow comparisons between modalities.

first dry season (Fig. 3.2). For the two planting years 2012 and 2013, the highest survival rates were found in modalities with the lowest stem density at planting (planting modalities A and C; Fig. 3.2).

At t_{+1m} , the full model explained around 66 % of the variation in individual survival, of which 25 % was explained by fixed effects and the remaining variation by random effects (respectively 12 % and 30 % for species and plot effects) (Fig. 3.3). The proportion of variance explained by the full model tend to decrease through time with 48 %, 45 % and 39 % respectively for t_{+6m} , t_{+1yr} and t_{2017} . The explicative power of random effects showed an opposite evolution through time: the proportion of variance explained by the species random effect

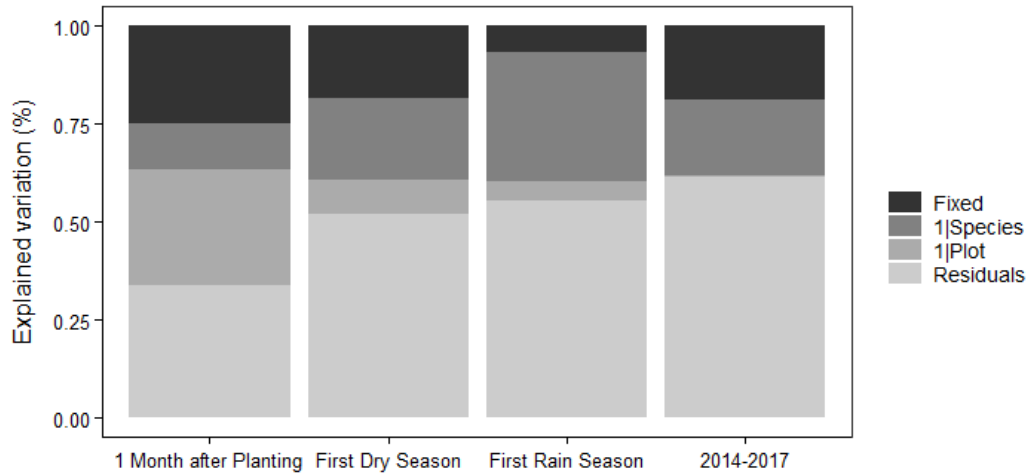


Figure 3.3 – Contribution of variance components estimated from binomial generalized mixed models of individual survival calibrated for four survey periods. The contribution of fixed variables, random variables (species and plot identity) and residuals in the total variance are shown in different shades of grey. Proportions were calculated following Nakagawa and Schielzeth (2013).

increased through time (12 %, 21 % and 33 % for respectively t_{+1m} , t_{+6m} and t_{+1yr}), whereas a decrease was observed for the plot random effect (30 %, 9 % and 5 % for respectively t_{+1m} , t_{+6m} and t_{+1yr}). At t_{2017} , the proportion of unexplained variance reached a maximum value of 61 %. The explained variation was mainly due to fixed effects and the species random effect (both 19 % of the explained variation), while the plot effect explained very little variation (< 1 %) (Fig. 3.3).

Significant effects of both abiotic and biotic variables varied depending on the period considered (Fig. 3.4). Surprisingly, average rainfall occurring during the first month after planting showed a significant negative effect on survival. As expected for the first period, biotic variables showed no effect on survival (Fig. 3.4). During the first dry season, a negative effect of rainfall and of planting year was detected, 2012's plantations showing a significantly higher survival than those from 2013 (Fig. 3.4). During the first rain season, rainfall negatively

influenced survival. Simultaneously, significant negative effects of the planting year and Pielou's J was observed, whereas Shannon's H' showed a positive effect on survival (Fig. 3.4). During the last period (2014 – 2017), a significant positive effect of slope was found. Other significant effects were positive and concerned biotic variables: coverage at plot scale and species diversity (transformed Shannon's H). Simultaneously, negative effects on survival were found for stem density and Pielou's J.

Growth

In total, 2127 seedlings were monitored for individual growth over five years. Analyses on each period were performed on 1497 surviving plants at t_{+1yr} and 1020 at t_{2017} . Comparison of overall RGR from planting to 2017 showed that plantations performed in 2012 showed greater growth than those planted in 2013 for both height and crown diameter (Fig. A.5). Comparing to the 2014-2017 period, RGR during the first rain season was very low (Fig. 3.6). An inter-annual effect can be seen as height and crown RGR in the last period were respectively higher and lower in the plantations of 2012 compared to those of 2013. During the first rain season, an opposite pattern was observed for height since plots planted in 2012 tended to show a higher RGR than the plantations of 2013 (Fig. 3.6). Species ranking showed that species with the greatest growth in height were not necessarily the ones with the greatest crown growth. However, the ten most fast-growing species were reputedly early successional, more specifically pioneer species with RGR of respectively 40 % and 20 % for height and crown diameter (Fig. A.6).

In all growth models for height, both fixed and random effects explained less than 50 % of the model variance, a large part of the total variance remaining unexplained, from 66 % (t_{+1yr}) to 54 % (t_{2017}) (Fig. 3.5). At t_{+1yr} , the full model for height explained around 34 % of the variance, of which around 15 % was explained by fixed effects and 19 % by random effects (respectively 15 % and 4 % for species and plot effects, Fig. 3.5). During the last period, the proportion of variance explained by random effects increased (29 %; respectively 27 % and 2 % for species and plot effects), with similar variation explained by the fixed

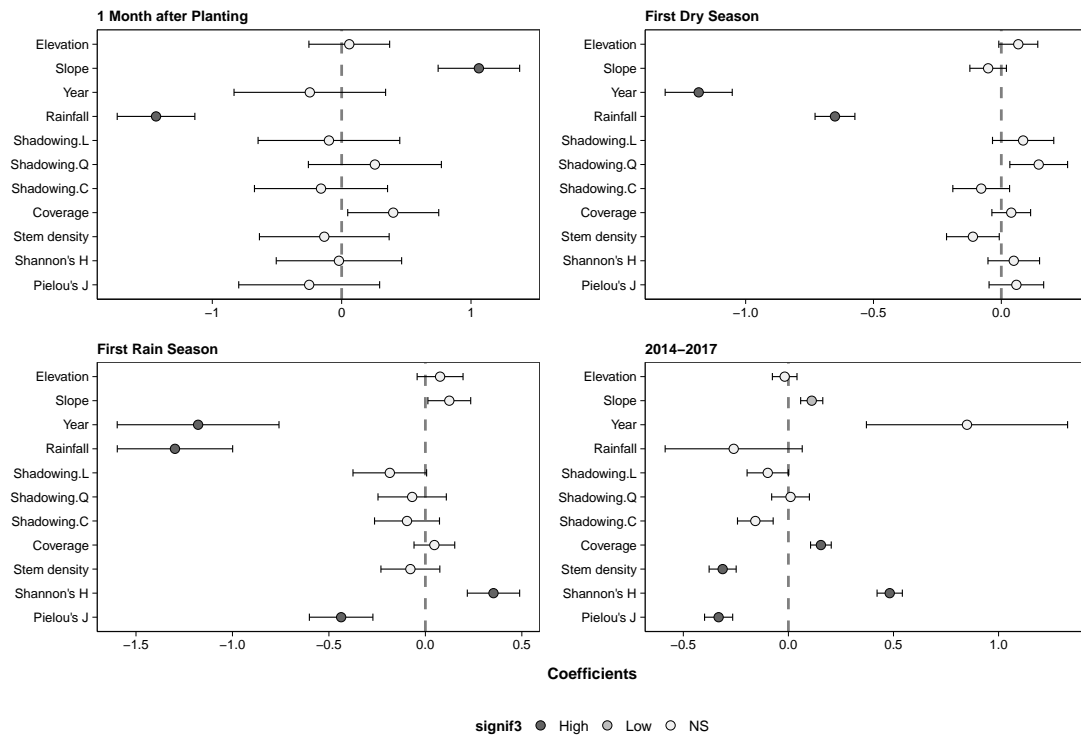


Figure 3.4 – Effect of abiotic and biotic variables on the probability of survival for seedlings in La Grande Chaloupe restoration project. Estimated coefficients (+ SE) from binomial generalized mixed models are shown for each variable and four periods: one month after planting, the first dry season, the first rain season and in 2017. Dotted lines are at zero, so that left of the line indicates a negative effect, while right indicates a positive effect of variables on survival. Highly significant effects ($P < 0.01$) are indicated by black circles, while grey circles mean significant effect ($0.01 < P < 0.05$) and white circles no significance ($P > 0.05$).

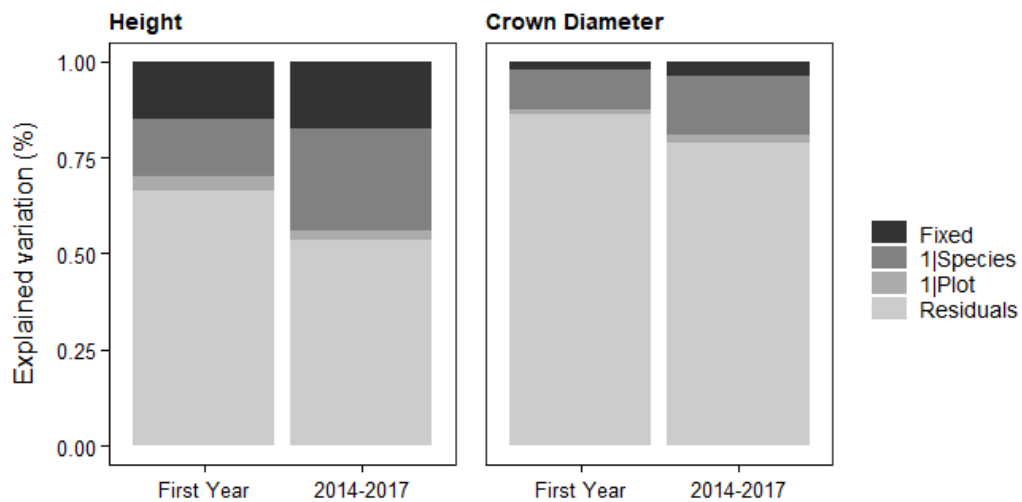


Figure 3.5 – Proportion of explained variance from linear mixed models calibrated for two periods. The contribution of fixed variables, random variables (species and plot identity) and residuals in the total variance are shown in different shades of grey. Proportions were calculated following Nakagawa and Schielzeth (2013).

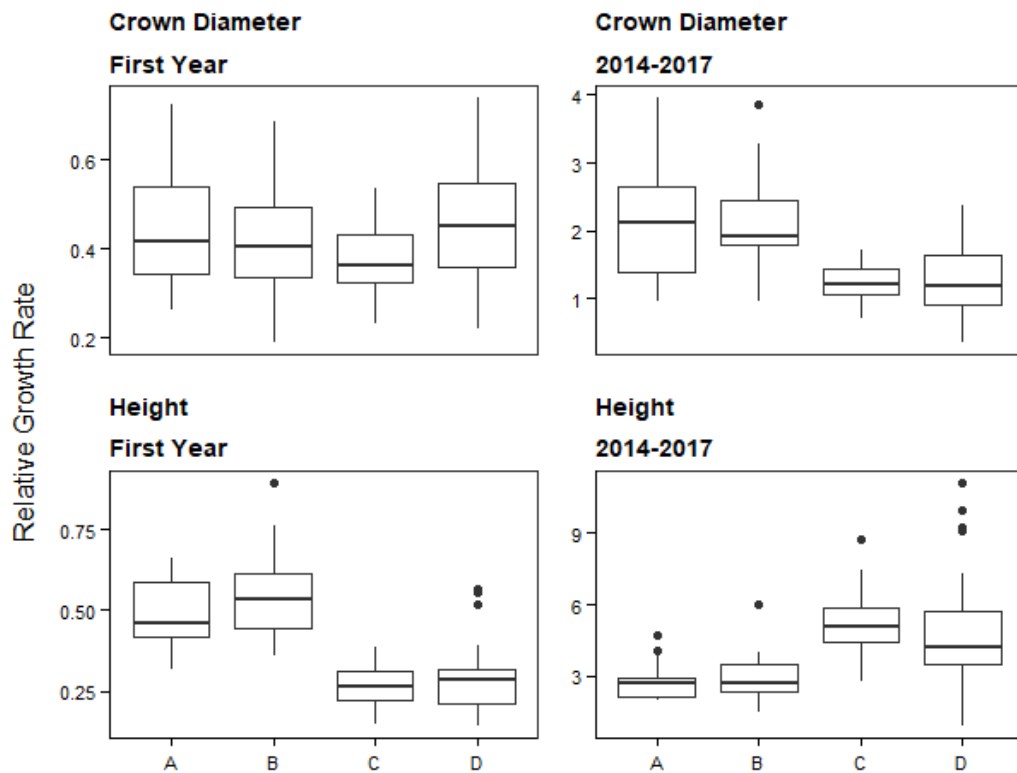


Figure 3.6 – Average growth rates in four planting modalities in La Grande Chaloupe restoration project. Planting densities of 2 or 4 stems per m^2 were experimented in 2012 (respectively A and B) and in 2013 (resp. C and D). Seedlings relative growth rate was calculated during the first year after planting and from 2014 to 2017, for height and crown diameter.

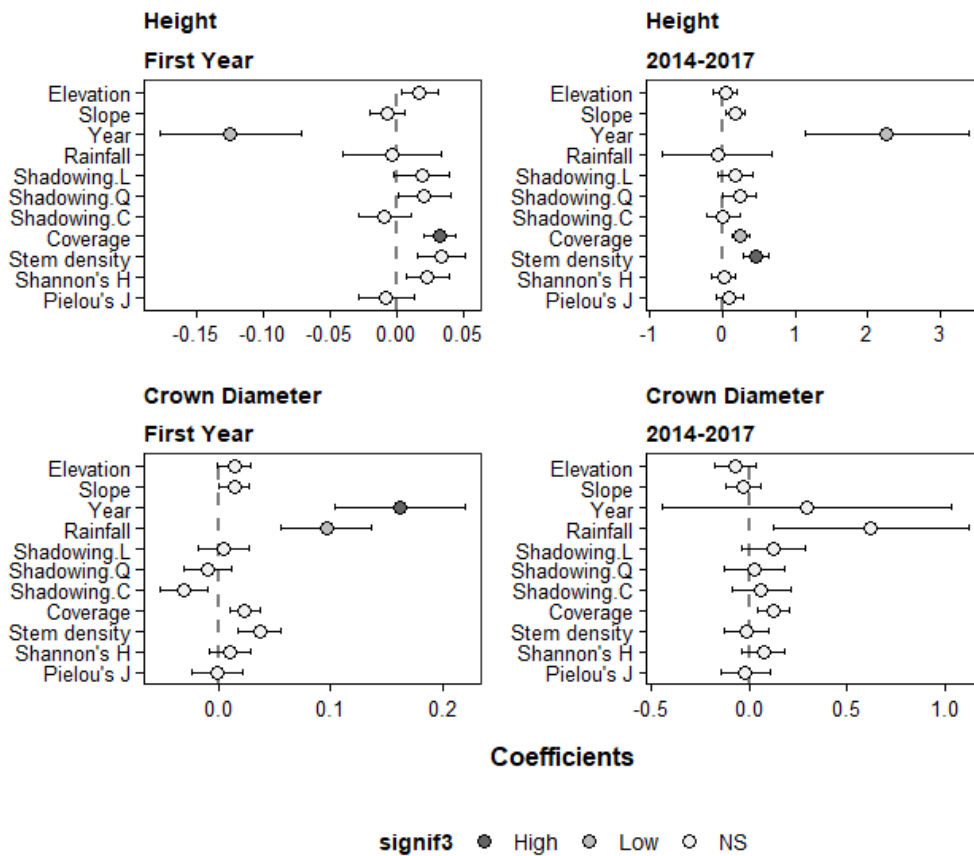


Figure 3.7 – Effect of abiotic and biotic conditions on Relative Growth Rates (RGR) for seedlings in La Grande Chaloupe restoration project. Estimated coefficients (+ SE) from linear mixed models are shown here for two periods: the first year after planting and from 2014 to 2017. Coefficients shown were calculated for Relative Growth Rates (RGR) of height and of crown diameter. Dotted lines are at zero, so that the left of the line indicates a negative effect of variables on growth, while the right indicates a positive effect on growth. Significant effects ($P < 0.05$) are indicated by grey circles, while white circles mean no significance ($P > 0.05$).

factors as in the first period (17 %) (Fig. 3.5).

This change through periods was equivalent for models for crown diameter, although more than 79 % of the variation was unexplained for both periods (86 % in t_{+1yr} and 79 % in t_{2017}). At t_{+1yr} , the model explained around 14 % of the variation in the data, of which around only 2 % was explained by the fixed factors and the remaining variation was explained by random effects (respectively 10 % and 1 % for species and plot effects) (Fig. 3.5). During the last period, the contribution of random effects increased (17 %), with variation explained by the fixed factors remaining at similar level (4 %) (Fig. 3.5). As in survival models, most of the variation was explained by species random effect over plot effect and fixed effects, with 15 % at t_{+1yr} and 26 % at t_{2017} for height and with 10 % at t_{+1yr} and 15 % at t_{2017} for crown diameter.

Although of weak explicative power, few variables had significant fixed effects in growth models. These effects were found mostly during the first rain season for both height and crown diameter growth (Fig. 3.7). For crown diameter, only abiotic variables such as the planting year and rainfall showed a positive and significant effect. For height, seedlings planted in 2012 showed significant higher RGR than those in 2013. Coverage at plot level was the only biotic variable showing a significant positive effect on height growth for both periods. During the last period, stem density at plot level was also found to have a positive effect on height (Fig. 3.7).

Discussion

Dry forests restoration: a nuanced response to environmental conditions

Our results confirmed that abiotic variables have an influence on seedlings dynamic in their early life stages. Accordingly, the dry season induced overall lower species performance in terms of both survival and growth. This pattern can be explained by low precipitations and drought periods, that tend to decrease seedlings' survival and growth (McLaren and McDonald, 2003; Engelbrecht et al., 2006; Engelbrecht et al., 2007).

Nevertheless, and beyond all expectations in such environment, rainfall negatively affected the ability of individuals to survive during each of the considered periods, except the last one. In dry forests, although species show adaptations to drought (Lebrija-trejos et al., 2010; O'Brien et al., 2017), little is known about similar specific adaptations when large amounts of water occur, such as during the rain season. As well as short periods of drought during rainy season can increase seedlings mortality (Engelbrecht et al., 2006), an excess of rain can be deleterious for seedlings. In the planning phase of this restoration program, the rainy season was chosen for planting in order to maximize seedlings short term survival. However, heavy rainfall, for instance during cyclonic events (2012), have induced mortality locally, likely due to major soil disturbance and anoxia of root systems. This effect was particularly explicative during the establishment phase and could explain the positive effect of slope on the survival on the first month after planting, considering that steeper areas would favor water runoff and decrease soil hygromorphy. Such extreme conditions could severely impact newly planted individuals. In 2013, better anticipation lead to pause planting operations in advance of the heaviest rainfall events.

Other tested abiotic variables showed little influence on survival and growth. By reducing the impact of sun exposure shadowing was expected to favor seedlings survival and growth as it would enhance soil humidity and limit photo-oxydation due to excessive light intensity (McLaren and McDonald, 2003; Dirzo et al., 2011; Thaxton et al., 2012; Derroire et al., 2016; Bhadouria et al., 2017). However, no such effect was evidenced here. In contrast, planting year had the strongest effect observed on both survival and growth. This inter-annual effect relates to both environmental variability across years and planting conditions. Species composition was slightly the same between 2012 and 2013 (see Table A.1), especially for common fast-growing species, that mostly drive the variation of growth at plot scale. We suspect that seedlings establishment conditions induced by technical planting operations varied from year to another and influenced individual performance, possibly in interaction with different climatic conditions across years.

Early stages biotic interactions within SDTF communities

The early establishment of a canopy by fast-growing species was found to be critical for both survival and growth at community level. As temperature and precipitations are the strongest drivers of dry communities' dynamics, local coverage has a positive effect on survival by locally providing humidity and undirected light (McLaren and McDonald, 2003; Dirzo et al., 2011; Thaxton et al., 2012; Derroire et al., 2016; Bhadouria et al., 2017). Survival is supposed to increase in areas with high vegetation cover, while growth to be reduced (Vieira and Scariot, 2006). As experimented by Fagundes et al. (2018), the influence of nurse species, notably pioneers, on plant establishment during long drought periods is particularly strong on the development of species of later successional stages. Our results suggest that fast-growing species may have provided those favorable conditions due to the formation of an early canopy (Fagundes et al., 2018). Furthermore, the negative effect of Pielou's evenness on survival confirms that individuals in communities dominated by few species (here pioneer species) are more likely to survive.

Here, interspecific density dependence was detected on both growth and survival. It was the most influential fixed effect detected a year after planting, although being almost negligible compared to random effects on data. Generally, stem density acts as a competition factor whose influence vary across life stages of trees' development; it is generally stronger in the earliest stages of communities and declines over time stages (Marques and Burslem, 2015; Zhu et al., 2015). In the last studied period, a negative effect of density on survival was found in parallel to a positive effect on height growth. However, no significant trade-off was found at species level between survival and growth. This finding contrasts with a common situation in rainforests, in which competition for light access results in a strong trade-off between growth in height and survival (Wright et al., 2010). In dry tropical forests, specific strategies could be more complex than the trade-off between growth and survival as they might concern other life history traits, such as physiological adaptations.

Multispecies ecological restoration

Regarding the high number of species planted on site, species diversity after 5 years of monitoring remained high, with only 6 species not surviving. The majority of the species that survived the best were pioneer (Fig. A.4). Restoration programs based on planting usually focus on a few native species selected based on successional groups (O'Brien et al., 2017). Most projects target early stage species, such as pioneer species (e.g. Medeiros et al., 2014). This selection allows planting to be more controlled and easier to manage. Projects using more than 10 species are thus rare, and tend to be considered more as “*arboretum*” aiming for conservation rather than proper ecological restoration.

However, considering the influence of environmental and operational constraints in such harsh habitats as well as the importance of biotic interactions, such as density dependence effects (Bagchi et al., 2011; Zhu et al., 2015; Derroire et al., 2016), optimizing the composition in species can be a fruitful principle for both ecological restoration and biological conservation. Complementarity effects, notably facilitation by fast-growing nurse species, are strongly driving the dynamics of later stages species (Fagundes et al., 2018). This effect was intended during the COREXERUN program, and now shows its efficiency.

Restoring seasonal tropical dry forests is still a challenge for conservation and research programs. In this study case, most of the explained variation in both survival and growth was imputable to species identity. The increase of specific variation in the response of seedlings performances through time confirms species selection as one of the most crucial step before planting. In this perspective, it should be valuable to explore the functional variation of traits showed by those species. Functional traits can be used to select potential species for a restoration project relatively to local threats and limitations (Hedberg et al., 2013; Giannini et al., 2017; O'Brien et al., 2017). Exploring the values and variations in functional traits showed on this restoration project would allow better comprehension of the restored communities, and more, of SDTF communities assemblage in general.

Influence de traits fonctionnels sur la dynamique de la reconstitution

4.1 Introduction

La notion de sélection d'espèces est fondamentale en restauration écologique **active**. La tenue de travaux de restauration passe par cette étape préliminaire primordiale, où déterminer ce qui doit être planté peut autant mener à la réussite ou l'échec du projet. Trop souvent encore, la sélection d'espèces se fait sur des bases fragiles de leur écologie, de leur statut dans les **successions** écologiques ou encore sur des compositions spécifiques pré-perturbation (Funk et al., 2017). Dans cette optique, l'étude fonctionnelle des communautés mais également des espèces les composant, est aujourd'hui devenu d'un intérêt tout particulier en restauration écologique (O'Brien et al., 2017). Comprendre les mécanismes opérant sur la composition fonctionnelle d'une communauté est en effet déterminant dans la compréhension de la mise en place des communautés végétales (Vellend, 2016). Contrairement à des études centrées sur les espèces, l'écologie fonctionnelle offre une approche permettant de généraliser des techniques et des méthodes de restauration écologique grâce à l'étude des **traits** fonctionnels (Ostertag et al., 2015 ; Zirbel et al., 2017), en offrant des outils pour parvenir à la restauration d'un habitat, mais également pour évaluer l'avancement de cette restauration (Laughlin et al., 2017a).

Un trait fonctionnel est défini comme une caractéristique morphologique, physiologique ou encore phénologique héritable et mesurable, qui impacte le succès reproductif ou plus généralement les performances de l'individu (Violle et al., 2007). Les traits reflétant une réponse de l'individu à son environnement, et donc étant soumis à sélection, sont de fait appelés « traits réponses » (« response traits »). Généralement, l'ensemble des valeurs de traits, ou attributs, montré par une espèce reflète des compromis entre divers facteurs de performance individuelle telles qu'entre survie et croissance (Rüger et al., 2018), bien que le compromis le plus étudié repose sur l'utilisation des ressources, notamment entre l'acquisition et la conservation des ressources (Garnier et al., 2016; Wright et al., 2004). La difficulté de mesurer de telles performances peut être surmontée, au moins en partie par la mesure de traits “simples” corrélés à celles-ci (“soft traits”). Par exemple, une corrélation négative entre la concentration en chlorophylle et en flavonoïdes peut être attendue en relation avec un compromis entre production photosynthétique et protection. En effet, la concentration en chlorophylle est favorisée en conditions optimales et reflète l'acquisition des ressources. A l'inverse, la production de flavonoïdes devrait être maximisée en conditions limitantes, du fait de leur action généralement perçue comme protectrice (Cetinkaya et al., 2017). En revanche, il est plus facile de mesurer des traits morphologiques qui renseignent les mêmes et entre lesquels ces compromis sont retrouvés. Étudier la combinaison de tous ces traits peut ainsi donner un aperçu de la **stratégie** d'une espèce dans un environnement donné (Violle et al., 2007).

Intuitivement, il est attendu que les valeurs de traits, ou attributs, soient conservées au sein de chaque espèce, et donc que la variabilité de ces valeurs reflètent la variabilité existant entre espèces. Pourtant, même au sein d'une même espèce, ces valeurs peuvent être très variables, notamment lorsque le trait est effectivement dépendant de la variabilité environnementale, comme observée par exemple le long de gradients environnementaux locaux (Albert et al., 2010; Garnier et al., 2016). La variabilité intraspécifique permet d'appréhender la stratégie spécifique quant à l'adaptation à un environnement donné. Ainsi, des gammes de valeurs de traits larges soulignent une meilleure « adaptabilité » à une gamme de variables environnementales, là où une gamme réduite de valeur de traits laisse sous-entendre une spécialisation de l'espèce à certaines valeurs

environnementales.

Les traits fonctionnels étant mesurés à l'échelle des individus, il est possible de passer par le développement d'indices pour rendre compte des propriétés des communautés. L'un de ces principaux indices repose sur l'hypothèse du ratio de la biomasse (Garnier et al., 2016). Selon cette hypothèse, Les propriétés fonctionnelles d'une communauté dépendent de l'abondance, utilisée comme indicateur de la biomasse des espèces composant la communauté, ce qui permet de déterminer des valeurs de traits moyens pour la communauté pondérés par les contributions spécifiques à la biomasse totale (*Community-Weighted Mean (CWM)*) (Sandel et al., 2011 ; Brancalion et Holl, 2016). Il est attendu dans des communautés soumises aux mêmes conditions environnementales, qu'une convergence dans les valeurs de traits soit observée, indiquant une redondance fonctionnelle répondant *a priori* à un filtrage par les conditions abiotiques plutôt que par les interactions biotiques (Uriarte et al., 2010 ; Vellend, 2016 ; Bordin et Müller, 2019). Si cette approche propose une bonne vision de la dominance de valeurs spécifiques, l'utilisation des indices ne permet pas de renseigner quant à la diversité des valeurs observées dans une communauté (Uriarte et al., 2010 ; Vellend, 2016). En effet, l'autre hypothèse promeut la complémentarité des niches. La *diversité fonctionnelle* dans une communauté permet le partitionnement des ressources, et donc un meilleur fonctionnement de la communauté, d'autant que les individus souffriraient de phénomène de densité dépendance en cas de redondance fonctionnelle (Garnier et al., 2004). Plusieurs indices ont été développés afin de rendre compte de cette diversité. Il en est ainsi compté quatre principaux : la richesse fonctionnelle (FRic), l'équitabilité (ou unicité) fonctionnelle (FEve), la divergence fonctionnelle (FDiv) (Villéger et al., 2008) et dernièrement développée, la dispersion fonctionnelle (FDis) (Laliberte et Legendre, 2010).

Ce chapitre cherche dans un premier temps à caractériser les traits fonctionnels de 20 espèces représentatives de la forêt semi sèche de La Réunion et relativement communes encore aujourd'hui. Cette caractérisation a pour but de déterminer comment évoluent ces traits au cours du temps, et dans ces différents milieux. De plus, ces espèces sont d'un intérêt tout particulier dans des projets de restauration de la forêt semi-sèche locale, notamment le projet Life+ COREXERUN (2009-2014). Cinq années après, plusieurs questions se posent,

tout particulièrement quant à la dynamique des plants et de l'influence des traits fonctionnels sur la mortalité des individus : (i) Comment évoluent les valeurs de traits fonctionnels et leur variabilité au cours de l'**ontogénie** des espèces de la forêt semi-sèche? (ii) Peut-on expliquer la survie des individus grâce aux valeurs de traits et / ou à leur variabilité au stade juvénile? (iii) La survie des communautés recrées est-elle améliorée par la diversité fonctionnelle ou bien par la dominance fonctionnelle?

4.2 Matériel et Méthodes

Conduites par le Parc National de La Réunion, les actions de restauration de la forêt semi-sèche (SDTF) locale comportent une phase de **revégétalisation**, sur laquelle ce chapitre se concentre. Un ensemble de 45 espèces indigènes a été sélectionné sur la base de leur présence actuelle dans les habitats relictuels de forêt semi-sèche (Chap. 2, Fig. 2.1), ou telle que mentionnée dans des descriptions historiques. Les fruits ont été récoltés sur une période allant de 2009 à 2010 sur des semenciers présents dans les reliques de SDTF présents dans la zone, et ont été plantés selon des conditions standards en pépinière. Arrivés une hauteur d'environ 30 cm, les plants ont été soumis à une période de stress hydrique durant 2 mois. Chaque individu a ensuite été transporté sur le site et planté durant les saisons des pluies (janvier – mars) de 2012 et 2013.

4.2.1 Choix des espèces

Sur la base du cortège d'espèces réintroduites sur le site de **revégétalisation** (stade juvénile), les espèces étudiées ici ont été choisies selon leur occurrence à la fois en pépinière (stade plantule) et en milieu naturel (stade adulte). Il est important de souligner le fait que les traits n'ont pas été mesurés sur des individus à divers stades de leur développement, mais ont été mesurés en même temps sur des individus à des stades de développement différents (approche synchronique). Ainsi, les individus au stade de développement juvénile sont issus des parcelles de **revégétalisation**, en 2017 (4 à 5 ans après plantation). Les individus au stade adulte dont les traits ont été échantillonnés proviennent des

fragments de SDTF autour du site de **revégétalisation**. Les individus au stade plantule ont été échantillonnés en pépinière en 2017, et destinés à un autre projet de **revégétalisation** dans la zone. De par la rareté, voire l'absence, de certaines espèces à la fois en pépinière et en milieu naturel, 26 espèces furent échantillonnées. Certaines espèces sont **décidues** et montrent une défoliation durant l'été austral. Afin d'éviter tout biais phénologique, la mesure des traits s'est faite à la fin de la saison des pluies.

Afin de rendre compte à la fois de la variabilité intraspécifique et de la variabilité interspécifique des traits, l'effort d'échantillonnage a été réalisé en suivant les préconisations indiquées par Pérez-Harguindeguy et al. (2013). De fait, pour chaque stade de développement, cinq individus furent échantillonnés par espèces, à raison de cinq feuilles (fonctionnelles, complètement exposées au soleil et exemptes de traces de prédation / parasitisme) prélevées par individu. Au stade "plantule", si trop peu de feuilles étaient disponibles sur un individu, un nombre réduit d'au moins trois feuilles était alors collecté (e.g. *Mimusops balata*, Sapotacées). Au stade "adulte", du fait que certaines espèces ne soient représentées dans la zone d'étude que par un nombre d'individus inférieur à cinq, nous avons échantillonné autant d'individus que possible (exemple : 2, *Terminalia bentzoe*, Combretacées).

4.2.2 Mesure des traits foliaires

Du fait de leur importance quant à la persistance des individus dans un environnement donné (Garnier et al., 2016), les traits choisis renseignent l'utilisation des ressources par les individus et notamment leur stratégies d'acquisition et de conservation de ces ressources. La mesure des traits a tout d'abord été réalisée dès l'échantillonnage à l'aide du Dualex 4 Scientific (Dx4) (Cartelat et al., 2005; Goulas et al., 2004). Cette méthode permet à partir des valeurs d'absorbance des UV de définir plusieurs indices à partir des feuilles fraîches, de manière non destructive et rapide (Cartelat et al., 2005; Goulas et al., 2004). Les concentrations en Chlorophylle (Chl), en Flavonoïdes (FLv) ainsi que l'indice d'équilibre azoté (**Indice d'équilibre azoté – Nitrogen Balance Indexe (NBI)**) ont été mesurés sur chaque face (supérieure et inférieure) des feuilles. Le NBI est calculé comme le

ratio entre Chl et FLv (Chl / FLv), et représente donc les changements du rapport C/N dus aux limitations en azote (Cartelat et al., 2005). Après ces mesures, les feuilles ont été prélevées et saturées en eau pendant 24h, à la suite de quoi les poids frais et les surfaces fraîches furent mesurés. Les feuilles ont été ensuite séchées au four (60° C). Après 48h, les feuilles ont été retirées et leur masse sèche prise. Enfin, les compositions chimiques des feuilles en éléments majeurs (C, N, P, K, Mg) ont été estimées (Laboratoire d'analyse du CIRAD). L'utilisation d'une quantité de matière suffisante pour les analyses chimiques (*env.* 400 mg de matériel foliaire sec) a conduit à l'obtention d'une composition moyenne unique pour chaque espèce à chaque stade de développement considéré.

Les mesures morphologiques réalisées ont permis le calcul de deux derniers traits, fréquemment utilisés en écologie fonctionnelle, la surface foliaire spécifique (*Surface foliaire spécifique – Specific Leaf Area (SLA)*) et la concentration en matière sèche foliaire (*Composition en matière sèche foliaire – Leaf Dry Matter Content (LDMC)*). La *SLA* est calculée selon le rapport de la surface de la feuille fraîche sur la masse sèche, et renseigne sur la vitesse de croissance de l'espèce. Les espèces montrant des stratégies d'acquisition de ressources, et donc à la croissance rapide, auront des valeurs élevées de la *SLA* en comparaison à une espèce à croissance lente (Cartelat et al., 2005). La *LDMC* est calculée selon le ratio de la masse sèche de la feuille sur sa masse à saturation. Dans des environnements contraignants, les espèces montrant des stratégies de conservation des ressources auront généralement des feuilles plus épaisses et coriaces, et donc une *LDMC* plus importante, que les espèces favorisant l'acquisition des ressources et possédant des feuilles à faible durée de vie. La *SLA* ainsi que la *LDMC* sont deux traits corrélés, les individus possédant de forts *SLA* présentant généralement de faibles valeurs de *LDMC* (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

4.2.3 Diversité et groupes fonctionnels

Au moyen des valeurs de traits relevés chez les individus en pépinières et de la composition spécifique à la plantation, divers indices de diversité fonctionnelle ont été calculés en considérant chaque placette comme une communauté. La composition spécifique de ce stade est celle du site de *référence*, présenté dans

un précédent chapitre (S10, Chap. 2). La diversité fonctionnelle des traits au sein de chaque placette est renseignée au moyen de deux indices : la divergence fonctionnelle (*Divergence fonctionnelle – Functional Divergence (FD_{iv})*) (Villéger et al., 2008) et la dispersion fonctionnelle (*Dispersion fonctionnelle – Functional Dispersion (FD_{is})*, Laliberte et Legendre, 2010). De plus pour chaque trait a été calculée la moyenne des valeurs de ce trait mesurées pour chaque espèce, pondérée par la fréquence spécifique de cette espèce au sein de la placette, ou *CWM*. Tous ces indices ont été calculés à l'aide du package *FD* version 1.0-12 (Laliberte et Legendre, 2010) sur R version 3.6.1. La proportion de variabilité intra- / interspécifique dans la diversité fonctionnelle a été déterminée pour chaque trait ainsi qu'à chaque stade en observant la méthode décrite par De Bello et al. (2011). Des groupes fonctionnels ont été déterminés par le package *FD* à partir des traits mesurés au stade plantule (Fig. A.9).

4.2.4 Modèles de survie

Afin d'analyser les effets des traits juvéniles sur la survie des espèces, des modèles binomiaux mixtes (*GLMM*; Bolker et al., 2009; Gelman et Pardoe, 2006) ont été réalisés avec les mesures de la hauteur, la *SLA*, la *LDMC*, la *Moyenne des concentration en chlorophylle des faces inférieures et supérieure des feuilles (Chl_{moy})*, la *Concentration en flavonoïdes sur la face supérieure des feuilles (FLv_{sup})*, le *Ratio des concentration en flavonoïdes des faces inférieures et supérieures des feuilles (FLv_{ratio})* et la *Indice d'équilibre azoté des faces supérieure des feuilles (NBI_{sup})* mesurés par espèce comme expliqué précédemment. Les variables ont fait l'objet d'une sélection en fonction de test de colinéarité, afin d'éviter toute redondance et faciliter la convergence des modèles. Dans les modèles individuels, la moyenne spécifique des traits et la variabilité au sein de l'espèce renseignée par l'erreur standard (*sd*) ont été calculés pour les 17 espèces présentes sur les parcelles suivies (Fig. A.4). Ainsi quatorze variables explicatives continues ont été utilisées. L'identité de la placette et de l'espèce ont été utilisées comme effets aléatoires dans les modèles individuels.

Pour les modèles à l'échelle de la placette, la variable réponse était un taux

de survie calculé tel que

$$Survie = \frac{n_t}{n_{t_0}}$$

avec n_{t_0} , le nombre d'individus plantés et n_t , le nombre d'individus vivants relevé lors du suivi à la fin de la période considérée. Les indices de diversité fonctionnelle **FDIs** et **FDiv** ainsi que les valeurs de **CWM** pour les variables de hauteur, la **SLA**, la **LDMC**, la Chl_{moy} , la FLv_{sup} , le FLv_{ratio} et la NBI_{sup} ont été utilisées comme variables explicatives.

Afin de permettre une bonne estimation des effets sur la survie, seuls les individus des espèces pour lesquelles des traits ont été mesurés furent utilisés, tant individuelle qu'à l'échelle de la placette. Toutes les variables ont été centrées et réduites pour faciliter la convergence des modèles et la comparaison des effets entre variables. Comme les durées des périodes explorées varient, et impactent donc l'estimation de la survie (Lewis et al., 2004), la durée de chaque période a été ajoutée dans chaque modèle en utilisant l'argument *offset* de la fonction *glmer*. De plus, le nombre d'individus pouvant impacter l'estimation des taux de survie à l'échelle des placettes, chaque modèle à l'échelle de la placette a été pondéré par le nombre d'individus plantés dans chaque placette (argument *weights* de la fonction *glmer*, Bates et al., 2007). Toutes les analyses ont été réalisées sous R au moyen de modèles linéaires mixtes généralisés (GLMM), réalisés à l'aide du package *lme4* v. 1.1-12 package (Bates et al., 2007 ; Bates et al., 2015). Afin de comparer les proportions de variance expliquées par chaque composante des modèles (effets fixes, effets aléatoires et variance résiduelle), une valeur de R^2 associée à chaque composante a été calculée en suivant les méthodes présentées par Nakagawa et Schielzeth (Nakagawa et Schielzeth, 2013).

4.3 Résultats

4.3.1 Variabilité des traits fonctionnels foliaires en fonction des stades de développement

Un total de 18 espèces et de 439 feuilles furent prélevées au stade plantule, 25 espèces et 583 feuilles au stade juvénile et 20 espèces pour 468 feuilles au stade

adulte. L'analyse multivariée des attributs individuels a été réalisée au moyen des valeurs de traits mesurés pour chacun d'eux. Les compositions chimiques ne participent pas à la construction de l'Analyse en Composantes Principales (ACP), basée sur les valeurs individuelles, mais sont projetées en variables supplémentaires (Fig. 4.1). Les trois différents stades sont bien distincts, et sont apparemment répartis le long du premier axe de l'ACP (Fig. 4.1 ; Fig. A.10). Les deux premiers axes de l'ACP expliquent 61,1% de la variation totale des 12 traits retenus. Le premier axe est essentiellement construit par les mesures associées à la chlorophylle (Chlorophylle (CHL), NBI), tandis que le deuxième axe oppose des scores positifs associés à de fortes valeurs de FLV_{ratio} , SLA (et N, P en variables projetées) à des scores négatifs associées à de fortes valeurs de LDMC et Concentration en flavonoïdes sur la face inférieure des feuilles (FLV_{inf}) (et C en variable projetée).

Les individus au stade plantule sont davantage groupés dans les valeurs négatives de l'axe 1, et sont associés à de grandes concentrations en potassium, phosphore et calcium (K, P, Ca) ainsi que des valeurs de SLA plus élevées. À l'inverse, le stade adulte est davantage situé sur la partie haute de l'axe 2 et est associé des concentrations en chlorophylle (Chl_{moy}) ainsi que des statuts azotés plus élevés (NBI_{sup} et Indice d'équilibre azoté des faces inférieure des feuilles (NBI_{inf})), également à des concentration en magnésium (M) forte et à des hauteurs élevées (H). Les individus juvéniles de la zone de reconstitution occupent une place intermédiaire entre les deux autres stades et sont davantage distribués sur l'axe 2 (Fig. 4.1).

De manière générale, la variabilité des traits mesurés dans les différents stades de développement s'exprime de façon majoritaire au niveau interspécifique, plutôt qu'entre individus au sein des espèces (Fig. 4.2). Dans le sens du développement, la part de variabilité intra / interspécifique dans la diversité fonctionnelle montre des tendances différentes pour les 12 traits retenus (Fig. 4.2). Pour la moitié des traits considérés (H, LDMC, SLA, S, NBI_{sup} et NBI_{inf}), la variabilité intraspécifique diminue au cours du temps. Pour Chl_{moy} , la variabilité intraspécifique observée sur les individus de la revégétalisation est plus importante que celle observée chez les individus observés en pépinière. Chez les individus adultes en revanche, la variabilité intraspécifique devient mi-

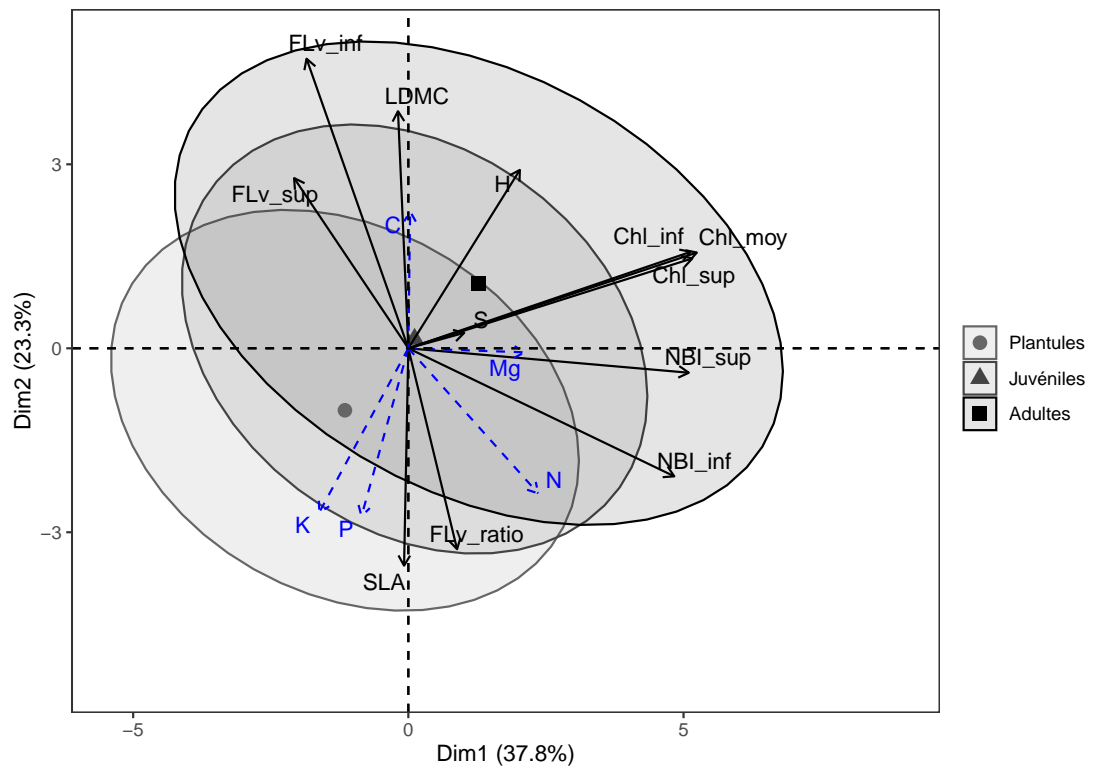


FIGURE 4.1 – Analyse en composantes principales montrant la répartition des différents individus suivis en fonction des traits fonctionnels relevés. Les ellipses sont tracées selon une distribution normale multivariée des valeurs en fonction du barycentre de chaque stade de développement.

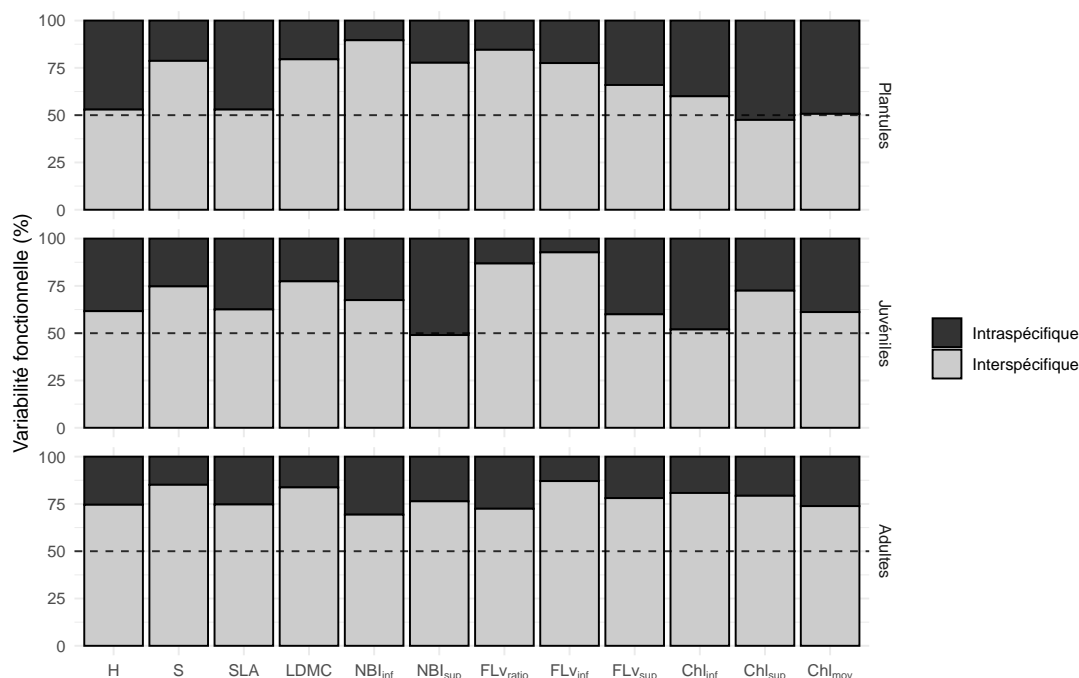


FIGURE 4.2 – Comparaison de la part de variabilité intra et interspécifique dans la diversité fonctionnelle des différents traits étudiés à différents stades de développement. Les différentes variables sont la hauteur maximale (H), la surface foliaire (S), la surface foliaire spécifique (SLA), la concentration en matière sèche (LDMC), le statut azoté sur la face inférieure et supérieure des feuilles (resp. NBI_{inf} et NBI_{sup}), la concentration sur les faces inférieures et supérieures des feuilles (resp. FLV_{inf} et FLV_{sup}) ainsi que le ratio des concentrations en flavonoïdes entre les deux faces des feuilles (FLV_{ratio} et enfin, la concentration sur les faces inférieures et supérieures des feuilles en chlorophylle (resp. Concentration en chlorophylle sur la face inférieure des feuilles (Chl_{inf}) et Concentration en chlorophylle sur la face supérieure des feuilles (Chl_{sup})) ainsi que la concentration moyenne (Chl_{moy}). La part de variabilité intra et interspécifique a été calculée d'après la méthode présentée par De Bello et al. (2011).

nimale (Fig. 4.2). Pour la FLv_{ratio} , la variabilité intraspécifique la plus faible est observée chez les juvéniles plantés. Au contraire, le FLv_{sup} montre une variabilité maximale au stade juvénile (Fig. 4.2).

4.3.2 Modèles de survie

À l'échelle des espèces

Les modèles binomiaux au niveau individuel ont concerné un total de 4845 individus plantés initialement et appartenant à 20 espèces indigènes de la SDTF locale. Un mois plus tard, 4730 individus ont survécu, 4292 après la première saison sèche et 2907 en 2017.

Un mois après la plantation, toutes les variables choisies montrent un effet significatif (Fig. 4.3). Les variables des valeurs moyennes de la hauteur (H), de la SLA, de la LDMC, de la Chl_{moy} , et de la FLv_{ratio} ont des effets négatifs, tandis que les valeurs moyennes de la FLv_{sup} et de la NBI_{sup} ont des effets positifs (Fig. 4.3). Durant la seconde période (6 mois après plantation), toutes les variables choisies ont un effet significatif, hormis pour la FLv_{ratio} . À l'exception de la SLA, toutes les variables ont des effets inverses à ceux mis en évidence durant la première période. Ainsi, les variables des valeurs moyennes de la hauteur (H), de la LDMC et de la Chl_{moy} ont des effets positifs, tandis que les valeurs moyennes de la FLv_{sup} et de la NBI_{sup} ont des effets négatifs (Fig. 4.3). Lors de la période la plus longue (plantation - 2017), les variables montrent globalement les mêmes effets que dans la première période, hormis pour les variables de SLA et de LDMC. En revanche, seules les variables de Chl_{moy} , de FLv_{sup} ainsi que de NBI_{sup} ont un effet significatif sur la survie (Fig. 4.3).

La variabilité intraspécifique de certains traits montre des effets similaires entre les deux premières périodes. Un effet significativement positif de la variabilité de la SLA et de la FLv_{ratio} est ainsi observé. Ces effets positifs observés montrent que plus les espèces ont pour ces traits une forte variabilité, plus elles ont des chances de survie. Un effet significativement négatif de la variabilité de la LDMC et de la FLv_{sup} (Fig. 4.3) est également relevé. Pour ces traits, les espèces avec les valeurs les plus similaires entre individus montrent une survie significativement plus grande que les espèces plus variables. Certains traits

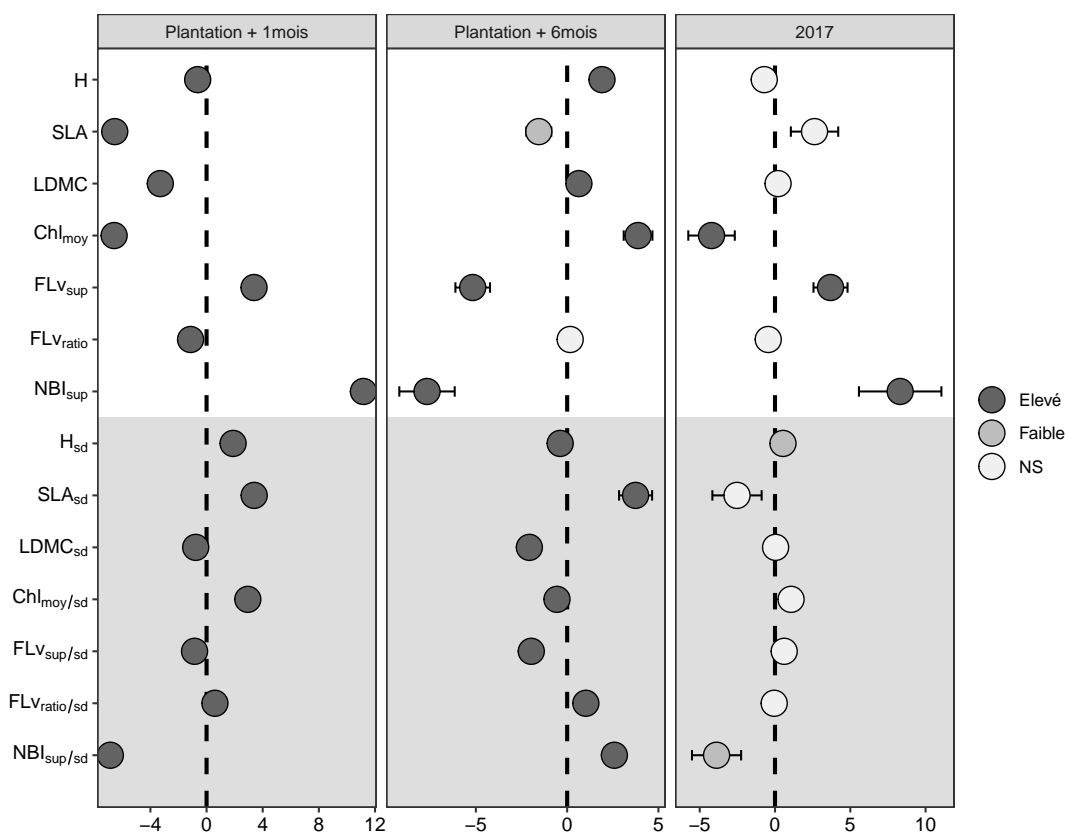


FIGURE 4.3 – Effets de la valeur moyenne et de la variabilité de 14 traits fonctionnels sur la probabilité de survie des juvéniles à trois périodes critiques de leur développement dans le programme de reforestation de la planète de la Grande Chaloupe. Les coefficients estimés (\pm écart-type) au moyen de modèles mixtes binomiaux sont ici présentés pour le premier mois après plantation, la première saison sèche et enfin en 2017. Les variables représentant la valeur moyenne des traits sont présentés en fond blanc, avant les variables montrant la variabilité de la valeur des traits (fond grisé). Les lignes en pointillé indiquant « aucune influence » (0), les parties droites et gauches de chaque figure indiquent donc respectivement un effet positif et négatif des variables. Les effets hautement significatifs sont indiqués par des cercles noirs ($P < 0,01$), les cercles gris foncé signifiant un effet significatif ($0,01 < P < 0,05$) et les cercles blancs une absence de résultat significatif ($P > 0,05$).

montrent des effets opposés en fonction de la période considérée (Fig. 4.3). La variabilité intraspécifique de la hauteur (H) ainsi que de la Chl_{moy} a un effet positif significatif durant la première période (1 mois après plantation) et un effet négatif significatif durant la seconde période (6 mois après plantation)(Fig. 4.3). À l'inverse, la variabilité de la NBI_{sup} a un effet significativement négatif durant la première période et significativement positif durant la seconde période (Fig. 4.3). Dans la période la plus longue, seules les variabilités intraspécifiques de la hauteur (H) et de la NBI_{sup} montrent des effets significatifs sur la survie, respectivement positifs et négatifs, similaires à ceux observés durant la première période (Fig. 4.3).

À l'échelle des communautés

Les effets des variables choisies pour expliquer la survie à l'échelle des communautés sont dépendants de la période considérée (Fig. 4.4). Durant le premier mois après plantation, les indices de diversité fonctionnelle, à savoir la diversité fonctionnelle ($FDiv$) et la dispersion fonctionnelle ($FDIs$) ont un effet respectivement négatif et positif sur la survie, bien que non significatifs (Fig. 4.4). Les valeurs de traits pondérées à l'échelle de la communauté (CWM) montrent des effets positifs significatifs pour la hauteur des plants, la $LDMC$, et la FLv_{ratio} . Les placettes dans lesquelles la survie est favorisée seraient ainsi dominées par des individus de grande taille, présentant des feuilles coriaces ainsi qu'une plus forte ratio de concentration en flavonoïdes entre les faces supérieure et inférieure des feuilles (Fig. 4.4). Durant la première saison sèche, la $FDIs$ montre un fort effet significativement négatif sur la survie, avec les variables CWM de hauteur, $LDMC$, Chl_{moy} et FLv_{ratio} (Fig. 4.4). Les effets significativement positifs pour les CWM sont observés pour la SLA , la FLv_{sup} et la NBI_{sup} (Fig. 4.4). Pendant la période allant jusqu'à 2017, les effets sont inversés en terme de signe, ou annulé par rapport à la première saison sèche. La $FDIs$ est significativement positive, ainsi que le CWM pour la Chl_{moy} . Les effets négatifs concernent les valeurs de CWM pour la SLA , la FLv_{sup} et le NBI_{sup} (Fig. 4.4). Bien que de nombreuses variables montrent un effet significatif, la réduction de la contribution des effets fixes à la variance expliquée au fil du temps indique que la diversité fonction-

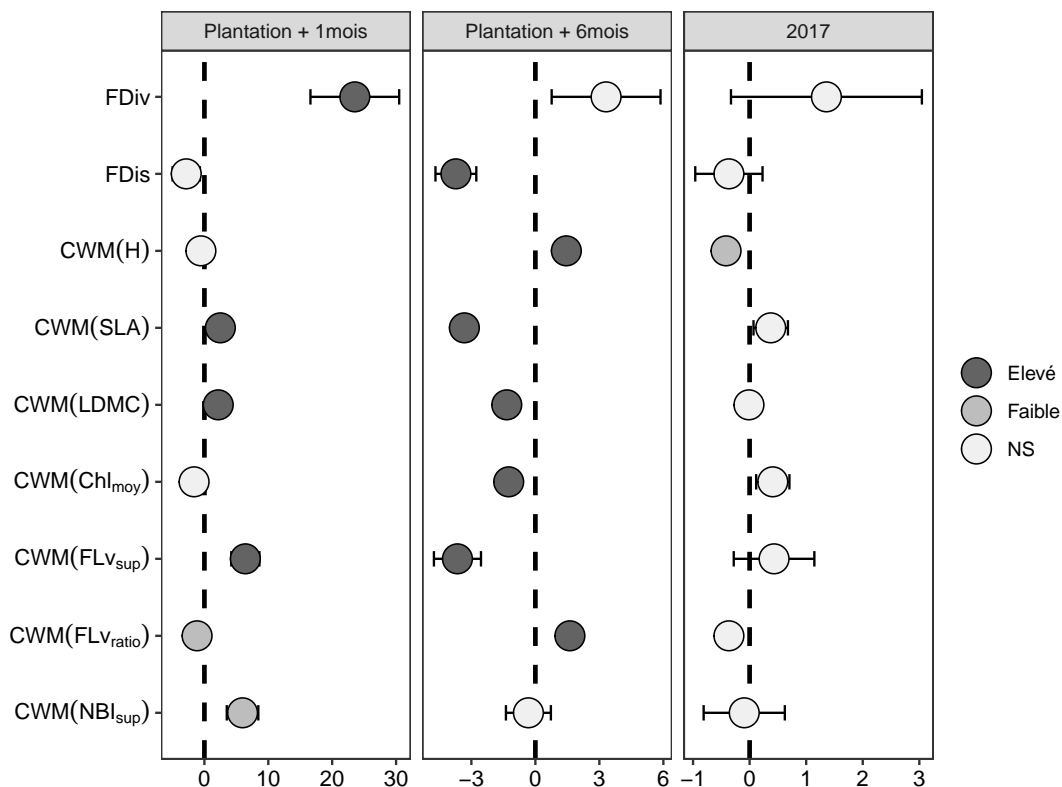


FIGURE 4.4 – Effets de la diversité fonctionnelle à la plantation sur la probabilité de survie des communautés dans le programme de reforestation de la planète de la Grande Chaloupe (RE) à trois périodes critiques de développement. Les indices de diversité fonctionnelle (FDiv) et de dispersion fonctionnelle (FDis) sont inclus parallèlement aux moyennes pondérées à l'échelle des communautés (CWM) de sept traits fonctionnels. Les coefficients estimés (\pm écart-type) au moyen de modèles mixtes binomiaux sont ici présentés pour le premier mois après plantation, la première saison sèche et enfin en 2017. Les lignes en pointillé indiquant « aucune influence » (0), les parties droites et gauche de chaque figure indiquent donc respectivement un effet positif et négatif des variables. Les effets hautement significatifs sont indiqués par des cercles noirs ($P < 0,01$), les cercles gris foncés signifiant un effet significatif ($0,01 < P < 0,05$) et les cercles blancs une absence de résultat significatif ($P > 0,05$).

nelle et les [CWM](#) à l'échelle des communautés expliquent faiblement la survie au-delà du premier mois après plantation (environ 18 %, Fig. 4.5).

4.4 Discussion

4.4.1 Évolution ontogénique des traits fonctionnels en SDTF

L'un des premiers résultats de cette étude est la caractérisation des différentes stratégies fonctionnelles associées aux divers stades de développement des espèces indigènes de la [SDTF](#) locale. Le fait que les trois stades de développement étudiés soient distincts tend à démontrer que les stratégies évoluent au long de l'ontogénie. Il est toutefois important de rappeler que l'approche fonctionnelle développée ici sur l'écologie d'espèces ligneuses caractéristiques des [SDTF](#) locales s'inscrit dans le cadre du suivi scientifique de programmes de restauration écologique. Elle est contrainte (*i*) par les choix techniques faits lors de la définition et la mise en œuvre des activités de restauration par les différents prestataires du programme, (*ii*) le calendrier de la réalisation des activités. La caractérisation fonctionnelle des stades adulte et juvénile ont ainsi bénéficié des inventaires réalisés en amont pour la cartographie des semenciers potentiels et des espèces rares et protégées, et des plantations réalisées en 2012 / 2013 sur le site de [revégétalisation](#). Les mesures au stade plantule ont concerné des individus produits dans le cadre du second programme de restauration écologique Life+ "Forêt sèche" et ont été réalisées en pépinière. Elles ont pu être influencées par le milieu de culture (homogène pour l'ensemble des plants) et les conditions d'élevage des plants. Elles reflètent à la fois les caractéristiques d'un stade précoce chez les espèces concernées et les conditions de culture des plants.

Ainsi le stade plantule est principalement caractérisé par des stratégies d'utilisation des ressources associées à des valeurs traits typiques d'une acquisition relativement efficace (valeurs de [SLA](#) élevées), et à des concentrations en macronutriments importants en cas de stress (K (synthèse protéique), P (composant essentiel dans les processus photosynthétiques et dans la division et l'élongation cellulaire), et Ca (rôle important de messenger secondaire et de maintien des

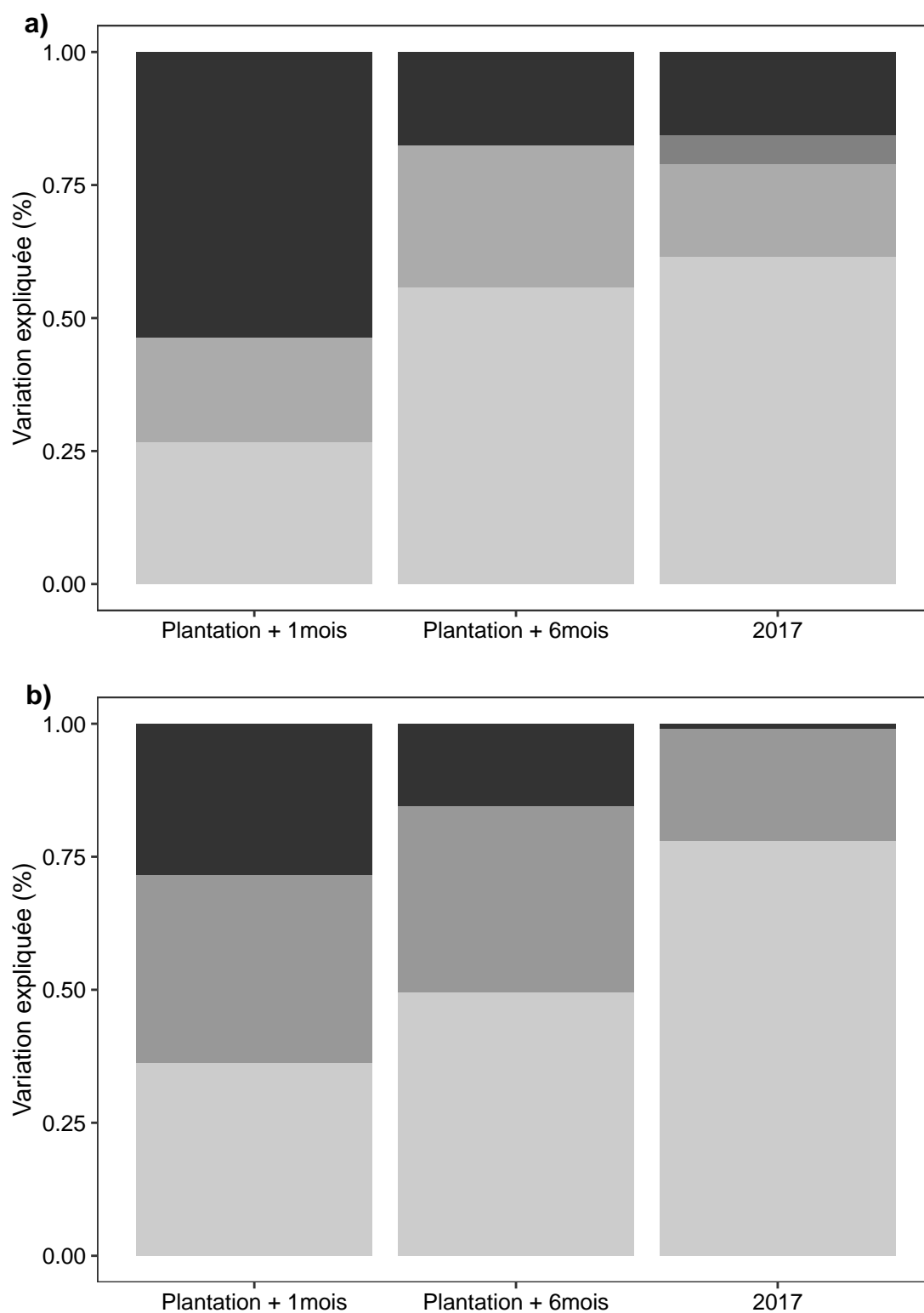


FIGURE 4.5 – Comparaison de la contribution des composants de la variance estimée par les modèles binomiaux *a*) et linéaires *b*) généralisés de survie des parcelles recrées à trois périodes critiques de leur développement. Les contributions respectives des variables fixes (noir), des variables aléatoires (identité de l'espèce (gris foncé) et de la placette (gris) (a) et identité du protocole de plantation (gris) (b)), ainsi que des résidus (gris clair) dans la variance totale sont représentées. Les proportions ont été calculées d'après Nakagawa et Schielzeth (2013).

ajustements osmotiques) (Hawkesford et al., 2012; Tripathi et al., 2014). Le stade adulte est davantage caractérisé ici par des stratégies d'acquisition des ressources au niveau physiologique (Mg (synthèse protéique et photosynthèse), Chl et NBI) associé à de la conservation des ressources au niveau constitutif (LDMC). En revanche, ces tendances rencontrées par stade sont une compilation des valeurs de traits relevés au niveau spécifique et de fait, chaque espèce montre des distributions de traits par stade qui lui sont propres (Annexe A.4).

La variabilité des traits vient moduler ces tendances, et tendrait à identifier des traits primordiaux, directement impactés par les variables environnementales et soumis à sélection. Ce filtre environnemental auquel sont soumis certains traits est visible au niveau de l'évolution de la part de variabilité intra et interspécifique de la diversité fonctionnelle qui leur est associée. Par exemple, la variabilité intraspécifique de la LDMC est fortement réduite entre le stade plantule en pépinière et juvénile, indiquant ainsi que les conditions environnementales entraînent une convergence des valeurs de traits chez les individus de la même espèce. En revanche, pour d'autres traits (Flavonoïdes (FLV), CHL), la variabilité intraspécifique est maximale chez les individus plantés, ce qui peut résulter de l'influence de l'environnement local (nature et profondeur du sol, ombrage, espèces voisines, encombrement, etc).

4.4.2 Importance de la variabilité fonctionnelle en conditions limitantes

Un des objectifs de ce chapitre était de déterminer la contribution des traits des individus plantés ainsi que de leur variabilité sur la survie des individus à plus ou moins long terme. En SDTF, les individus sont soumis aux facteurs limitants d'exposition au soleil, et de manque d'eau lié à des précipitations rares en saison sèche, et la période la plus critique correspond à la saison sèche (Vieira et Scariot, 2006; Bhadouria et al., 2017). Ainsi la plupart des traits fonctionnels caractéristiques de ces habitats constituent des stratégies quant à l'acquisition des ressources (SLA, système racinaire, etc.) et principalement de conservation des ressources (LDMC, densité du bois, etc.) (Chaturvedi et al., 2011; O'Brien et al., 2017). Le chapitre précédent a déjà montré que la première

saison sèche après plantation était en effet celle pour laquelle la mortalité était la plus élevée (Chap. 3). À l'échelle des individus et des espèces, les traits relevés en pépinière ont une forte influence sur la survie dans la première période, mais cette influence décroît drastiquement en fonction de la longueur de la période considérée pour disparaître totalement dans la période la plus longue (plantation - 2017). Pourtant il est intéressant de relever qu'à moyen terme, et plus encore au cours de la période comprenant la première saison sèche, la sélection de traits sur des individus en pépinière a des effets significatifs sur leur survie.

Les effets montrés par les différents traits sur la survie tendent à révéler différentes stratégies écologiques, au sens de combinaisons de valeurs de traits, favorables à la survie dans le contexte de la *revégétalisation* étudiée ici. Les traits liés à l'acquisition des ressources comme la Chl_{moy} et la SLA sont négativement corrélés à la survie. Ceci souligne l'influence forte des conditions abiotiques sur les individus nouvellement plantés, où les stratégies de conservation de la ressource seraient avantagées. Néanmoins, les espèces montrant des *LDMC* importantes (conservation des ressources) sont également désavantagés. Bien qu'une ambiguïté demeure dans l'interprétation des *FLv* (Cetinkaya et al., 2017), l'influence positive de ces traits ainsi que des *NBI* est retrouvée dès le premier mois après plantation. Cette sélection souligne le rôle de protection qui leur est généralement attribué et est cohérent avec un filtre abiotique fort. Il apparaît également que la hauteur à la plantation ne constitue pas un facteur crucial dans la survie des plants en restauration, pourtant observé dans un cas de restauration en milieu tropical humide (Gardiner et al., 2019). Il semble même que la hauteur des plants influence négativement la survie lors de la première période. Ce phénomène pourrait s'expliquer par le fait que les individus les plus hauts à la plantation soient les plus exposés aux conditions abiotiques, contrairement aux individus les moins hauts qui bénéficient ainsi de conditions locales plus clémentes liées à l'ombrage (Martins, 2018). Les plants lors de leur production étant d'âge différents, il est également possible que les individus les plus grands lors de leur production en pépinière aient développé des chignons racinaires responsables de leur dépérissement après plantation. Néanmoins, ce phénomène apparaissant généralement sur des échelles de temps plus longue que celle de la période considérée (30 jours), il est peu probable ici.

La variabilité intraspécifique des attributs montre divers comportements en corrélation à la survie. Certaines variabilités de traits ont des effets négatifs sur la survie individuelle indiquant un désavantage relatif des espèces au sein desquelles le trait associé est variable entre individus. Ceci semble indiquer que les valeurs individuelles trop écartées de la moyenne spécifiques sont « contre-sélectionnées ». Ceci dénote d'une sélection particulièrement importante des conditions environnementales des individus sur un trait. Ainsi dans la première période, cette sélection sera principalement observée pour les traits associés à la conservation des ressources. À l'inverse, des gammes de valeur plus élevées devraient entraîner une plus grande adaptabilité aux micro conditions locales. Dans la première période, la variabilité intraspécifique des traits associés à l'acquisition des ressources (SLA, Chl) montre un effet positif sur la survie. Cet effet pourrait s'expliquer par le fait que, bien que les conditions environnementales favoriseraient davantage les stratégies de conservation des ressources, les conditions locales à l'échelle des placettes varient (plus ou moins d'ombrage, pente, profondeur du sol, . . .) et donc qu'une grande gamme de valeur chez une espèce favoriserait son implantation dans des milieux aux conditions différentes.

4.4.3 Intérêt en reconstitution/restauration écologique

La restauration écologique s'attache à vouloir restaurer une composition particulière d'espèces (Brudvig, 2011 ; Suding, 2011). En plus de limiter grandement toute généralisation des méthodes entre les différents projets de restauration (Temperton et al., 2004), le caractère dynamique des communautés rend ce but aléatoire, voire inatteignable. En revanche, viser à restaurer la diversité fonctionnelle ainsi que la composition fonctionnelle est beaucoup plus réalisable (Brancalion et Holl, 2016 ; Laughlin et al., 2017b). Dans le cas présent et bien qu'elle doive encore être suivie au cours du temps, il semble qu'une convergence des attributs des individus plantés au cours du programme vers ceux retrouvés en milieu naturel ait lieu : ces individus occupent une position intermédiaire, entre les plantules en pépinière et les adultes en milieu naturel. De même, les mêmes positions intermédiaire sont observées au niveau des communautés pour les indices de diversité fonctionnelle, notamment *Équitabilité fonctionnelle* –

Functional Evenness (FE_{VE}) et FD_{IV} (Fig. A.11), ainsi que pour la composition fonctionnelle de la majorité des traits (Fig. A.12).

Cette étude a montré qu'il est possible de rattacher certaines valeurs de composition fonctionnelle comme les CWM de la hauteur, de la *FLv_{ratio}*, de la LDMC, de la *FLv_{sup}* et de la SLA ainsi que de diversité fonctionnelle à la survie à moyen terme des communautés en SDTF. Instaurer une certaine diversité et/ou composition fonctionnelle influence positivement la dynamique de la restauration, ainsi que l'ont montré d'autres exemples de restauration écologique (Bordin et Müller, 2019; Laughlin et al., 2018).

La composition fonctionnelle montre ainsi que la dominance de certains traits comme la hauteur et la *FLv_{ratio}* à la plantation peut être positivement corrélée à la survie à l'échelle de la communauté dans la période comprenant la première saison sèche. Il est intéressant de constater que les CWM montrent des schémas différents en fonction des périodes considérées. De plus, les traits corrélés à la survie diffèrent de ceux considérés à l'échelle des individus pour cette période. En effet, les CWM sont par construction particulièrement influencés par les attributs des espèces communes et par les valeurs extrêmes. Or la majorité des communautés recréée est dominée par certaines espèces (Chap. 3). Les tendances observées par les CWM pour cette période sont donc à rapprocher de ces quelques espèces, alors que les effets observés des traits et de leur variabilité sur les individus ne comportaient pas de tels biais.

Bien que la divergence fonctionnelle (FD_{IV}) soit positivement corrélée à la survie dans la première période, la dispersion fonctionnelle (FD_{IS}) est négativement corrélée lors de la première saison sèche. Ceci indique que la survie est favorisée, dans la première période quand les espèces sont dispersées dans l'espace fonctionnel, et que dans la seconde période, quand les espèces sont proches du centroïde défini par tous les traits des espèces (Laliberte et Legendre, 2010). La FD_{IS} accordant par construction davantage de poids dans les espèces communes, le fait qu'elle ait un effet dans la seconde période contrairement à la FD_{IV} vient souligner l'influence de ces espèces dans la survie. Une première explication / hypothèse serait que si les communautés diversifiées à la plantation (FD_{IV} fort) montrent un avantage en présence de conditions hétérogènes locales suite à leur plantation, les communautés dominées par des espèces communes

montrant une diversité fonctionnelle faible (*e.g.* pour la hauteur) bénéficieraient davantage de phénomènes de facilitation au niveau de leur survie, comme évoqué plus tôt (Bhadouria et al., 2017). Pour la dernière période, un effet positif de la **Diversité fonctionnelle – Functional Diversity (FD)** était attendu. En effet, après quelques années, les communautés devraient davantage être influencées par les interactions biotiques (Bhadouria et al., 2017). De fait, la redondance fonctionnelle deviendrait contre-sélectionnée, et favoriserait la complémentarité fonctionnelle (Garnier et al., 2016). Bien qu’aucun effet n’ait été retrouvé, il convient néanmoins de garder à l’esprit que la **FD** utilisée dans les modèles est calculée par rapport aux valeurs de traits mesurés en pépinière. Or comme on l’a vu, les valeurs de traits changent en fonction de l’**ontogénie**, mais également en fonction des contraintes abiotiques locales. Néanmoins, nos résultats indiquent que optimiser la composition fonctionnelle au niveau des communautés à la plantation, comme cela a été montré au niveau individuel permet de favoriser la survie sur le long terme.

Favoriser la diversité fonctionnelle tant interspécifique que intraspécifique dans les communautés est également devenue l’une des recommandations principales en écologie au cours de cette décennie. L’importance de la variabilité intraspécifique par rapport à la variabilité interspécifique à l’échelle de ce chapitre a d’ailleurs été explicitée notamment pour des traits comme la Chl_{inf} et le NBI_{sup} (Fig. 4.2). Tout d’abord, la diversité fonctionnelle permettrait de mieux appréhender les phénomènes d’assemblage des communautés (Jung et al., 2010; Umaña et al., 2015; Worthy et Swenson, 2019). Plus encore, dans un contexte de changement climatique, impactant les conditions abiotiques des habitats mais également la dynamique et la démographie des populations qui les composent, l’importance de la variabilité fonctionnelle en restauration écologique revêt un caractère d’atténuation et de prévention des effets délétères observés et à prévoir (Anderson, 2016).

4.4.4 Perspectives en SDTF à La Réunion

Cette étude constitue l’une des premières étude fonctionnelle appliquée à l’échelle de La Réunion, et plus largement à notre connaissance, dans les Masca-

reignes. Elle apporte ainsi la première caractérisation fonctionnelle d'espèces indigènes dans l'habitat des forêts sèches locales. De plus, cette étude a permis de montrer que les communautés recréées au cours des travaux de restauration écologique de la forêt semi-sèche de La Réunion tendent à revenir vers des compositions et des diversité fonctionnelles équivalentes à celles observées dans les habitats de référence. De plus, bien que leurs effets soient indiscernables à long terme, il est intéressant d'observer que la majorité des effets soit observée dans les deux premières périodes, et tout particulièrement dans la période comprenant la première saison sèche. La composition et la diversité fonctionnelles des communautés à leur plantation montrent une influence sur la survie après cette période critique années, notamment pour la hauteur des plants, la SLA, la LDMC et la FLv_{sup} et la FLv_{ratio} . Ces résultats peuvent être d'une grande aide aux gestionnaires dans le choix d'espèces pour des travaux de restauration dans des habitats similaires, soumis à des conditions environnementales semblables, et également dans la composition des communautés recréées.

Néanmoins, un grand nombre de limitations demeurent. Dans un premier temps, nous avons au cours de ce chapitre uniquement traité de la relation entre traits, composition et diversité fonctionnelle avec la survie de plants. En revanche, intégrer les conditions environnementales à ces analyses et pouvoir déterminer dans quelles conditions abiotiques sélectionner telle valeur de trait, ou telle diversité fonctionnelle, voilà le réel enjeu de l'écologie fonctionnelle appliquée en restauration écologique. Il s'agit en revanche d'une limitation existant pour la majorité des habitats, difficile à mettre en place et à démontrer bien qu'un nombre réduit d'études aient traités ce sujet à leur échelle (e.g. Zirbel et al., 2017; Bordin et Müller, 2019).

Les analyses et le prélèvement des traits à divers stades ont été réalisés sur des individus différents ainsi que dans des sites différents. Bien que les semenciers et les conditions en pépinière soient les mêmes qu'en 2009-2010 et que l'on peut dès lors considérer que la mesure des traits et leur variation sont identiques à celles retrouvées alors, la chronoséquence sur laquelle se base cette étude est réalisée dans des conditions différentes pour chaque stade, avec des conditions environnementales favorables en pépinière et en milieu naturel et conditions globalement limitantes sur les plantations. Il est dès lors difficile de distinguer

les variations strictement ontogéniques de celles associées à une sélection par le filtre environnemental. L'avantage principal de cette méthode est qu'il est alors possible de rendre compte de la variabilité observée « optimale » pour les plantules. D'un point de vue pratique, il s'agit du cas de figure le plus fréquent en revégétalisation. S'il est intéressant de mesurer l'évolution des traits au cours du développement des individus, il est plus déterminant de fonder la planification de la restauration en fonction des valeurs de traits montrées par les espèces au stade plantule afin d'optimiser la dynamique des plantations dans leurs stades les plus critiques.

D'autres traits pourraient être intégrés à ces analyses, étant tout aussi déterminant dans la survie des plants dans les stades précoces des SDTF, comme le spectre économique du bois (en particulier la densité des bois) (Chave et al., 2009). En effet, les traits qui y sont associés permettent notamment des stratégies d'évitement d'embolie, en période de sécheresse, et offrent généralement une corrélation positive avec la survie en milieu sec (O'Brien et al., 2017). Cet ajout de traits devrait s'accompagner d'une caractérisation de groupes fonctionnels fiables. Trop souvent encore, les travaux de restauration ou même les descriptions botaniques reposent sur des groupes écologiques, informatifs, mais principalement biaisés par le fait qu'ils aient été catégorisés dans des habitats déjà dégradés, et ayant perdu de leur fonctionnalité. Bien qu'envisagé au cours de ce chapitre, aucun effet issu des groupes fonctionnels composés à partir des traits au stade plantule n'a pu être dégagé (Fig. A.9).

Enfin pour continuer de valoriser l'utilisation des traits fonctionnels en restauration écologique, il convient de rappeler que l'une des principales menaces pesant sur les habitats naturels, et à plus forte raison sur les SDTF, particulièrement dégradées et généralement fragmentées, est constituée par les espèces exotiques invasives (Dirzo et al., 2011 ; Gillespie et al., 2012 ; Pakeman, 2014). Dans le cas des projets de restauration menés à La Réunion, la lutte contre ces espèces est menée de façon manuelle et ne compte qu'une exception de lutte biologique (*Rubus alceifolius*). L'assemblage de communautés indigènes pouvant contenir ces invasions consiste un but auquel tout gestionnaire aspire. La sélection d'individus indigènes présentant les mêmes valeurs de traits devrait agir comme un phénomène de redondance fonctionnelle, limitant l'installation et

l'expansion des espèces exotiques sur le site (Funk et al., 2008; Vellend, 2016). Cette option n'a pas été encore envisagée à l'échelle locale, mais face aux pressions exercées par des espèces comme *Rhus longipes*, ou *Hiptage benghalensis*, la question mériterait d'être posée et approfondie.

Synthèse générale

Face à la réduction drastique de la **SDTF** de La Réunion, le programme **COREXERUN** a été engagé avant tout par une volonté partagée de conserver dans leur milieu certaines espèces en voie de disparition et de recouvrir un habitat quasi-disparu, ici à l'échelle de l'île de La Réunion. Le programme **COREXERUN** n'a pas été pensé comme une expérimentation scientifique, et donc les actions entreprises n'ont pas été réalisées pour des analyses en facteurs croisés mais plutôt en tenant compte des disponibilités en matériel végétal et des capacités techniques liées à la réalité du terrain. Toutefois notre travail de thèse a permis de dégager des résultats, très utiles pour la compréhension des **SDTF** et leur restauration en milieu insulaire. Ainsi, les analyses que nous avons menés moins de 10 ans après le lancement des opérations sont prometteurs : elles permettent d'étayer les connaissances quant aux méthodes de restauration et aux choix à privilégier dans des projets et des environnements similaires, mais également sur les communautés des **SDTF** en général. Ainsi, au cours de cette thèse, nous avons pu évaluer *(i)* l'influence de différents facteurs auxquels fait face la **restauration** écologique des **SDTF**, *(ii)* les différentes **actions** spécifiques mises en place lors de la phase de **revégétalisation**, *(iii)* l'évaluation du succès de la restauration écologique.

Dans le premier chapitre, nous avons présenté le programme **COREXERUN** et donc le contexte général dans lequel nous avons construit notre travail de thèse. Dans le second chapitre nous avons montré qu'atteindre une composition spécifique équivalente à celle du site de référence est en bonne voie de réalisation, les plantations convergent vers cette composition. Dans ce chapitre nous avons également mis en évidence que la variabilité observée dans la mortalité et la croissance des individus plantés est fonction du choix du site, ainsi que de sa

préparation dans la **revégétalisation**. Bien qu'une convergence de l'ensemble des plantations vers la composition de l'état de **référence** est observée, le site le moins dégradé n'est pas celui où les meilleures performances de la **revégétalisation** sont relevées. L'utilisation d'un état de référence dans le cas du COREXERUN permet de faciliter la sélection des espèces et la mise en perspective des résultats de la restauration.

Dans le troisième chapitre nous nous sommes affranchis des effets de site et de préparation en se focalisant sur les effets locaux, spécifiques et biotiques. Les résultats révèlent que la survie et la croissance des plantations évoluent au cours du temps et varient en fonction des périodes considérées. Si les tendances sont cohérentes avec ce qui est observé dans les forêts sèches en général, à savoir une mortalité plus forte durant la première saison sèche, les facteurs expliquant ces tendances sont difficilement explicités. Les variables abiotiques choisies, bien qu'ayant un effet significatif sur la croissance ainsi que sur la survie, ont peu de poids dans l'explication de la variance observée dans les données. Les variables biotiques montrent des effets précoces sur la dynamique des plants, bien que comparable aux variables abiotiques dans leur poids dans l'explication des données. La plus grande partie de la variabilité observée est d'origine spécifique, et pose alors la question des stratégies écologiques des espèces en réponse à leur environnement.

Dans le quatrième et dernier chapitre, nous avons exploré la corrélation de la survie des plantations et des stratégies écologiques au moyen des **traits** fonctionnels. Une analyse synchronique de trois stades de développement montre une variabilité dans leurs valeurs de traits : les individus plantés ont des valeurs intermédiaires à celles des individus au stade plantule et celles des individus adultes. Les valeurs de traits mesurés sur les plantules montrent des effets significatifs sur la survie six mois après les plantations. Des stratégies généralistes et spécialistes sont également décelés en fonction des traits. Au niveau des communautés, nous montrons que viser certaines valeurs de composition fonctionnelle (hauteur, LDMC, concentration en chlorophylle) particulière à l'aide des valeurs de traits des espèces au stade plantule optimiserait la survie dans les premiers temps après plantation et notamment dans la période la plus critique, soit la première saison sèche.

Implications et apports de la thèse

Les **assemblages** des communautés et leur dynamique temporelle sont particulièrement sensibles aux interactions entre espèces. Bien que les effets de compétition soient également présents aux stades les plus précoces des plantations, les effets de **facilitation** notamment par les espèces **pionnières** semblent avoir un impact positif sur la survie des espèces à croissance lente, **sciaphiles**, soit pour ce programme une majorité d'espèces rares et protégées. La création des communautés multi-spécifiques devrait être favorisée dans les futurs projets de restauration de la SDTF.

La sélection des espèces est une étape primordiale dans les projets de restauration impliquant des actions de **revégétalisation**. Cette thèse s'est concentrée sur la mise en relief des traits favorisant la survie des plantules dans le temps. Giannini et al. (2017) proposent une méthode de sélection d'espèces d'intérêt à l'aide de 10 traits fonctionnels basés sur les attendus des gestionnaires (le caractère endémique, le potentiel effet de **facilitation** (« nurse tree »), etc). Les résultats de cette thèse indiquent qu'une sélection équivalente des espèces sur la base des **traits** relevés en pépinière est possible pour optimiser les performances des plantations. La majorité des traits choisis ici était relativement simple à relever, dans ce contexte l'emploi du Dualex pourrait être favorisé. Certaines limites demeurent dans son utilisation, résultant notamment de sa méthode de mesure de la fluorescence (Cerovic et al., 2012). De plus, les mesures sont liées à l'absorbance épidermique, or chez certaines espèces, les flavonoïdes par exemple sont également présents dans le mésophylle (Agati et Tattini, 2010). Un calibrage par espèce permettrait de valider les estimations de concentration réalisées, mais rendrait l'approche pluri-spécifique plus lourde à mettre en œuvre. Pourtant, dans le choix de traits à sélectionner, l'utilisation du Dualex constitue une méthode facile, rapide et fiable permettant de réaliser des mesures non destructives (Cerovic et al., 2012).

La phase de préparation du site ciblé par la **revégétalisation** est essentielle et bien que répondant à des choix relatifs au terrain en lui-même (déclivité, présence d'espèces indigènes, fonds), la préparation mécanique du site favoriserait une reprise plus lente des espèces invasives, notamment les herbacées et

les fougères, bien que ce phénomène reste à mettre en évidence. En plus d'être un gain de temps, l'utilisation d'engins mécaniques dans le « nettoyage » des parcelles devrait être privilégiée dès que possible. L'avantage souvent attribué à la restauration active est un retour rapide vers un état « acceptable ». Cet objectif est très attendu par les financeurs ainsi que par les différents acteurs d'un programme de restauration. La **revégétalisation** en est un des meilleurs exemples, puisque comme le montrent nos résultats une convergence vers un état de référence est observé, relativement peu de temps après la plantation. Pourtant, Meli et al. (2017) montrent que la majorité des projets impliquant de la restauration **passive** serait plus efficace sur le long terme que la restauration active et ce, à état de dégradation initial équivalent, tout en émettant des réserves quant aux conditions pour lesquelles cette tendance s'applique. Dans notre cas, il aurait été difficile, voire impossible de se contenter de restauration passive.

Le filtre environnemental : un biais théorique mais un outil en restauration

Un des principaux fils conducteurs de cette thèse est l'analyse de la dynamique des plantations comme témoin de l'**assemblage** des communautés soumises à un ensemble de filtres écologiques. Or, dans les faits, il reste difficile de séparer ces différents filtres et de pouvoir appréhender au mieux la contribution des filtres abiotiques par rapport aux filtres biotiques (Kraft et al., 2015; Cadotte et Tucker, 2017). Au cours de cette thèse, beaucoup de nos conclusions allaient dans ce sens : le Chapitre 3, par exemple, conclut que les effets abiotiques sont modulés par les effets biotiques dès les plus jeunes stades après la plantation. Dans le Chapitre 2, nous redémontrons à notre échelle l'influence de l'environnement local sur la survie ainsi que la croissance des plants. Pourtant il nous est alors impossible de conclure sur les origines de cette influence. Par exemple, les plantations réalisées dans un fragment forestier de la **SDTF**, comportant des individus adultes indigènes et donc un environnement jugé préservé, ne montraient pas le plus fort taux de survie. Pourtant ce résultat peut également découler d'une moins bonne efficacité de la préparation manuelle du site en comparaison à la préparation mécanisée. De plus, ce site est en altitude, et donc

soumis à une plus forte pluviométrie que la zone de basse altitude. Derroire et al. (2016) soulignent que les interactions négatives avec les individus établis en SDTF sur la régénération montrent une corrélation positive avec l'atténuation de la dureté des conditions locales : plus la pluviométrie est importante, plus la pression des individus pré-existants impacte négativement le développement et la survie des jeunes plants.

De fait, il est toujours difficile de réellement attribuer telle variable de dynamique des communautés recréées à telle variable de milieu. En revanche, et comme le soulignent Cadotte et Tucker (2017), en restauration, se baser sur cette approche des filtres permet de distinguer des tendances, et dans le cas de la restauration écologique de pouvoir fournir aux gestionnaires des outils dans l'aide à la décision quant aux actions à entreprendre. Dans cette thèse, l'influence des variables abiotiques est par exemple perceptible dans la sélection, au sens de processus évolutif, des valeurs de traits fonctionnels (*e.g.* Chl_{inf} , FLv_{sup}) en conditions limitantes (réduction de la variabilité interspécifique), ou encore dans les performances individuelles, explicitées par les modèles (*i.e.* corrélation négative de la variabilité de la SLA sur la seconde période) (Chap. 4).

Importance des effets biotiques et retour de la résilience en milieu insulaire

Les interactions biotiques ont une importance capitale, associée à une fragilité caractéristique des milieux insulaires (syndrome insulaire). Ponisio et al. (2019) associent la biogéographie aux **assemblages** des communautés et montrent alors que plus une île est isolée, plus les interactions biotiques seront spécialisées. Leur disparition aura ainsi une influence d'autant plus néfaste sur les habitats. Comme c'est le cas pour de nombreux habitats dans le monde, une grande partie des écosystèmes insulaires sont victimes de **fragmentation** (Annexe A ; Cuénin et al., 2019). Leur capacité de **résilience** est souvent perdue depuis longtemps et les espèces qui la composent sont d'autant plus menacées qu'elles dépendaient d'autres espèces aujourd'hui éteintes.

Le cas de *Foetidia mauritiana* illustre bien cet état de fait. Autrefois une des espèces communes de la SDTF de La Réunion, elle est aujourd'hui grandement

menacée de par les activités humaines mais plus encore par son absence de reproduction (Cuénin et al. (2019), Annexe A). Plusieurs facteurs peuvent expliquer cette situation. Ceci serait probablement dû à une réduction drastique des croisements résultant de l'augmentation des distances séparant les individus adultes. Cette réduction dans les croisements entraînerait donc pour cette espèce hermaphrodite des phénomènes d'autopollinisation, conduisant à une faible viabilité des graines. La disparition du pollinisateur indigène supposé de cette espèce, la roussette (*Pteropus niger*) des forêts réunionnaises, empêcherait ainsi la dispersion du pollen sur de longues distances, entraînant de plus forts taux d'autopollinisation. De plus, les graines viables ne germeraient que difficilement car les fruits tombent au pied des arbres mères, formant ainsi des couches épaisses, sans passer par le tractus digestif du seul organisme indigène terrestre potentiellement capable de les digérer, la tortue terrestre locale aujourd'hui disparue (*Cylindrapis borbonica*). Ce seul exemple montre bien la particularité des écosystèmes insulaires. La résilience de ces habitats est fortement dégradé, voire quasi inexistante de nos jours.

L'absence, et l'impossibilité du retour des anciennes interactions étant entendu, il convient de les remplacer, voire de compenser leur absence. L'introduction de tortues des Seychelles (*Aldabrachelys gigantea*) sur l'île Ronde (Maurice) (Voir [Introduction générale](#)) constitue ainsi un bon exemple de la restauration de la fonctionnalité de cette île à l'habitat primaire particulièrement dégradé. En quelques années, une réduction de la pression des espèces herbacées exotiques ainsi qu'une dispersion renouvelée des espèces indigènes menacés, visées par ce projet sont observées (e.g. *Diospyros egrettarum*) (Griffiths et al., 2013).

Conclusion générale

Cette thèse permet une valorisation scientifique des travaux du programme [COREXERUN](#), programme achevé en 2014, avec un suivi allant des premières plantations en 2012 jusqu'au dernier point de suivi en 2017. Cette thèse n'a pas pu analyser tous les données du programme [COREXERUN](#) : nos résultats sont issus d'une partie des actions de restauration et sur un sous-échantillonnage des données qui composent le programme. Néanmoins, en nous appuyant sur

ces données, il nous a été possible d'étayer la connaissance des stades précoces des communautés des SDTF. Ainsi bien que n'offrant pas d'outils « clé en main » pour la restauration écologique, de nombreuses pistes sont ouvertes dans le sens d'une optimisation des choix et des actions prises par les gestionnaires. Les futurs travaux de restauration de la SDTF à La Réunion doivent pourtant continuer de s'inspirer des projets réalisés dans la zone, notamment sur l'île Maurice. La restauration de la fonctionnalité des habitats indigènes devrait ainsi assurer la conservation et la restauration de ces habitats mais également la lutte contre les espèces exotiques envahissantes, la plus grande menace pesant sur les écosystèmes insulaires en général. Néanmoins, l'un des grands messages de cette thèse est que les actions de restauration prises sont préférables à l'attente et à l'inéluctable dégradation des habitats, et que l'analyse scientifique de ces actions participe à l'amélioration et à l'optimisation des programmes de restauration écologique futurs.

Bibliographie

- [1] G. Agati et M. Tattini. *Multiple functional roles of flavonoids in photoprotection*. 2010. DOI : [10.1111/j.1469-8137.2010.03269.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03269.x).
- [2] C. H. Albert, W. Thuiller, N. G. Yoccoz, A. Soudant, F. Boucher, P. Saccone et S. Lavorel. « Intraspecific functional variability : Extent, structure and sources of variation ». In : *Journal of Ecology* 98.3 (2010), p. 604-613. DOI : [10.1111/j.1365-2745.2010.01651.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01651.x).
- [3] K. M. Andersen, B. L. Turner et J. W. Dalling. « Seedling performance trade-Offs influencing habitat filtering along a soil nutrient gradient in a tropical forest ». In : *Ecology* 95.12 (2014), p. 3399-3413. DOI : [10.1890/13-1688.1.sm](https://doi.org/10.1890/13-1688.1.sm).
- [4] J. T. Anderson. « Plant fitness in a rapidly changing world ». In : *New Phytologist* 210.1 (2016), p. 81-87. DOI : [10.1111/nph.13693](https://doi.org/10.1111/nph.13693).
- [5] E. Andivia, J. Madrigal-González, P. Villar-Salvador et M. A. Zavala. « Do adult trees increase conspecific juvenile resilience to recurrent droughts? Implications for forest regeneration ». In : *Ecosphere* 9.6 (2018). DOI : [10.1002/ecs2.2282](https://doi.org/10.1002/ecs2.2282).
- [6] R. Bagchi, P. A. Henrys, P. E. Brown, D. F. R. P. Burslem, P. J. Diggle, C. V. S. Gunatilleke, I. A. U. N. Gunatilleke, A. R. Kassim, R. Law, S. Noor et R. L. Valencia. « and Habitat Associations in Tropical Trees ». In : *Ecology* 92.9 (2011), p. 1723-1729. DOI : [10.1590/0104-1169.3308.2434](https://doi.org/10.1590/0104-1169.3308.2434). arXiv : [17264642](https://arxiv.org/abs/17264642).
- [7] M. Barbé, N. J. Fenton, C. Lavergne, T. Le Péchon, C. Baider et L. D. Gigord. « Changes in lowland dry-forest native and alien plant communities on Réunion Island (Indian Ocean) over 16 years ». In : *Botany* 93.12 (sept. 2015), p. 843-857. DOI : [10.1139/cjb-2015-0112](https://doi.org/10.1139/cjb-2015-0112). URL : <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/cjb-2015-0112> (visité le 10/07/2017).

- [8] D. Bates, M. Mächler, B. M. Bolker et S. C. Walker. « Fitting linear mixed-effects models using lme4 ». In : *Journal of Statistical Software* 67.1 (2015). DOI : [10.18637/jss.v067.i01](https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01). arXiv : [1406.5823](https://arxiv.org/abs/1406.5823).
- [9] D. Bates, D. Sarkar, M. D. Bates et L. Matrix. « The lme4 package ». In : *R package version 2.1* (2007), p. 74.
- [10] F. A. Bazzaz. « Habitat selection in plants ». In : *The American Naturalist* 137 (1991), S116-S130.
- [11] A. J. Belsky. « Influences of trees on savanna productivity : tests of shade, nutrients, and tree-grass competition ». In : *Ecology* 75.4 (1994), p. 922-932.
- [12] R. Bhadouria, P. Srivastava, R. Singh et S. Tripathi. « Tree seedling establishment in dry tropics : an urgent need of interaction studies ». In : *Environment Systems and Decisions* 37.1 (2017), p. 88-100. DOI : [10.1007/s10669-017-9625-x](https://doi.org/10.1007/s10669-017-9625-x).
- [13] R. Blackie, C. Baldauf, D. Gautier, D. Gumbo, H. Kassa, N. Parthasarathy, F. Paumgarten, P. Sola, S. Pulla, P. Waeber et T. Sunderland. « Les forêts tropicales sèches. État des connaissances mondiales et recommandations de recherche pour l'avenir ». In : (2014), p. 41. URL : http://agritrop.cirad.fr/578088/7/ID578088%7B%5C_%7DFr.pdf.
- [14] B. M. Bolker, M. E. Brooks, C. J. Clark, S. W. Geange, J. R. Poulsen, M. H. H. Stevens et J.-S. S. S. White. « Generalized linear mixed models : a practical guide for ecology and evolution ». In : *Trends in ecology & evolution* 24.3 (2009), p. 127-135. DOI : [10.1016/j.tree.2008.10.008](https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.008).
- [15] K. M. Bordin et S. C. Müller. « Drivers of subtropical forest dynamics : The role of functional traits, forest structure and soil variables ». In : *Journal of Vegetation Science* 30.6 (2019), p. 1164-1174. DOI : [10.1111/jvs.12811](https://doi.org/10.1111/jvs.12811).
- [16] A. D. Bradshaw. « Restoration : an acid test for ecology. » In : (1987).
- [17] P. H. S. Brancalion et K. D. Holl. « Functional composition trajectory : A resolution to the debate between Suganuma, Durigan, and Reid ». In : *Restoration Ecology* 24.1 (2016), p. 1-3. DOI : [10.1111/rec.12312](https://doi.org/10.1111/rec.12312).
- [18] L. A. Brudvig. « The restoration of biodiversity : where has research been and where does it need to go? » In : *American journal of botany* 98.3 (2011), p. 549-558.
- [19] T. Cadet. *La végétation de l'île de la Réunion : étude phytoécologique et phytosociologique*. 1977.

- [20] M. W. Cadotte et C. M. Tucker. « Should Environmental Filtering be Abandoned? » In : *Trends in Ecology and Evolution* 32.6 (2017), p. 429-437. DOI : [10.1016/j.tree.2017.03.004](https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.03.004). URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2017.03.004>.
- [21] R. M. Callaway, N. M. Nadkarni et B. E. Mahall. « Facilitation and interference of *Quercus douglasii* on understory productivity in central California ». In : *Ecology* 72.4 (1991), p. 1484-1499.
- [22] B. J. Cardinale, J. E. Duffy, A. Gonzalez, D. U. Hooper, C. Perrings, P. Venail, A. Narwani, G. M. Mace, D. Tilman et D. A. Wardle. « Biodiversity loss and its impact on humanity ». In : *Nature* 486.7401 (2012), p. 59.
- [23] A. Cartelat, Z. G. Cerovic, Y. Goulas, S. Meyer, C. Lelarge, J. L. Prioul, A. Barbottin, M. H. Jeuffroy, P. Gate, G. Agati et I. Moya. « Optically assessed contents of leaf polyphenolics and chlorophyll as indicators of nitrogen deficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.) » In : *Field Crops Research* 91.1 (2005), p. 35-49. DOI : [10.1016/j.fcr.2004.05.002](https://doi.org/10.1016/j.fcr.2004.05.002).
- [24] P. Castro-Díez, A. Pauchard, A. Traveset et M. Vilà. « Linking the impacts of plant invasion on community functional structure and ecosystem properties ». In : *Journal of Vegetation Science* 27.6 (2016), p. 1233-1242. DOI : [10.1111/jvs.12429](https://doi.org/10.1111/jvs.12429).
- [25] Z. G. Cerovic, G. Masdoumier, N. B. Ghazlen et G. Latouche. « A new optical leaf-clip meter for simultaneous non-destructive assessment of leaf chlorophyll and epidermal flavonoids ». In : *Physiologia plantarum* 146.3 (2012), p. 251-260.
- [26] H. Cetinkaya, M. Kulak, M. Karaman, H. S. Karaman et F. Kocer. « Flavonoid Accumulation Behavior in Response to the Abiotic Stress : Can a Uniform Mechanism Be Illustrated for All Plants? » In : *Flavonoids - From Biosynthesis to Human Health* (2017). DOI : [10.5772/68093](https://doi.org/10.5772/68093).
- [27] R. K. Chaturvedi, A. S. Raghubanshi et J. S. Singh. « Plant functional traits with particular reference to tropical deciduous forests : A review ». In : *Journal of Biosciences* 36.5 (2011), p. 963-981. DOI : [10.1007/s12038-011-9159-1](https://doi.org/10.1007/s12038-011-9159-1).
- [28] J. Chave, D. Coomes, S. Jansen, S. L. Lewis, N. G. Swenson et A. E. Zanne. « Towards a worldwide wood economics spectrum ». In : *Ecology Letters* 12.4 (2009), p. 351-366. DOI : [10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x).

- [29] C. Comberti, T. F. Thornton, V. Wylliede Echeverria et T. Patterson. « Ecosystem services or services to ecosystems? Valuing cultivation and reciprocal relationships between humans and ecosystems ». In : *Global Environmental Change* 34 (2015), p. 247-262. DOI : [10.1016/j.gloenvcha.2015.07.007](https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2015.07.007).
- [30] L. S. Comita, S. A. Queenborough, S. J. Murphy, J. L. Eck, K. Xu, M. Krishnadas, N. Beckman et Y. Zhu. « Testing predictions of the Janzen-Connell hypothesis : A meta-analysis of experimental evidence for distance- and density-dependent seed and seedling survival ». In : *Journal of Ecology* 102.4 (2014), p. 845-856. DOI : [10.1111/1365-2745.12232](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12232).
- [31] R. Condit, B. M. J. Engelbrecht, D. Pino, R. Perez et B. L. Turner. « Species distributions in response to individual soil nutrients and seasonal drought across a community of tropical trees ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110.13 (2013), p. 5064-5068. DOI : [10.1073/pnas.1218042110](https://doi.org/10.1073/pnas.1218042110). arXiv : [arXiv : 1408.1149](https://arxiv.org/abs/1408.1149). URL : <http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1218042110>.
- [32] R. D. Cox et V. J. Anderson. « Increasing native diversity of cheatgrass-dominated rangeland through assisted succession ». In : *Rangeland Ecology and Management* 57.2 (2004), p. 203-211.
- [33] N. Cuénin, O. Flores, E. Rivière, G. Lebreton, B. Reynaud et F. Martos. « Great Genetic Diversity but High Selfing Rates and Short-Distance Gene Flow Characterize Populations of a Tree (*Foetidia*; *Lecythidaceae*) in the Fragmented Tropical Dry Forest of the Mascarene Islands ». In : *Journal of Heredity* 110.3 (2019), p. 287-299.
- [34] F. De Bello, S. Lavorel, C. H. Albert, W. Thuiller, K. Grigulis, J. Dolezal, Š. Janeček et J. Lepš. « Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity ». In : *Methods in Ecology and Evolution* 2.2 (2011), p. 163-174. DOI : [10.1111/j.2041-210X.2010.00071.x](https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00071.x).
- [35] G. Derroire, P. C. Oden et J. Healey. « The Effects of Established Trees on Woody Regeneration During Secondary Succession in Tropical Dry Forests The Effects of Established Trees on Woody Regeneration during Secondary Succession in Tropical Dry Forests ». In : 48.May (2016), p. 290-300. DOI : [10.1111/btp.12287](https://doi.org/10.1111/btp.12287).
- [36] J. Diamond. « Easter Island Revisited ». In : *Science* 317.5845 (sept. 2007), 1692 LP -1694. DOI : [10.1126/science.1138442](https://doi.org/10.1126/science.1138442). URL : <http://science.sciencemag.org/content/317/5845/1692.abstract>.

- [37] J. M. Diamond et M. S. Ross. « Canopy gaps do not help establish pioneer species in a South Florida dry forest ». In : *Journal of Tropical Ecology* 32.2 (2016), p. 107-115. DOI : [10.1017/S0266467416000109](https://doi.org/10.1017/S0266467416000109).
- [38] S. Diaz, M. Cabido et F. Casanoves. « Plant functional traits and environmental filters at a regional scale ». In : *Journal of Vegetation Science* 9.1 (1998), p. 113-122. DOI : [10.2307/3237229](https://doi.org/10.2307/3237229).
- [39] R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney et G. Ceballos. *Seasonally dry tropical forests : ecology and conservation*. Island Press, 2011.
- [40] E. Douwes, M. Rouget, N. Diederichs, S. O'Donoghue, K. Roy et D. Roberts. « The buffelsdraai landfill site community reforestation project ». In : *Unasylva* 67.247-248 (2016), p. 12-19.
- [41] B. M. Engelbrecht, L. S. Comita, R. Condit, T. A. Kursar, M. T. Tyree, B. L. Turner et S. P. Hubbell. « Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests ». In : *Nature* 447.7140 (2007), p. 80-82. DOI : [10.1038/nature05747](https://doi.org/10.1038/nature05747). arXiv : [t8jd4qr3m](https://arxiv.org/abs/t8jd4qr3m) [13960].
- [42] B. M. Engelbrecht, J. W. Dalling, T. R. Pearson, R. L. Wolf, D. A. Gálvez, T. Koehler, M. T. Tyree et T. A. Kursar. « Short dry spells in the wet season increase mortality of tropical pioneer seedlings ». In : *Oecologia* 148.2 (2006), p. 258-269. DOI : [10.1007/s00442-006-0368-5](https://doi.org/10.1007/s00442-006-0368-5).
- [43] M. Fagundes, W. Weisser et G. Ganade. « The role of nurse successional stages on species-specific facilitation in drylands : Nurse traits and facilitation skills ». In : *Ecology and Evolution* 8.10 (2018), p. 5173-5184. DOI : [10.1002/ece3.3962](https://doi.org/10.1002/ece3.3962).
- [44] F. B. Florens. « Conservation in Mauritius and Rodrigues : Challenges and Achievements from Two Ecologically Devastated Oceanic Islands ». In : *Conservation Biology : Voices from the Tropics* July 2013 (2013), p. 40-50. DOI : [10.1002/9781118679838.ch6](https://doi.org/10.1002/9781118679838.ch6).
- [45] J. A. Foley, R. DeFries, G. P. Asner, C. Barford, G. Bonan, S. R. Carpenter, F. S. Chapin, M. T. Coe, G. C. Daily et H. K. Gibbs. « Global consequences of land use ». In : *science* 309.5734 (2005), p. 570-574.
- [46] C. Folke, S. Carpenter, B. Walker, M. Scheffer, T. Elmqvist, L. Gunderson et C. S. Holling. « Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management ». In : *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35 (2004), p. 557-581. DOI : [10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105711](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105711).

- [47] J. L. Funk, E. E. Cleland, K. N. Suding et E. S. Zavaleta. « Restoration through reassembly : plant traits and invasion resistance ». In : *Trends in Ecology and Evolution* 23.12 (2008), p. 695-703. DOI : [10.1016/j.tree.2008.07.013](https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.07.013).
- [48] J. L. Funk, J. E. Larson, G. M. Ames, B. J. Butterfield, J. Cavender-Bares, J. Firn, D. C. Laughlin, A. E. Sutton-Grier, L. Williams et J. Wright. « Revisiting the Holy Grail : using plant functional traits to understand ecological processes ». In : *Biological Reviews* 92.2 (2017), p. 1156-1173. DOI : [10.1111/brv.12275](https://doi.org/10.1111/brv.12275). URL : <http://doi.wiley.com/10.1111/brv.12275>.
- [49] G. D. Gann, T. McDonald, B. Walder, J. Aronson, C. R. Nelson, J. Jonson, J. G. Hallett, C. Eisenberg, M. R. Guariguata, J. Liu, F. Hua, C. Echeverría, E. Gonzales, N. Shaw, K. Decler et K. W. Dixon. « International principles and standards for the practice of ecological restoration. Second edition ». In : *Restoration Ecology* 27.S1 (2019), S1-S46. DOI : [10.1111/rec.13035](https://doi.org/10.1111/rec.13035).
- [50] R. Gardiner, L. P. Shoo et J. M. Dwyer. « Look to seedling heights, rather than functional traits, to explain survival during extreme heat stress in the early stages of subtropical rainforest restoration ». In : *Journal of Applied Ecology* 56.12 (2019), p. 2687-2697. DOI : [10.1111/1365-2664.13505](https://doi.org/10.1111/1365-2664.13505).
- [51] E. Garnier, J. Cortez, G. Billès, M. L. Navas, C. Roumet, M. Debussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, A. Bellmann, C. Neill et J. P. Tousseint. « Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession ». In : *Ecology* 85.9 (2004), p. 2630-2637. DOI : [10.1890/03-0799](https://doi.org/10.1890/03-0799). arXiv : [arXiv:1011.1669v3](https://arxiv.org/abs/1011.1669v3).
- [52] E. Garnier, M.-L. Navas et K. Grigulis. *Plant functional diversity : organism traits, community structure, and ecosystem properties*. Oxford University Press, 2016.
- [53] A. Gelman et I. Pardoe. « Bayesian measures of explained variance and pooling in multilevel (hierarchical) models ». In : *Technometrics* 48.2 (2006), p. 241-251.
- [54] E. Gerber, C. Krebs, C. Murrell, M. Moretti, R. Rocklin et U. Schaffner. « Exotic invasive knotweeds (*Fallopia* spp.) negatively affect native plant and invertebrate assemblages in European riparian habitats ». In : *Biological Conservation* 141.3 (2008), p. 646-654. DOI : [10.1016/j.biocon.2007.12.009](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.12.009).

- [55] T. C. Giannini, A. M. Giulletti, R. M. Harley, P. L. Viana, R. Jaffe, R. Alves, C. E. Pinto, N. F. O. Mota, C. F. Caldeira, V. L. Imperatriz-Fonseca, A. E. Furtini et J. O. Siqueira. « Selecting plant species for practical restoration of degraded lands using a multiple-trait approach ». In : *Austral Ecology* 42.5 (2017), p. 510-521. DOI : [10.1111/aec.12470](https://doi.org/10.1111/aec.12470). URL : <http://doi.wiley.com/10.1111/aec.12470>.
- [56] L. Gigord, F. Picot et J. A. Shykoff. « Effects of habitat fragmentation on *Dombeya acutangula* (Sterculiaceae), a native tree on La Réunion (Indian Ocean) ». In : *Biological Conservation* 88.1 (1999), p. 43-51. DOI : [10.1016/S0006-3207\(98\)00092-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(98)00092-5). URL : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320798000925> (visité le 24/03/2016).
- [57] T. W. Gillespie, B. Lipkin, L. Sullivan, D. R. Benowitz, S. Pau et G. Keppel. « The rarest and least protected forests in biodiversity hotspots ». In : *Biodiversity and Conservation* 21.14 (2012), p. 3597-3611. DOI : [10.1007/s10531-012-0384-1](https://doi.org/10.1007/s10531-012-0384-1).
- [58] Y. Goulas, Z. G. Cerovic, A. Cartelat et I. Moya. « Dualex : a new instrument for field measurements of epidermal ultraviolet absorbance by chlorophyll fluorescence ». In : *Applied Optics* 43.23 (2004), p. 4488-4496.
- [59] C. J. Griffiths, N. Zuël, C. G. Jones, Z. Ahamud et S. Harris. « Assessing the potential to restore historic grazing ecosystems with tortoise ecological replacements ». In : *Conservation Biology* 27.4 (2013), p. 690-700. DOI : [10.1111/cobi.12087](https://doi.org/10.1111/cobi.12087).
- [60] H. P. Griscom, B. W. Griscom et M. S. Ashton. « Forest regeneration from pasture in the dry tropics of Panama : Effects of cattle, exotic grass, and forested riparia ». In : *Restoration Ecology* 17.1 (2009), p. 117-126. DOI : [10.1111/j.1526-100X.2007.00342.x](https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00342.x).
- [61] N. M. Haddad, L. a. Brudvig, J. Clobert, K. F. Davies, A. Gonzalez, R. D. Holt, T. E. Lovejoy, J. O. Sexton, M. P. Austin, C. D. Collins, W. M. Cook, E. I. Damschen, R. M. Ewers, B. L. Foster, C. N. Jenkins, a. J. King, W. F. Laurance, D. J. Levey, C. R. Margules, B. a. Melbourne, a. O. Nicholls, J. L. Orrock, D.-X. Song et J. R. Townshend. « Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems ». In : *Science Advances* 1.2 (2015), p. 1-9. DOI : [10.1126/sciadv.1500052](https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052). URL : <http://advances.sciencemag.org/content/1/2/e1500052.abstract>.
- [62] M. Hawkesford, W. Horst, T. Kichey, H. Lambers, J. Schjoerring, I. S. Møller et P. White. « Functions of macronutrients ». In : *Marschner's mineral nutrition of higher plants*. Elsevier, 2012, p. 135-189.

- [63] P. Hedberg, P. Saetre, S. Sundberg, H. Rydin et W. Kotowski. « A functional trait approach to fen restoration analysis ». In : *Applied Vegetation Science* 16.4 (2013), p. 658-666. DOI : [10.1111/avsc.12042](https://doi.org/10.1111/avsc.12042).
- [64] L. R. Holdridge. « Life zone ecology ». English. In : (rev. ed.) (1967), 206 pp.
- [65] K. D. Holl et T. M. Aide. « When and where to actively restore ecosystems? » In : *Forest Ecology and Management* 261.10 (2011), p. 1558-1563. DOI : [10.1016/j.foreco.2010.07.004](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.004). URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.004>.
- [66] K. D. Holl. « Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture ». In : *Journal of Ecology* 90.1 (2002), p. 179-187.
- [67] K. D. Holl. « Restoration of tropical forests ». In : *Restoration Ecology : The New Frontier*, (2012), p. 103-114.
- [68] M. Holmgren, M. Scheffer et M. A. Huston. « The interplay of facilitation and competition in plant communities ». In : *Ecology* 78.7 (1997), p. 1966-1975.
- [69] L. Humeau, T. Pailler et J. D. Thompson. « Cryptic dioecy and leaky dioecy in endemic species of *Dombeya* (Sterculiaceae) on La Réunion ». In : *Evolutionary Ecology* 86.10 (1999), p. 1437-1447.
- [70] D. Janzen. « Tropical dry forests ». In : ... *Most Endangered Major Tropical Ecosystem, Pp en : ...* 24.1 (1988), p. 1767-1775.
- [71] H. P. Jones et O. J. Schmitz. « Rapid recovery of damaged ecosystems ». In : *PLoS ONE* 4.5 (2009). DOI : [10.1371/journal.pone.0005653](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0005653).
- [72] L. Jost. « Entropy and diversity ». In : *Oikos* 113.2 (2006), p. 363-375. DOI : [10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x](https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x).
- [73] V. Jung, C. Violle, C. Mondy, L. Hoffmann et S. Muller. « Intraspecific variability and trait-based community assembly ». In : *Journal of Ecology* 98.5 (2010), p. 1134-1140. DOI : [10.1111/j.1365-2745.2010.01687.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01687.x).
- [74] M. Kalacska, G. A. Sanchez-azofeifa, J. C. Calvo-alvarado et M. Quesada. « Species composition , similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest ». In : *Forest Ecology and Management* 200 (2004), p. 227-247. DOI : [10.1016/j.foreco.2004.07.001](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.001).
- [75] E. Khurana et J. S. Singh. « Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest : A review ». In : *Environmental Conservation* 28.1 (2001), p. 39-52. DOI : [10.1017/S0376892901000042](https://doi.org/10.1017/S0376892901000042).

- [76] K. Kiehl, A. Kirmer, T. W. Donath, L. Rasran et N. Hölzel. « Species introduction in restoration projects—Evaluation of different techniques for the establishment of semi-natural grasslands in Central and Northwestern Europe ». In : *Basic and Applied Ecology* 11.4 (2010), p. 285-299.
- [77] G. Kier, H. Kreft, M. L. Tien, W. Jetz, P. L. Ibsch, C. Nowicki, J. Mutke et W. Barthlott. « A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106.23 (2009), p. 9322-9327. DOI : [10.1073/pnas.0810306106](https://doi.org/10.1073/pnas.0810306106).
- [78] N. J. Kraft, P. B. Adler, O. Godoy, E. C. James, S. Fuller et J. M. Levine. « Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor ». In : *Functional Ecology* 29.5 (2015), p. 592-599. DOI : [10.1111/1365-2435.12345](https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345). arXiv : [arXiv:1011.1669v3](https://arxiv.org/abs/1011.1669v3).
- [79] P. S. Lake. « Resistance, Resilience and Restoration ». In : *Ecological Management and Restoration* 14.1 (2013), p. 20-24. DOI : [10.1111/emr.12016](https://doi.org/10.1111/emr.12016).
- [80] E. Laliberte et P. Legendre. « A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits ». In : *Ecology* 91.1 (2010), p. 299-305. DOI : [10.1890/08-2244.1](https://doi.org/10.1890/08-2244.1).
- [81] D. C. Laughlin, R. T. Strahan, P. B. Adler et M. M. Moore. « Survival rates indicate that correlations between community-weighted mean traits and environments can be unreliable estimates of the adaptive value of traits ». In : *Ecology Letters* 21.3 (2018), p. 411-421. DOI : [10.1111/ele.12914](https://doi.org/10.1111/ele.12914).
- [82] D. C. Laughlin, R. T. Strahan, D. W. Huffman et A. J. Sánchez Meador. « Using trait-based ecology to restore resilient ecosystems : historical conditions and the future of montane forests in western North America ». In : *Restoration Ecology* 25.December (2017), S135-S146. DOI : [10.1111/rec.12342](https://doi.org/10.1111/rec.12342).
- [83] D. C. Laughlin, R. T. Strahan, M. M. Moore, P. Z. Fulé, D. W. Huffman et W. W. Covington. « The hierarchy of predictability in ecological restoration : Are vegetation structure and functional diversity more predictable than community composition? » In : *Journal of Applied Ecology* (2017), p. 1058-1069. DOI : [10.1111/1365-2664.12935](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12935).
- [84] E. Lebrija-trejos, E. A. Pérez-garcía, J. A. Meave, F. Bongers et L. Poorter. « Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system Published by : Ecological Society of America Functional traits and environmental drive community filtering in a species-rich tropical system assembly ». In : *Ecology* 91.2 (2010), p. 386-398. DOI : [10.1890/08-1449.1](https://doi.org/10.1890/08-1449.1).

- [85] S. L. Lewis, O. L. Phillips, D. Sheil, B. Vinceti, T. R. Baker, S. Brown, A. W. Graham, N. Higuchi, D. W. Hilbert, W. F. Laurance, J. Lejoly, Y. Malhi, A. Monteagudo, P. N. Vargas, B. Sonké, M. N. Nur Supardi, J. W. Terborgh, R. V. Martínez, L. Simon L, P. Oliver L, S. Douglas, V. Barbara, B. Timothy R, B. Sandra, G. Andrew W, H. Niro, H. David W, L. William F, L. Jean, M. Yadvinder, M. Abel, V. Percy NÚÑEZ, S. Bonaventure, M.N, T. John W et M. Rodolfo VÁSquez. « Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates : calculation, interpretation and comparison when census intervals vary ». In : *Journal of Ecology* 92.6 (2004), p. 929-944. DOI : [10.1111/j.0022-0477.2004.00923.x](https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00923.x). URL : <http://dx.doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00923.x>.
- [86] M. C. Marques et D. F. Burslem. « Multiple stage recruitment limitation and density dependence effects in two tropical forests ». In : *Plant Ecology* 216.9 (2015), p. 1243-1255. DOI : [10.1007/s11258-015-0505-5](https://doi.org/10.1007/s11258-015-0505-5).
- [87] S. V. Martins. « Alternative Forest Restoration Techniques ». In : *New Perspectives in Forest Science* (2018), p. 131. DOI : [10.5772/intechopen.72908](https://doi.org/10.5772/intechopen.72908).
- [88] F. Maturo et T. Di Battista. « A functional approach to Hill's numbers for assessing changes in species variety of ecological communities over time ». In : *Ecological Indicators* 84.May 2017 (2018), p. 70-81. DOI : [10.1016/j.ecolind.2017.08.016](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.08.016). URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.08.016>.
- [89] M. Maunder. « Conservation of the extinct Toromiro Tree, *Sophora toromiro* ». In : *Curtis's Botanical Magazine* 14.4 (nov. 1997), p. 226-231. DOI : [10.1111/1467-8748.00113](https://doi.org/10.1111/1467-8748.00113). URL : <https://doi.org/10.1111/1467-8748.00113>.
- [90] J. R. Mauremootoo, I. Watt et C. V. Towner-Mauremootoo. « State of the Hotspots - Mauritius Institutional Conservation Capacity. » In : *Conservation International State of the Hotspots : Madagascar {&} Indian Ocean Islands*. November (2003), p. 1-65. DOI : [10.13140/RG.2.1.4421.1924](https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4421.1924).
- [91] K. P. McLaren et M. A. McDonald. « The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica ». In : *Forest Ecology and Management* 183.1-3 (2003), p. 61-75. DOI : [10.1016/S0378-1127\(03\)00100-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00100-2).
- [92] a. C. Medeiros, E. I. V. Allmen et C. G. Chimera. « Dry forest restoration and unassisted native tree seedling recruitment at Auwahi, Maui ». In : *Pacific Science* 68.1 (2014), p. 33-45. DOI : [10.2984/68.1.3](https://doi.org/10.2984/68.1.3).

- [93] P. Meli, K. D. Holl, J. M. R. Benayas, H. P. Jones, P. C. Jones, D. Montoya et D. M. Mateos. « A global review of past land use, climate, and active vs. passive restoration effects on forest recovery ». In : *PLoS ONE* 12.2 (2017), p. 1-17. doi : [10.1371/journal.pone.0171368](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171368).
- [94] J. C. Menaut, M. Lepage et L. Abbadie. *Savannas, woodlands, and dry forests in Africa*. In 'Seasonally Dry Tropical Forests'. (Eds SH Bullock, HA Mooney, E Medina) pp. 64–92. 1995.
- [95] H. L. Menninger et M. A. Palmer. « Restoring ecological communities : from theory to practice ». In : *Foundations of restoration ecology* (2006), p. 88-112.
- [96] T. S. Michelan, S. M. Thomaz, F. M. Bando et L. M. Bini. « Competitive effects hinder the recolonization of native species in environments densely occupied by one invasive exotic species ». In : *Frontiers in Plant Science* 9 (2018), p. 1261.
- [97] A. Moline. « Tropical dry forest restoration in the Guanacaste Conservation Area , Costa Rica ». In : *Restoration and Reclamation Review* 4.4 (1999), p. 1-7.
- [98] P. G. Murphy, A. E. Lugo, S. H. Bullock, H. A. Mooney et E. Medina. « Seasonally dry tropical forests ». In : (1995).
- [99] P. G. Murphy et A. E. Lugo. « Ecology of tropical dry forest. » In : *Annual review of ecology and systematics*. Vol. 17 (1986), p. 67-88.
- [100] S. Nakagawa et H. Schielzeth. « A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models ». In : *Methods in Ecology and Evolution* 4.2 (2013), p. 133-142. doi : [10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x](https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x). arXiv : [2746](https://arxiv.org/abs/2746).
- [101] P. S. Nobel. « Temperature, water availability, and nutrient levels at various soil depths-consequences for shallow-rooted desert succulents, including nurse plant effects ». In : *American Journal of Botany* 76.10 (1989), p. 1486-1492.
- [102] S. J. Norder, A. C. Seijmonsbergen, S. D. Rughooputh, E. E. van Loon, V. Tatayah, A. T. Kamminga et K. F. Rijdsdijk. « Assessing temporal couplings in social–ecological island systems : Historical deforestation and soil loss on Mauritius (Indian Ocean) ». In : *Ecology and Society* 22.1 (2017). doi : [10.5751/ES-09073-220129](https://doi.org/10.5751/ES-09073-220129).

- [103] S. G. North, D. J. Bullock et M. E. Dulloo. « Changes in the vegetation and reptile populations on Round Island, Mauritius, following eradication of rabbits ». In : *Biological Conservation* 67.1 (1994), p. 21-28. DOI : [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(94\)90004-3](https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)90004-3). URL : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0006320794900043>.
- [104] M. J. O'Brien, B. Engelbrecht, J. Joswig, G. Pereyra, B. Schuldt, S. Jansen, J. Kattge, S. Landhäusser, S. Levick, Y. Preisler, P. Väänänen et C. Macinnis-Ng. « A synthesis of tree functional traits related to drought-induced mortality in forests across climatic zones ». In : *Journal of Applied Ecology* (2017), Accepted. DOI : [10.1111/1365-2664.12874](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12874).
- [105] J. Oksanen, F. G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlinn, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson et P. Solymos. *vegan : Community Ecology Package. R package version 2.5-2*. 2018. 2018.
- [106] R. Ostertag, L. Warman, S. Cordell et P. M. Vitousek. « Using plant functional traits to restore Hawaiian rainforest ». In : *Journal of Applied Ecology* 52.4 (2015), p. 805-809. DOI : [10.1111/1365-2664.12413](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12413).
- [107] F. M. Padilla et F. I. Pugnaire. « The role of nurse plants in the restoration of degraded environments the restoration of degraded environments ». In : *Frontiers in Ecology and the Environment* 4.4 (2006), p. 196-202. DOI : [10.1890/1540-9295\(2006\)004\[0196:TRONPI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2006)004[0196:TRONPI]2.0.CO;2).
- [108] F. M. Padilla, R. Ortega, J. Sánchez et F. I. Pugnaire. « Rethinking species selection for restoration of arid shrublands ». In : *Basic and Applied Ecology* 10.7 (2009), p. 640-647. DOI : [10.1016/j.baae.2009.03.003](https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.03.003).
- [109] R. J. Pakeman. « Functional trait metrics are sensitive to the completeness of the species' trait data? ». In : *Methods in Ecology and Evolution* 5.1 (2014), p. 9-15. DOI : [10.1111/2041-210X.12136](https://doi.org/10.1111/2041-210X.12136).
- [110] M. A. Palmer, J. B. Zedler et D. A. Falk. « Ecological theory and restoration ecology ». In : *Foundations of restoration ecology*. Springer, 2016, p. 3-26.
- [111] G. T. Pecl, M. B. Araújo, J. D. Bell, J. Blanchard, T. C. Bonebrake, I. C. Chen, T. D. Clark, R. K. Colwell, F. Danielsen, B. Evengård, L. Falconi, S. Ferrier, S. Frusher, R. A. Garcia, R. B. Griffis, A. J. Hobday, C. Janion-Scheepers, M. A. Jarzyna, S. Jennings, J. Lenoir, H. I. Linnetved, V. Y. Martin, P. C. McCormack, J. McDonald, N. J. Mitchell, T. Mustonen, J. M. Pandolfi, N. Pettorelli, E. Popova, S. A. Robinson, B. R. Scheffers, J. D. Shaw, C. J. Sorte, J. M. Strugnell, J. M. Sunday, M. N. Tuanmu, A. Vergés, C. Villanueva, T. Wernberg, E. Wapstra et S. E. Williams. « Biodiversity redistribution under climate change : Impacts on ecosystems and human well-being ». In : *Science* 355.6332 (2017). DOI : [10.1126/science.aai9214](https://doi.org/10.1126/science.aai9214).

- [112] R. T. Pennington, M. Lavin et A. Oliveira-Filho. « Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics : Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests ». In : *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40.1 (2009), p. 437-457. DOI : [10.1146/annurev.ecolsys.110308.120327](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120327). URL : <http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120327>.
- [113] N. Pérez-Harguindeguy, S. Diaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. Bret-Harte, W. K. Cornwell, J. M. Craine, D. E. Gurvich, C. Urcelay, E. J. Veneklaas, P. B. Reich, L. Poorter, I. J. Wright, Etc., P. Ray, Etc., S. Díaz, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. Bret-Harte, W. K. Cornwell, J. M. Craine, D. E. Gurvich, C. Urcelay, E. J. Veneklaas, P. B. Reich, L. Poorter, I. J. Wright, P. Ray, L. Enrico, J. G. Pausas, A. C. de Vos, N. Buchmann, G. Funes, F. Quétier, J. G. Hodgson, K. Thompson, H. D. Morgan, H. ter Steege, M. G. A. van der Heijden, L. Sack, B. Blonder, P. Poschlod, M. V. Vaieretti, G. Conti, A. C. Staver, S. Aquino et J. H. C. Cornelissen. « New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide ». In : *Australian Journal of Botany* 61.34 (2013), p. 167-234. DOI : <http://dx.doi.org/10.1071/BT12225>. URL : http://www.uv.es/jgpausas/papers/PerezHarguindeguy-2013-AJB%7B%5C_%7Dtraits-handbook2.pdf.
- [114] L. C. Ponisio, F. S. Valdovinos, K. T. Allhoff, M. P. Gaiarsa, A. Barner, P. R. Guimarães, D. H. Hembry, B. Morrison et R. Gillespie. « A network perspective for community assembly ». In : *Frontiers in Ecology and Evolution* 7.APR (2019). DOI : [10.3389/fevo.2019.00103](https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00103).
- [115] R. M. Pringle. « Upgrading protected areas to conserve wild biodiversity ». In : *Nature* 546.7656 (2017), p. 91-99. DOI : [10.1038/nature22902](https://doi.org/10.1038/nature22902).
- [116] V. Raavel, C. Violle et F. Munoz. « Mechanisms of ecological succession : Insights from plant functional strategies ». In : *Oikos* 121.11 (2012), p. 1761-1770. DOI : [10.1111/j.1600-0706.2012.20261.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20261.x).
- [117] L. K. Reynolds, K. J. McGlathery et M. Waycott. « Genetic diversity enhances restoration success by augmenting ecosystem services ». In : *PLoS ONE* 7.6 (2012), p. 1-7. DOI : [10.1371/journal.pone.0038397](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038397).
- [118] N. Rüger, L. S. Comita, R. Condit, D. Purves, B. Rosenbaum, M. D. Visser, S. J. Wright et C. Wirth. « Beyond the fast-slow continuum : demographic dimensions structuring a tropical tree community ». In : *Ecology letters* 21.7 (2018), p. 1075-1084.

- [119] B. Sandel, J. D. Corbin et M. Krupa. « Using plant functional traits to guide restoration : A case study in California coastal grassland ». In : *Ecosphere* 2.2 (2011), art23. DOI : [10.1890/ES10-00175.1](https://doi.org/10.1890/ES10-00175.1). URL : <http://doi.wiley.com/10.1890/ES10-00175.1>.
- [120] J.-M. Sarrailh, S. Baret, E. Riviere et T. Le Bourgeois. « Arbo-Run V. 1 : arbres et arbustes indigènes de la Réunion ». In : (2007).
- [121] J.-m. Sarrailh et T. Madaule. « Étude de la forêt semi-sèche de la Réunion : application à la réhabilitation de la flore indigène ». In : *Bois et Forêts des Tropiques* 295.2 (2008), p. 57-69.
- [122] S. f. E. R. I. S.
bibinitperiod P. W. SER. « The Society for Ecological Restoration International Primer on Ecological Restoration ». In : *Ecological Restoration* 2.2 (2004), p. 206-207. DOI : [S34](https://doi.org/10.1007/s10531-004-0258-2).
- [123] D. Sheil, D. F. R. P. Burslem et D. Alder. « The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures ». In : *Journal of Ecology* (1995), p. 331-333.
- [124] D. Strasberg, M. Rouget, D. M. Richardson, S. Baret, J. Dupont et R. M. Cowling. « An Assessment of habitat diversity and transformation on La Réunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a basis for identifying broad-scale conservation priorities ». In : *Biodiversity and Conservation* 14.12 (2005), p. 3015-3032. DOI : [10.1007/s10531-004-0258-2](https://doi.org/10.1007/s10531-004-0258-2).
- [125] K. N. Suding. « Toward an Era of Restoration in Ecology : Successes, Failures, and Opportunities Ahead ». In : *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42.1 (2011), p. 465-487. DOI : [10.1146/annurev-ecolsys-102710-145115](https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145115). URL : <http://www.annualreviews.org/eprint/MM7kFxz6fePWaEKeG9/full/>.
- [126] V. M. Temperton, R. J. Hobbs, T. Nuttle et S. Halle. *Assembly rules and restoration ecology : bridging the gap between theory and practice*. T. 5. Island Press, 2004.
- [127] J. M. Thaxton, S. Cordell, R. J. Cabin et D. R. Sandquist. « Non-native grass removal and shade increase soil moisture and seedling performance during hawaiian dry forest restoration ». In : *Restoration Ecology* 20.4 (2012), p. 475-482. DOI : [10.1111/j.1526-100X.2011.00793.x](https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2011.00793.x).
- [128] P. Török et A. Helm. « Ecological theory provides strong support for habitat restoration ». In : *Biological Conservation* 206.i (2017), p. 85-91. DOI : [10.1016/j.biocon.2016.12.024](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.12.024). URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2016.12.024>.

- [129] D. K. Tripathi, V. P. Singh, D. K. Chauhan, S. M. Prasad et N. K. Dubey. « Role of macronutrients in plant growth and acclimation : recent advances and future prospective ». In : *Improvement of crops in the era of climatic changes*. Springer, 2014, p. 197-216.
- [130] UICN France. « La Liste rouge des espèces menacées en France ». In : *Muséum d'histoire naturelle* (2015), p. 12.
- [131] M. N. Umaña, C. Zhang, M. Cao, L. Lin et N. G. Swenson. « Commonness, rarity, and intraspecific variation in traits and performance in tropical tree seedlings ». In : *Ecology Letters* 18.12 (2015), p. 1329-1337. DOI : [10.1111/eLe.12527](https://doi.org/10.1111/eLe.12527).
- [132] M. Uriarte, N. G. Swenson, R. L. Chazdon, L. S. Comita, W. John Kress, D. Erickson, J. Forero-Montaña, J. K. Zimmerman et J. Thompson. « Trait similarity, shared ancestry and the structure of neighbourhood interactions in a subtropical wet forest : Implications for community assembly ». In : *Ecology Letters* 13.12 (2010), p. 1503-1514. DOI : [10.1111/j.1461-0248.2010.01541.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01541.x).
- [133] A. G. van der Valk. « Succession in wetlands : a gleasonian approach ». In : *Ecology* 62.3 (1981), p. 688-696.
- [134] M. Vellend. *The Theory of Ecological Communities*. 2016. DOI : [10.1016/B978-0-7234-5558-5.00001-4](https://doi.org/10.1016/B978-0-7234-5558-5.00001-4). arXiv : [arXiv:1011.1669v3](https://arxiv.org/abs/1011.1669v3).
- [135] D. L. M. Vieira et A. Scariot. « Effects of logging, liana tangles and pasture on seed fate of dry forest tree species in Central Brazil ». In : *Forest Ecology and Management* 230.1-3 (2006), p. 197-205.
- [136] S. Villéger, N. W. H. Mason et D. Mouillot. « New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology Published by : Ecological Society of America content in a trusted digital archive . We use information technology and tools to increase productivity and f ». In : *Ecology* 89.8 (2008), p. 2290-2301.
- [137] C. Violle, M. L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel et E. Garnier. « Let the concept of trait be functional! ». In : *Oikos* 116.5 (2007), p. 882-892. DOI : [10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x](https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x).
- [138] C. E. Wainwright, T. L. Staples, L. S. Charles, T. C. Flanagan, H. R. Lai, X. Loy, V. A. Reynolds et M. M. Mayfield. « Links between community ecology theory and ecological restoration are on the rise ». In : *Journal of Applied Ecology* 55.2 (2018), p. 570-581. DOI : [10.1111/1365-2664.12975](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12975).

- [139] S. E. van Wieren. « Reintroductions : learning from successes and failures ». In : *Restoration ecology : the new frontier*. Wiley, Hoboken (2012), p. 87-100. DOI : [10.1002/9781118223130.ch8](https://doi.org/10.1002/9781118223130.ch8).
- [140] F. I. Woodward et A. D. Diament. « Functional approaches to predicting the ecological effects of global change ». In : *Functional Ecology* 5.2 (1991), p. 202-212.
- [141] S. J. Worthy et N. G. Swenson. « Functional perspectives on tropical tree demography and forest dynamics ». In : *Ecological Processes* 8.1 (2019), p. 1-11. DOI : [10.1186/s13717-018-0154-4](https://doi.org/10.1186/s13717-018-0154-4).
- [142] I. J. Wright, P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J. H. Cornellssen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M. L. Navas, Ü. Niinemets, J. Oleksyn, H. Osada, H. Poorter, P. Pool, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas et R. Villar. « The worldwide leaf economics spectrum ». In : *Nature* 428.6985 (2004), p. 821-827. DOI : [10.1038/nature02403](https://doi.org/10.1038/nature02403).
- [143] S. J. Wright, K. Kitajima, N. J. B. Kraft, P. B. Reich, I. J. Wright, D. E. Bunker, R. Condit, J. W. Dalling, S. J. Davies, S. Diàz, B. M. J. Engelbrecht, K. E. Harms, S. P. Hubbell, C. O. Marks, M. C. Ruiz-Jaen, C. M. Salvador et A. E. Zanne. « Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees ». In : *Ecology* 91.12 (2010), p. 3664-3674.
- [144] Y. Zhu, S. A. Queenborough, R. Condit, S. P. Hubbell, K. P. Ma et L. S. Comita. « Density-dependent survival varies with species life-history strategy in a tropical forest ». In : *Ecology Letters* 21.4 (2018), p. 506-515. DOI : [10.1111/ele.12915](https://doi.org/10.1111/ele.12915).
- [145] Y. Zhu, L. S. Comita, S. P. Hubbell et K. Ma. « Conspecific and phylogenetic density-dependent survival differs across life stages in a tropical forest ». In : *Journal of Ecology* 103.4 (2015), p. 957-966. DOI : [10.1111/1365-2745.12414](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12414).
- [146] C. R. Zirbel, T. Bassett, E. Grman et L. A. Brudvig. « Plant functional traits and environmental conditions shape community assembly and ecosystem functioning during restoration ». In : *Journal of Applied Ecology* (2017). DOI : [10.1111/1365-2664.12885](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12885). URL : <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2664.12885>.

Annexe **A**

Annexes

A.1 Publication



American
Genetic
Association

Journal of Heredity, 2019, 1–13

doi:10.1093/jhered/esy069

Original Article

Advance Access publication 6 February, 2016



Original Article

Great Genetic Diversity but High Selfing Rates and Short-Distance Gene Flow Characterize Populations of a Tree (*Foetidia*; Lecythidaceae) in the Fragmented Tropical Dry Forest of the Mascarene Islands

Nicolas Cuénin, Olivier Flores, Eric Rivière, Gérard Lebreton, Bernard Reynaud and Florent Martos

From the CIRAD, UMR PVBMT, F-97410 Saint-Pierre, La Réunion, France (Cuénin, Rivière, Lebreton, Reynaud, and Martos); the Université de La Réunion, UMR PVBMT, F-97410 Saint-Pierre, La Réunion, France (Cuénin, Flores, Reynaud); and Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité (ISYEB), MNHN, CNRS, Sorbonne Université, EPHE, Université des Antilles, Paris, France (Martos).

Address correspondence to Nicolas Cuénin: CIRAD, UMR PVBMT, 7 chemin de l'IRAT Ligne Paradis, 97410 Saint-Pierre, La Réunion, France, or e-mail: nicolas.cuenin@cirad.fr.

Corresponding Editor: F. Andrew Jones

Received January 11, 2018; First decision May 8, 2018; Accepted December 28, 2018.

Abstract

Following the global trend of deforestation and degradation, tropical dry forests in the Mascarenes archipelago on Reunion has undergone harsh reduction and fragmentation within 3 centuries of human occupation. We investigated the genetic diversity, mating system, and gene flow in fragmented populations of the native tree *Foetidia mauritiana* (Lecythidaceae) on Reunion, using microsatellite genotyping of adults (in- and ex situ) and seed progenies (in situ only). To test genetic isolation between the Mascarene islands, we also genotyped conspecific adults on Mauritius, and trees of *Foetidia rodriguesiana* on Rodrigues. We found a high genetic diversity among the trees on Reunion, but no population structure (G'_{ST} : 0.039–0.090), and an increase of the fixation index (F_{IS}) from adults to progenies. A subsequent analysis of mating systems from progeny arrays revealed selfing rates >50% in fragmented populations and close to 100% in lone trees. A paternity analysis revealed pollen flow ranging from 15.6 to 296.1 m within fragments. At broader scale, the populations of *F. mauritiana* on Reunion and Mauritius are genetically differentiated. The morphologically allied taxa *F. rodriguesiana* and *F. mauritiana* are clearly isolated. Therefore, this case study shows that genetic diversity may persist after deforestation, especially in long-lived tree species, but the reproductive features may be deeply altered during this process. This would explain the low seed production and the absence of recruitment in *F. mauritiana*. Restoration programs should take into account these features, as well as the importance that trees ex situ represent in restoring and conserving diversity.

Keywords: genetic erosion, habitat fragmentation, island biota, mating systems, pollen dispersal, tropical dry forests

Erosion of natural habitats is a major threat to the conservation of biodiversity worldwide (Lira et al. 2003; Lindenmayer and Fischer 2013). The ongoing process by which large continuous habitats are converted to smaller, more isolated fragments generally have strong negative impacts on the population sizes and genetic pools of species inhabiting them (Saunders et al. 1991; Young et al. 1996; Lowe et al. 2005; Aguilar et al. 2008). In particular, tropical tree species should be highly vulnerable to habitat fragmentation, due to their demographic and reproductive characteristics, including complex self-incompatibility, high rates of outcrossing, and their mutualistic (often specific) interactions with pollinators and seed dispersers (Dick et al. 2003; Lowe et al. 2005; Ward et al. 2005). Besides population bottlenecks, gene flow between distant forest patches may be disrupted, and then outcrossing may be constrained by the lower availability of compatible genotypes, hence reducing the chance for species to restore some genetic diversity (Eckert et al. 2010). These genetic consequences of habitat degradation may play a considerable role in the survival and long-term adaptability of tree populations (Young et al. 1996; Lowe et al. 2005), particularly in changing environmental conditions. Studying those consequences on diversity and gene flow can offer practical guidelines for prioritizing conservation efforts, and thus may significantly increase chances of success in species conservation (Aguilar et al. 2008; Thomas et al. 2014) and by extension, in habitat restoration.

Empirical studies have shown that while genetic diversity may decrease with reduced population size, not all fragmentation events lead to genetic isolation (Young et al. 1996; Bacles and Jump 2011). For instance, Guidugli et al. (2016) recently showed that geographic isolation in a forest patch was not preventing gene flow in a tropical tree species, *Cariniana estrellensis* (Lecythidaceae), in a semideciduous forest in Brazil. In this study, all adult trees in the forest patch and a fraction of their seed progenies were genotyped at 9 microsatellite loci; gene immigration rates (mainly attributable to pollen) could then be estimated using parentage analyses (Guidugli et al. 2016). From this example as from others (e.g., White et al. 2002; Seltmann et al. 2009), we learn that gene dispersal can be observed over long distances. This should be particularly true in plants having wind-pollinated flowers or wind-dispersed seeds; dispersal events may compensate for the spatial isolation of fragmented populations (see in Bacles and Jump 2011; Guidugli et al. 2016; Moracho et al. 2016; Noreen et al. 2016; Peng et al. 2016).

It appears that in certain cases, increased geographic distance between remnant populations can even enhance outcrossing, leading to an increase of genetic diversity and lack of genetic differentiation, for example, in *Ficus* spp. (Nason and Hamrick 1997) and *Swietenia humilis* (White et al. 2002).

Although these 2 studies showed a decrease in genetic diversity across generations, they did not show inbreeding nor spatial genetic structure (SGS), which suggests the possibility of long-range gene flow, even in highly fragmented habitats. This effect could exist in long-lived species, which are characterized by a long generation time, but not be observed because the time scale considered is too short (Young et al. 1996; White and Boshier 2000; Aguilar et al. 2008; Bacles and Jump 2011).

Tropical and subtropical dry forests represent a major part of tropical forests (42% vs. 33% and 25% of tropical wet forests and rain forests, respectively) (Holdridge 1967; Murphy and Lugo 1986). They are characterized by an average temperature generally over 17 °C, and rainfall ranging from 250 to 2000 mm annually (Holdridge 1967; Dirzo et al. 2011). Species inhabiting these forests generally have to cope with low water availability and fire

disturbance (Dirzo et al. 2011). These forest ecosystems are globally threatened by anthropogenic activities (e.g., exploitation, agriculture, fire) (Janzen 1988; Cascante et al. 2002), such that tropical dry forests have lost most of their historic cover (Murphy and Lugo 1986). In sub-Saharan Africa, tropical dry forests are primarily found in the biodiversity hotspot of Madagascar and the Indian Ocean Islands (e.g., the Mascarene archipelago). This hotspot is not only known for its high degree of endemism among plant and animal taxa, but also for ongoing pressure on natural resources and habitats (Olson and Dinerstein 2002; Strasberg et al. 2005). Tropical dry forests have totally disappeared from 2 islands on the Mascarene archipelago, Mauritius and Rodrigues, but patches remain on Reunion, representing ca. 1 % of the original surface cover (56 800 ha) (Strasberg et al. 2005; Sarrailh et al. 2008). These patches are functionally highly degraded (Sarrailh et al. 2008) and remain highly exposed to anthropogenic activities. Conservation actions have been undertaken to restore and preserve the unique biodiversity found in these habitats. In this context, it is crucial to assess the levels of genetic diversity and to understand the genetic consequences of habitat fragmentation in plants that are native to the tropical dry forest of the Mascarene archipelago. The present study focuses on a tropical dry forest tree, *Foetidia mauritiana* (Lecythidaceae), which is endemic to Reunion and Mauritius.

Foetidia Comm. ex Lam. is a tree genus of the pantropical Lecythidaceae family, which occurs mainly in Madagascar and the Indian Ocean Islands (Prance and Mori 2004; Prance 2008). Out of 18 species in this genus (Prance 2008; Labat et al. 2011), 2 are endemic to the Mascarene Islands: *Foetidia rodriguesiana* F. Friedmann that is confined to forest remnants on Rodrigues (population size ca. 50 individuals), and *F. mauritiana* Lam. that is found in semi-deciduous dry forests on Reunion and Mauritius (overall population size < 1000 individuals; Debize 2007). These species are morphologically similar and differ in relatively minor phenotypic characters (e.g., leaf margins, tepal morphology) (Prance 2008). However, no molecular analysis has ever been conducted on these species to confirm that they are genetically dissimilar.

Foetidia mauritiana was formerly common on Reunion, but it was already rare in the late 19th century (Cordemoy 1895). Populations of this tree species have declined not only with the reduction of primary lowlands forest habitats where human activities were concentrated, but also because *F. mauritiana* was considered to be one of the best timbers during the period of human settlement on the islands (ca. 1660). Nowadays, forest remnants rarely contain more than 10 individuals of *F. mauritiana*, with the exception of 4 localities in the north-west of the island (Figure 1; Supplementary Table S1). Following the IUCN, *F. mauritiana* is critically endangered in Reunion (IUCN France et al. 2012), and vulnerable in Mauritius (Page and d'Argent 1997; Walter and Gillett 1998), and *F. rodriguesiana* is endangered in Rodrigues (Walter and Gillett 1998).

Foetidia mauritiana trees are up to 15–20 m tall and thereby occur in the forest canopy. These plants are evergreen and heterophyllous, meaning that they have distinct types of juvenile and adult foliage. The flowering peak is usually observed during the rainy season around February. The flowers are hermaphroditic with numerous stamens and a style of almost equal length (Prance 2008). They present a large amount of pollen and produce nectar and are thus visited by a wide suite of insects including numbers of honey bee, *Apis mellifera unicolor* particularly (Cuénin N, personal observation).

The first aim of our study was to test whether the populations of *Foetidia* spp. found on the 3 Mascarene islands are genetically different, as this would have strong implications for management

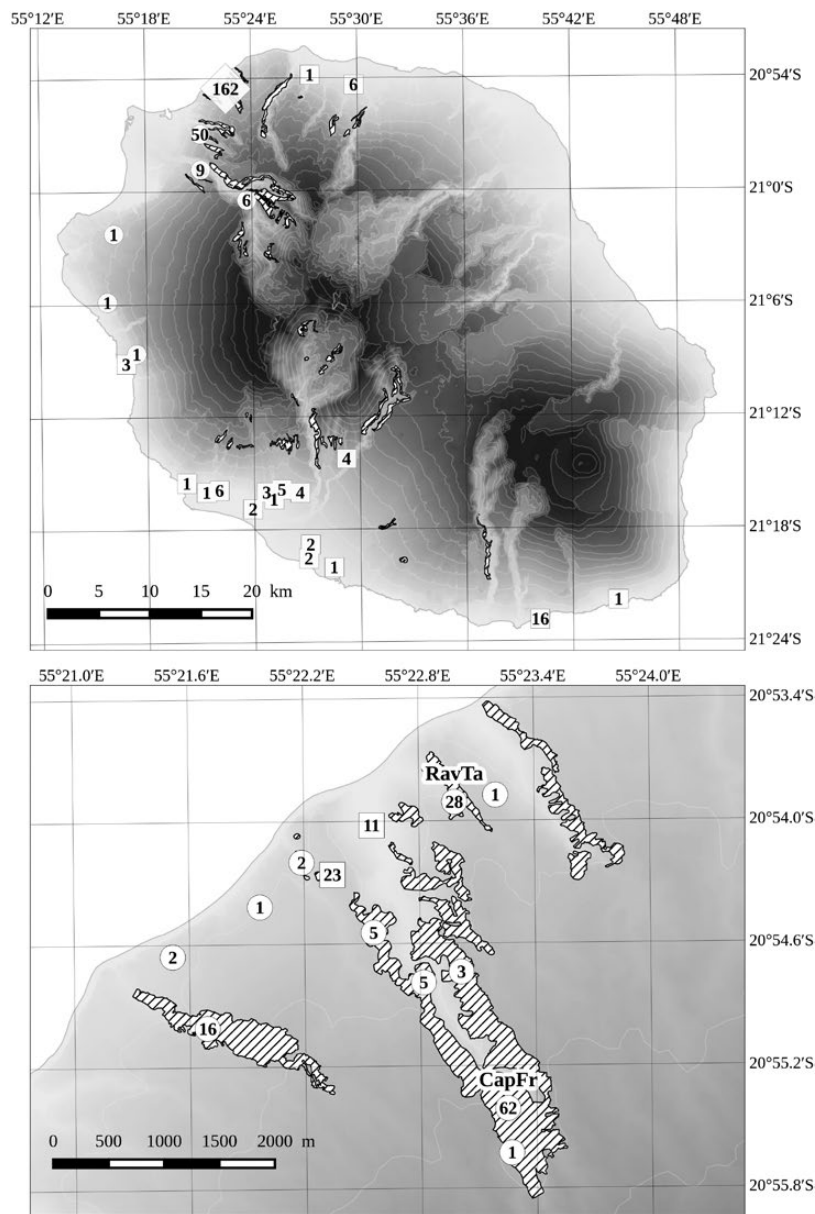


Figure 1. Distribution of *Foetidia mauritiana* trees on Reunion at island scale (top), with a focus on La Montagne massif (down). Wild trees are symbolized by circles, and planted trees by squares. For each locality, numbers within symbols indicate the number of sampled trees. La Montagne sector is symbolized by a diamond on island scale (top). Shading indicates elevation from 0 (sea level) to 3070 m (Piton des Neiges summit) with contour lines indicated every 200 m. The two native populations where fruits were sampled are indicated RavTa (Ravine Tamarins) and CapFr (Cap Francis). *F. mauritiana* on Reunion is only present on the west coast of the island, below an elevation on 800 m. The majority of wild “populations” are nowadays found in the last and highly degraded fragments of native semi-deciduous dry tropical forests (shown as white hashed polygons) (top and down)

strategies. *Foetidia rodriguesiana* is morphologically similar to *F. mauritiana*; however it grows on Rodrigues where *F. mauritiana* is not found (Prance 2008). In a recent study, Martos et al. (2016) showed that most microsatellite loci isolated from *F. mauritiana* on Reunion amplified in individuals of *F. mauritiana* and *F. rodriguesiana* from Mauritius and Rodrigues, respectively. We hypothesized that populations of *F. mauritiana* from different islands should be genetically dissimilar because of limited gene flow across them, with *F. rodriguesiana* as an out-group. We then assessed the levels of genetic diversity and population structure among populations of *F. mauritiana* on Reunion. We hypothesized high genetic differentiation between populations from different islands, but relatively low

genetic differentiation among populations on Reunion. Finally, we investigated the genetic characteristics of seed progenies in 2 remnants on Reunion, to understand current patterns of mating and gene flow (mostly via pollen dispersal) in this highly fragmented habitat. Although outcrossing pollination may occur at some frequency, it has been hypothesized that, since there is no spatial isolation between male and female organs at flower scale, the high fruiting rates observed in *F. mauritiana* trees are achieved mainly through selfing (Debize 2007). However, data on plant mating systems in the Mascarene archipelago are limited to certain families (e.g., Sterculiaceae, Humeau et al. 1999; Loganiaceae, Humeau et al. 2003; Rubiaceae, Litrico et al. 2005) and no information has been

provided for *Foetidia* spp. or Lecythidaceae. We hypothesize that the species is self-compatible and that it is mainly reproducing through selfing under such low tree densities.

Materials and Methods

Tree Sampling

We sampled a total of 289 *F. mauritiana* trees in Reunion between 2010 and 2016 (sampling authorized by the local authorities: Parc National de La Reunion, Office National des Forêts, Département de La Reunion, and Conservatoire du Littoral). We then compiled the samples with those collected by Martos et al. (2016) on adult trees of *F. rodriguesiana* on Rodrigues island ($n = 30$ in 10 localities) and adult trees of *F. mauritiana* on Mauritius ($n = 28$ in 5 localities).

Unlike in Rodrigues and Mauritius where there remains only a few sparsely distributed trees, *F. mauritiana* in Reunion can be observed in larger forest remnants, smaller stands, and in planted restoration areas. Thus, the number of sampled trees ($n = 289$) included all wild trees occurring in dry forest remnants on Reunion ($n = 196$) (67.8%), plus a large representation of the trees grown ex situ on the same island (ex situ conservation; $n = 70$, 24.2%) (Figure 1). A small proportion of the sampled trees ($n = 23$, 8%) were trees planted in situ in restoration work. As that class of trees were still saplings at study time, and thus do not participate in gene flow, they have been integrated in the rest of the study in the “ex situ conservation” class for practical reasons (Table 1).

Out of 196 trees sampled in situ, 96.9% were found in fragments where more than 1 individual occurred. Five large patches with more than 6 trees each were found across the entire island and include most of the in situ wild trees (85.7%; Figure 1, Table 1, Supplementary Table S1). They will be designated as “Forest Fragment” in the rest of the study (Table 1, Supplementary Table S1). All lone trees (3.1%) and all trees found in small patches (with less than 6 trees) (11.2%) were computed in the category “Others.” Natural establishment is sporadic in *F. mauritiana*, so that we were able to sample only a limited number of saplings ($n = 26$ plants with a stem diameter at breast height ≤ 3 cm) at one location, Cap Francis (Table 1, Supplementary Table S1). No ambiguity dwells between wild saplings and planted ones due to the fact that all saplings planted during restoration have been tagged.

Seed Sampling and Production of Progenies

We harvested mature fruits on 14 wild *F. mauritiana* trees. Those trees were selected according to the density of conspecific potential pollen donors within the fragment: trees either belonged to 2 fragments where the number of putative pollen donors was high ($n = 6$ seed trees at Ravine Tamarins; $n = 4$ seed trees at Cap Francis), or were selected among those that were spatially isolated from any conspecific individual on the island ($n = 4$ lone trees in 4 distinct localities) (Supplementary Table S1). To avoid immature seeds, fruits of the last fruiting season (March 2015) were selected and collected on the ground at the base of trees, based on their global state of degradation. A total of 1660 fruits (100–200 per seed tree; see details in Supplementary Table S1) were harvested on Reunion between 2015 and 2016.

The fruit of *F. mauritiana* is turbinate (i.e., shaped like a spinning top), indehiscent (remaining closed at maturity), and has 4 ovary locules each containing 0–2 seeds (Friedmann and Scott 1990; Prance 2008). A physical dormancy is caused by an impermeable seed coat (Friedmann and Scott 1990), large seed banks can thus be harvested under adult trees. Each fruit was split with a hammer, and the seeds it contained were extracted from the impermeable matrix with cutting pliers without damaging them. Seed production was estimated by counting the numbers of full seeds per fruit, seed tree, or locality.

We compared seed production using generalized linear model (GLM) with a quasi-Poisson distribution and log link functions. These analysis were performed with the R package *glm2* (Marschner 2011).

Following protocols in Rivière and Schmitt (2004), each full seed was sterilized using a 10% NaCl solution (bleach), sowed on sterilized sand in a room at 25 °C, and watered every 2 days. The germinated seeds were transferred after 1–3 weeks in growing pots and kept in a nursery.

Genotyping of Trees and Seed Progenies

For the 347 adult trees sampled from islands in the archipelago, 1–2 leaves were harvested from each plant and dried in silica gel at 50 °C. For 169 seed progenies grown in the nursery, ca. 100 mg fresh leaf tissue was harvested on each seedling and oven dried at 50 °C. Genomic DNA was extracted with the DNeasy Plant Mini Kit (QIAGEN, Hilden, North Rhine-Westphalia, Germany). We

Table 1. Estimated genetic diversity among *Foetidia mauritiana* trees on Reunion

	N	A_L	A_R	A_p	H_O	H_E	F_{IS}
Cap Francis	62	7.38 ± 1.63	4.36 ± 1.73	3	0.628 ± 0.056	0.649 ± 0.052	−0.040*
Ravine Lataniers	49	7.5 ± 1.66	4.83 ± 1.73	2	0.702 ± 0.059	0.689 ± 0.038	−0.168 ^{NS}
Ravine Tamarins	28	6.13 ± 1.34	4.30 ± 1.76	0	0.638 ± 0.033	0.644 ± 0.045	0.002 ^{NS}
Ravine Malheur	16	5.63 ± 0.96	4.14 ± 1.73	0	0.596 ± 0.071	0.643 ± 0.058	−0.010**
Sans-Souci	8	4.88 ± 0.48	4.48 ± 1.13	0	0.672 ± 0.091	0.676 ± 0.044	−0.089 ^{NS}
Others	31	6.63 ± 1.54	4.47 ± 2.07	2	—	—	—
Ex situ conservation	93	8.38 ± 2.63	4.65 ± 1.86	4	—	—	—
Total/mean	287 ^a	6.64 ± 0.53	4.50 ± 1.72	—	0.647 ± 0.028	0.660 ± 0.020	−0.04*

Allelic and genetic diversities were estimated in 5 wild large fragments ($n > 6$). The category “Others” comprises all wild trees outside these that do not belong to the 5 remnants, and the category “Ex situ conservation” gathers all planted trees. The number of individuals (N) and the number of private alleles (A_p) are presented here, associated with the mean and standard error of the average number of allele per locus (A_L), of the allelic richness estimates by the R package *PopGenReport* (A_R), of the observed (H_O) and expected (H_E) heterozygosity. The values of the fixation index (F_{IS}) are given, with their associated P value: ^{NS} $P > 0.05$, * $0.01 < P < 0.05$, ** $0.001 < P < 0.01$.

^aGenetic and allelic diversities were only estimated for 287 trees on 289 sampled, for 2 trees in situ did not amplified.

amplified 9 out of 13 nuclear microsatellite loci that were previously isolated from *F. mauritiana* (Martos et al. 2016): FmCIR29, FmCIR31, FmCIR32, FmCIR43, FmCIR52, FmCIR16, FmCIR57, FmCIR61, and FmCIR11. Although FmCIR31 appeared not to amplify in *F. rodriguesiana*, we selected these 9 loci since they revealed a high degree of polymorphism in the tested tree populations (Martos et al. 2016).

Two mixes of primers were used, based on primer characteristics (Martos et al. 2016), with the first one (Mix1) containing FmCIR29, FmCIR31, FmCIR32, FmCIR43 and FmCIR52, and the second mix (Mix2) containing FmCIR16, FmCIR57, FmCIR61, and FmCIR11. Multiplex PCR was performed in a total volume of 15 μ L containing 7.5 μ L 2X Type-it Multiplex PCR Master Mix (QIAGEN), 1.5 μ L 5 \times Q-Solution, 0.2 μ M each primer, and 20–50 ng template DNA. The thermal cycling protocol was as follows: initial denaturation at 95 $^{\circ}$ C for 5 min; 28 cycles of denaturation at 95 $^{\circ}$ C for 30 s, primer annealing at 57 $^{\circ}$ C for 90 s, extension at 72 $^{\circ}$ C for 30 s; and final extension at 60 $^{\circ}$ C for 30 min. PCR products were diluted in HPLC-grade water (1:10), denatured in formamide, and separated on a 16-capillary ABI PRISM 3130xl Genetic Analyzer (Applied Biosystems, Foster City, CA). GeneScan 500 LIZ (Applied Biosystems) was used for sizing alleles in the expected range of 80–300 bp. Allele sizes were estimated using the Microsatellite Plugin version 1.4 implemented in Geneious version 10.0.7 (Biomatters, Auckland, New Zealand).

Genetic Diversity

All pairs of loci were tested for genotypic disequilibrium using a Bonferroni-corrected probability test in Genepop v. 4.5.1 (Raymond and Rousset 1995; Rousset 2008). The frequencies of null alleles for each locus were estimated using Micro-Checker v 2.2.3 (Van Oosterhout et al. 2004). The mean number of alleles per locus (A_L), the number of private alleles (A_p), and observed and expected heterozygosity over all loci (H_o and H_e) were calculated using GenAEx v. 6.5 (Peakall and Smouse 2006). The fixation index of Wright (F_{IS}) was calculated according to Weir and Cockerham (1984) and statistically tested based on heterozygosity deficiency hypothesis (Hardy–Weinberg exact tests) using Genepop v. 4.5.1 (Raymond and Rousset 1995; Rousset 2008), with 100 batches of 1000 iterations sampled along Markov chains. Allelic richness was estimated using the rarefaction method described by El Mousadik and Petit (1996) and implemented by the R package *PopGenReport* (Adamack and Gruber 2014) to make direct comparisons between populations regardless of their size. These estimates were calculated for each large forest fragment independently (Table 1), then for each life stage (i.e., adults, saplings and progenies) in 2 fragments (Table 2). Moreover, the allelic diversity preserved ex situ was estimated from 70 trees in all ex situ localities and 23 planted in restoration work. Similarly,

allele diversity was estimated for all small fragments clustered with isolated wild trees (Table 1).

Genetic Structure

Genetic differentiation was first investigated between islands; that is, *F. mauritiana* on Reunion versus on Mauritius, and both populations versus *F. rodriguesiana* on Rodrigues. Second, genetic differentiation was investigated among *F. mauritiana* populations on Reunion. For this analysis, we only considered 5 large forest fragments (Table 1). The fixation index among sampling locations (F_{ST}) was estimated with Weir and Cockerham's (1984) theta (θ) for all populations and for each pair of locations using Genepop5.1 (Raymond and Rousset 1995; Rousset 2008). A permutation test was used to assess statistical significance using FSTAT v. 2.9.3 ($n = 999$; Goudet 2001). Theta estimates were then compared with the standardized version of Nei's G_{ST} , G'_{ST} (Hedrick 2005) computed by dividing G_{ST} by the maximum value it can obtain given the observed within-population diversity to ease interpretation (Nei 1973; Hedrick 2005, Meirmans and Hedrick 2011).

This index was estimated between each pair of the 5 wild fragments studied with the *mmod* R package (Winter 2012).

Genetic variation in the 5 main forest fragments in Reunion trees was first investigated using the Bayesian clustering based software Structure 2.3.4 (Pritchard et al. 2000; Falush et al. 2003). Spatial differentiation was assessed based on Monte Carlo Markov chains of length 10 000, sampled after burn-in ($n = 10 000$), following Evanno et al. (2005). We tested a range of K values from 1 to the number of sampled localities (5) plus 5. The amount of variation of the likelihood for each K (ΔK) was quantified using 100 runs for each data set. We selected the K value that best describes the data using the maximum value of ΔK as proposed by Evanno et al. (2005).

Discriminant analysis of principal components was then performed (DAPC; Jombart 2008; Jombart et al. 2010). DAPC optimizes the genetic variance between groups while minimizing the variance within groups (Jombart 2008). Here, the main advantage of DAPC over the previous approach is that it does not make any hypothesis based on the populations being at Hardy–Weinberg equilibrium. DAPC analysis was performed using the *adegenet* package of R (Jombart 2008; Jombart and Ahmed 2011).

Mating Systems

Mating systems were inferred from genotyping 168 progenies of *F. mauritiana* (see *Seed sampling and production of progenies* subsection), produced by 14 mother plants from 2 forest remnants on Reunion (Ravine Tamarins, $n = 89$ for 6 trees, and Cap Francis, $n = 70$ for 4 trees), or in lone trees ($n = 9$ progenies for 4 trees). These

Table 2. Pairwise genetic differentiation of *Foetidia mauritiana* between 5 forest fragments on Reunion

	Cap Francis	Ravine Lataniers	Ravine Tamarins	Ravine Malheur	Sans-Souci
Cap Francis	—	0.090	0.041	0.043	0.080
Ravine Lataniers	0.042**	—	0.060	0.084	0.072
Ravine Tamarins	0.024**	0.022**	—	0.039	0.053
Ravine Malheur	0.024**	0.039**	0.022**	—	0.088
Sans-Souci	0.029**	0.025**	0.010*	0.032*	—

Values below the diagonal depict θ , or Wright's index of genetic differentiation F_{ST} estimate (Weir and Cockerham 1984). Values above the diagonal in gray correspond to G'_{ST} , Hedrick's standardized G_{ST} (2005).

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$.

limited numbers of progenies were obtained after examination of several hundreds of fruits in each locality (Ravine Tamarins $n = 756$, Cap Francis $n = 503$, and lone trees = 401; total = 1660), thus revealing the low reproductive success of this tree species on Reunion (see *Results* section).

The analysis of mating systems was performed using MLTR v. 3.2 (Ritland 1990; Ritland 2002). This program allows inferences of mating systems from progeny arrays (dominant or co-dominant genetic markers), using maximum likelihood estimation of several inbreeding parameters: multilocus population outcrossing rate (tm), single-locus population outcrossing rate (ts), and correlation of paternity, that is, fraction of siblings that share the same father ($rp(m)$) (Ritland 1990; Ritland 2002). Standard errors of estimates were calculated using bootstrapping ($n = 999$ replicates). From these parameters, we could estimate selfing rate ($1 - tm$), biparental inbreeding, that is, mating among relatives ($tm - ts$), and the number of pollen donors ($n = 1 / rp(m)$) (Ritland 1990; Ritland 2002).

Paternity Analysis

To estimate pollen dispersal in fragmented populations of *F. mauritiana* on Reunion, 2 paternity analyses were conducted. At first, a maximum likelihood method of parentage analysis using all loci was applied using Colony v. 2.0.6.4 (Jones and Wang 2010). This program is based on a full-likelihood method, at “family” or pedigree scale (Jones and Wang 2010; Harrison et al. 2013).

Firstly the data set is divided in 3 categories: OFS (Offspring Sample, with full/half siblings or not related), CFS (Candidate Father Sample) and CMS (Candidate Mother Sample). Then, a maximum-likelihood method is used to discriminate family clusters that group together siblings and potential parents. As this program allows the simultaneous inference of parentage and sibship, it accommodates genotyping errors (Jones and Wang 2010; Jones et al. 2010; Harrison et al. 2013).

Secondly, we conducted an exclusion method, by inferring the paternal haplotype knowing the mother tree genotype for each

progeny. We eliminated all candidate fathers that could not produced a gamete with that inferred parental haplotype. In the case of more than one possible pollen donor, we considered all candidates as equally probable. We calculated exclusion probabilities based on observed allelic frequencies following Hamilton (2009). These approaches could be carried out on 165 genotyped progeny arrays in total at Cap Francis ($n = 70$), Ravine Tamarins ($n = 86$), or in lone trees ($n = 9$). Whenever more than one pollen donor were inferred for a progeny, we only retained paternal assignments showing more than 60% probability. When no known pollen donor could be inferred or when the associated assignment probability was too low, the corresponding pollination event was labeled “cryptic.”

Results

Archipelago Genetic Differentiation

Genetic differentiation was first investigated among populations from different islands using a DAPC (Figure 2). Individuals from each island formed a distinct group, underlining the existence of genetic differentiation between islands. As could be expected, the cluster formed by *F. rodriguesiana* differs more from the 2 others than the cluster of *F. mauritiana* in Reunion does from the one in Mauritius. However, although *F. mauritiana* is present on those 2 islands, 2 genetically isolated groups are highlighted here, 1 for each island.

Genetic Diversity

We estimated the levels of genetic diversity among 287 *F. mauritiana* trees occurring in dry forest remnants on Reunion. The average number of alleles per locus was medium to high over all localities, ranging from 4.88 (Sans-Souci) to 7.38 (Cap Francis) (Table 1). The unbiased allelic richness (A_R) ranged from 4.14 (Ravine Malheur) to 4.83 (Ravine Lataniers), with an average value of 4.50. Only 2 forest fragments revealed private alleles, with their number ranging from 2 (Ravine Lataniers) to 3 (Cap Francis). Nonetheless, when ex situ individuals and lone trees are added to the analysis, it appears

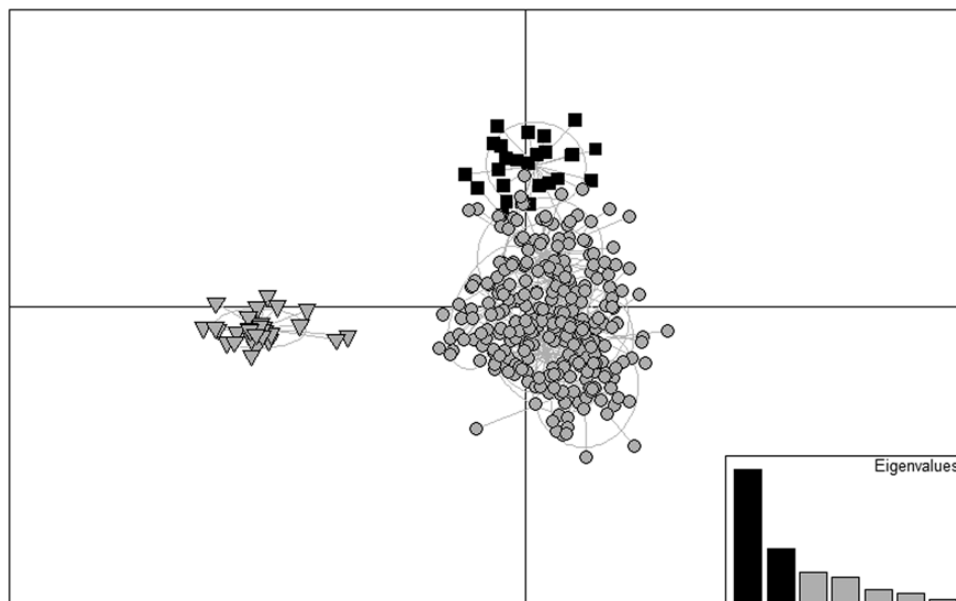


Figure 2. Discriminant analysis of principal components realized on adults of *Foetidia* sp. on three islands of the Mascareignes (Indian Ocean) for a number of optimum clusters given by *adegenet* ($K = 10$) (Jombart 2008; Jombart and Ahmed 2011). Individuals from Rodrigues ($n = 30$) are represented by grey inverse triangle, those from Reunion ($n = 287$) by grey circles, and those from Mauritius ($n = 28$) by black squares.

that the largest average number of alleles per locus is obtained by ex situ trees ($A_R = 8.38$). Furthermore, ex situ and lone trees present, respectively, 4 and 2 private alleles.

There was no significant difference between the observed and expected heterozygosities in 3 of the 5 localities. The fixation index (F_{IS}) ranged from -0.168 (Ravine Lataniers) to 0.002 (Ravine Tamarins) and was only significantly different from 0 in Cap Francis and Ravine Malheur (Table 1). We found moderate to high levels of genetic diversity in remnant populations of *F. mauritiana* on Reunion (e.g., Van Etten et al. 2015; Guidugli et al. 2016; Moracho et al. 2016), and unexpectedly in ex situ trees as well. Moreover, 3 locations, Ravine Lataniers, Ravine Tamarins, and Sans-Souci, showed significant no deviation between observed and expected heterozygosity, which was consistent with these populations being at Hardy–Weinberg equilibrium.

Genetic Structure

Population structure was then investigated among the forest fragments on Reunion. According to θ , or Wright's index of genetic differentiation F_{ST} estimate (Weir and Cockerham 1984), the genetic differentiation was low for each population pair (0.010 – 0.042), but was significantly different from 0 in all cases ($P < 0.05$, Table 2). These results were consistent with those provided by G'_{ST} .

Inferring the genetic structure among 5 large patches using 2 methods (Structure software and DAPC) provided different optimal numbers of clusters (Figure 3a,b). Following the method described in Evanno et al. (2005), we found an optimum of 5 clusters ($K = 5$, with $\Delta K_{max} = 0.45$), whereas the methods implemented in the R package adegenet (Jombart 2008; Jombart and Ahmed 2011) provided an optimum of 6 clusters. However, in both cases, poor spatial structuring in *F. mauritiana* population on Reunion was detected (Figure 3a,b). No correlation can be inferred between the locality of a tree and its inferred genetic cluster. Looking at those results, it appears that *F. mauritiana* on Reunion does not show genetically different populations, and can be considered as one homogeneous population.

Seed Production

Full seed production for 14 seed trees in different localities (Cap Francis, $n = 4$, Ravine Tamarins, $n = 6$, and lone trees, $n = 4$) highlighted significant variation between lone trees and grouped trees, as lone trees produced fewer full seeds (GLM quasi-Poisson distribution and log link function, $df = 2$, $t = -4.15$, $P < 10^{-3**}$). However, this production does not differ between seed trees from Cap Francis ($n = 250$) and Ravine Tamarins ($n = 305$) (GLM quasi-Poisson distribution and log link function, $df = 2$, $t = 1.04$, $P = 0.30^{NS}$).

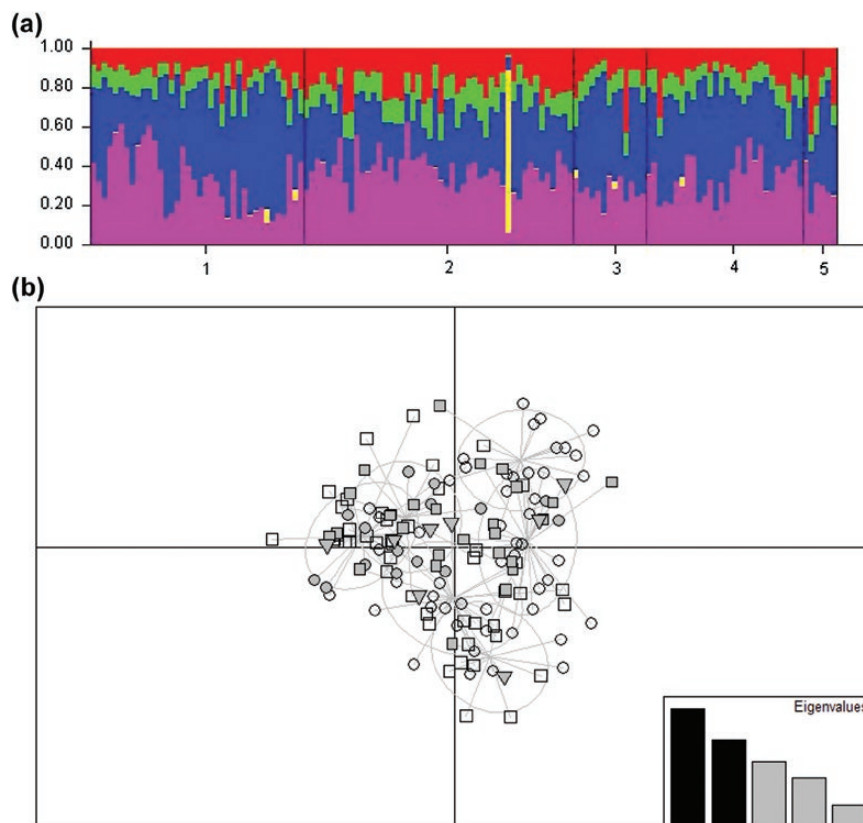


Figure 3. (a) Population structure inferred using the Structure software from genotype data in 155 wild trees of *Foetidia mauritiana* on Reunion. Each individual is represented by a single vertical line broken into K colored segments (here, assumed $K = 5$), with lengths proportional to each of the K inferred clusters. The numbers (1–5) correspond to the different localities, with 1: Cap Francis, 2: Ravine Lataniers, 3: Ravine Malheur, 4: Ravine Tamarins, and 5: Sans-Souci. The individual of locality 2 (Ravine Lataniers) that is mainly composed of yellow segment only amplified for 2 loci on 8. (b) Discriminant analysis of principal components (DAPC) from genotype data in 155 wild trees of *Foetidia mauritiana* on Reunion. The number of optimum clusters (gray ellipses) was given by *adegenet* ($K = 6$) (Jombart 2008; Jombart and Ahmed 2011). Individuals from the same locality are represented by the same symbol.

Empty seeds were the majority in *F. mauritiana* fruits (average of 7 empty seeds/fruit, compared to less than 1 (0.37) full seed/fruit). Their production shows the same pattern as full seeds production. Whereas no significant difference exists between Cap Francis ($n_{ES} = 3086$) and Ravine Tamarins ($n_{ES} = 5591$) (2-sample Kolmogorov–Smirnov test, $D = 0.08$, $P = 0.06^{NS}$), lone trees show less empty seeds ($n_{ES} = 2997$) (GLM quasi-Poisson distribution and log link function, $df = 2$, $t = 25.93$, $P < 10^{-3***}$). Interestingly, it appears that variation also exists among lone trees. For instance, 2 lone seed trees presented more empty seeds than the 2 others (2-sample Kolmogorov–Smirnov test, $D = 0.73$, $P < 10^{-3***}$), showing empty seed amounts equivalent to those found in grouped trees.

Genetic Diversity among Progenies

We compared genetic diversity across adult trees, saplings, and their progenies in 2 forest fragments, in Cap Francis and Ravine Tamarins. The average number of alleles (A_L) and the unbiased allelic richness (A_R) slightly decreased from adults to saplings (in Cap Francis), or from adults to their offspring (at both sites) (Table 3). Interestingly, the number of private alleles dropped from 9 in adults to 1 in progenies in Cap Francis, and from 5 to 2 in Ravine Tamarins, suggesting that only a small fraction of the trees contributed to reproduction in these populations. Furthermore, 1 and 2 private alleles were found among progenies in Cap Francis and Ravine Tamarins, respectively, indicated that allopatric pollen flow had occurred in both populations.

The observed heterozygosity was lower in progeny than in adults for both populations (0.492 against 0.651 in Cap Francis; 0.554 against 0.638 in Ravine Tamarins, Table 3). The fixation index (F_{IS}) was much higher among progenies than among adults, and was significantly different from 0 only in progenies, at both sites ($P < 0.001$). The progeny arrays in Cap Francis and Ravine Tamarins thus showed strong deviation from Hardy–Weinberg equilibrium, opposite to adult trees (Tables 1 and 3). Both sites also revealed a highly increasing homozygosity among recent offspring.

Mating Systems and Pollen Dispersal

The analysis of mating systems using MLTR (Ritland 1990; Ritland 2002) revealed selfing rates ($1 - tm$) higher than 0.50 in both populations (0.69 in Cap Francis and 0.53 in Ravine Tamarins), and close to 1.00 in lone trees (Table 4). The overall selfing rate was then 0.63.

These results were similar with those obtained through the analysis of paternity for progenies. The 2 approaches used for paternity analysis, either based on maximum likelihood in Colony (Jones

and Wang 2010) or the exclusion paternity assignment method, yielded very similar results (Table 5, and Supplementary Table S3 for markers exclusion probability). Because the maximum likelihood approach uses a powerful probabilistic framework that integrates uncertainty due to genotyping errors, here, we present results for paternity obtained under maximum likelihood inference. Each mother tree was rightly inferred by Colony with a 100% confidence, and we managed to attribute a pollen donor for 133 progenies on 165 (80.6%) with more than 60% confidence. Selfing rates derived from paternity analysis were 0.67 at Cap Francis, 0.56 in Ravine Tamarins, and 0.89 in lone seed trees (Table 5). Biparental inbreeding rates was estimated as close to null by MLTR, ranging from -0.063 (Ravine Tamarins) to 0.037 (Cap Francis) (Table 4). This result indicates that mating between related trees does not, or rarely, occurs in situ.

Outcrossing rate estimates from MLTR (tm) were around 0.38 in all trees combined, ranging from 0.32 in Cap Francis to 0.47 in Ravine Tamarins, with a minimum rate of less than 0.01 for lone trees (Table 4). These differences were also found with Colony (Jones and Wang 2010) between the outcrossing rates in Cap Francis and Ravine Tamarins but with weaker values, especially in Cap Francis (respectively, 0.06, 0.27, and 0.00) (Table 5). In fact, MLTR estimates are based and calculated on alleles frequencies in the progenies. In Colony (Jones and Wang 2010), those estimates are performed after inferring progenies paternity. The difference between estimates given by those 2 methods is thus explained by the unassignment rate (or here the cryptic pollen flow rate) by Colony (Jones and Wang 2010) in the offspring, close to 0.27 and 0.17 for Cap Francis and Ravine Tamarins, respectively (Table 5). Therefore, although selfing is high in fragmented populations of *F. mauritiana*, both methods show that outcrossing pollination may represent a significant part of the species reproduction.

Pollination distances calculated from the outcome of paternity analysis showed that pollen dispersal occurs at distances from 15.55 m (Ravine Tamarins) to 296.14 m (Cap Francis), with an average value of 110.57 m in Ravine Tamarins and 245.81 m in Cap Francis (Table 5).

Discussion

Preserved Genetic Diversity but High Selfing in Remnants

A mixed reproductive system, with high level of selfing (>50%), has been detected in fragmented populations of *F. mauritiana* on Reunion Island. This finding is consistent with other Lecythidaceae species in South America that generally present a mixed reproduction system, but with high outcrossing mating levels (Mori et al. 2010; Guidugli

Table 3. Comparison of genetic diversity in 3 life stages of *Foetidia mauritiana* between in 2 forest fragments on Reunion.

Locality	Life stage	N	A_L	A_R	A_p	H_O	H_E	F_{IS}
Cap Francis	Adults	42	7.00 ± 1.46	6.24 ± 3.43	9	0.651 ± 0.061	0.649 ± 0.056	0.016 ^{NS}
	Seedlings	20	5.13 ± 0.92	5.63 ± 3.02	3	0.606 ± 0.060	0.624 ± 0.044	0.035 ^{NS}
	Progenies	70	5.00 ± 0.60	4.37 ± 1.27	1	0.492 ± 0.061	0.602 ± 0.044	0.191 ^{***}
Ravine Tamarins	Adults	28	6.13 ± 1.34	4.40 ± 1.85	5	0.638 ± 0.033	0.656 ± 0.046	0.013 ^{NS}
	Progenies	84	5.75 ± 1.03	5.02 ± 2.05	2	0.554 ± 0.043	0.642 ± 0.052	0.13 ^{***}

The number of individuals (N) and of private alleles (A_p) are depicted here, associated with the mean and standard error of the average number of allele per locus (A_L), of the allelic richness estimates by the R package *PopGenReport* (A_R), of the observed (H_O) and expected (H_E) heterozygosity. The values of the fixation index (F_{IS}) are given, with their associated P value: ^{NS} $P > 0.05$, ^{***} $P < 0.001$.

Table 4. Maximum likelihood inference of mating systems in 2 population remnants and in lone trees on Reunion

	Total	Cap Francis	Ravine Tamarins	Lone trees
Number of seed trees/progenies	14/165	4/70	6/86	4/9
tm ($\pm SE$)	0.375 ± 0.062	0.315 ± 0.087	0.467 ± 0.103	0.001 ± 0.362
ts ($\pm SE$)	0.363 ± 0.067	0.279 ± 0.086	0.530 ± 0.129	0.001 ± 0.364
$tm - ts$ ($\pm SE$)	0.012 ± 0.021	0.037 ± 0.013	-0.063 ± 0.044	0.000 ± 0.059
$1 - tm$	0.625	0.685	0.533	0.999

The multilocus and single-locus outcrossing rates (tm and ts , respectively), the mating rate among relatives ($tm - ts$) and the selfing rate ($1 - tm$) are depicted.

Table 5. Paternity analysis in 2 populations remnants and in lone trees on Reunion

	Cap Francis		Ravine Tamarins		Lone tree	
Number of seed trees/progenies	4/70		6/86		4/9	
Selfing	67.1%	62.3%	56.2%	54.8%	88.9% ^a	100.0%
Outcrossing	5.7%	4.3%	26.9%	29.8%	0	0
Cryptic pollen flow	27.2%	33.4%	16.9%	15.4%	11.1% ^a	0
Mean \pm SD	245.8 ± 18.0	213.2 ± 110.2	110.6 ± 90.4	85.5 ± 77.5	0	0
Min.	219.1	48.3	15.6	15.6	0	0
Max.	296.1	296.1	293.8	293.8	0	0

The selfing, the outcrossing rate, the rate of cryptic pollen flow and pollination distances resulting of paternity analysis are shown. In each case, first column of values has been calculated using maximum likelihood method implemented by Colony (Jones and Wang 2010) for paternal assignments >0.60 probability. Second column show results obtained with an exclusion method, realized without respect of the expected frequency for the inferred parental haplotypes in the case of more than one possible pollen donor.

^aThese values are not, respectively, equal to 100% and 0% due to one paternal assignment lower than 0.60 probability.

et al. 2016). Those high levels of outbreeding in Neotropical species are likely explained by the spatial structure of the flower that tends to inhibit self-pollination (e.g., *Couroupita* spp.), rather than by an incompatibility system (Mori et al. 2010; Guidugli et al. 2016). In *F. mauritiana*, such spatial separation between the anthers and the stigma does not exist. Although strong presumptions exist about self-compatibility of *F. mauritiana* due to the fact that lone trees usually produce many fruits (Debize 2007), our attempts to experimentally assess its breeding system did not succeed as the flowers did not survive emasculation (data not shown). Experiments like pollen manual supplementation could provide further evidence on that point (e.g., Seltmann et al. 2009).

In spite of high selfing, we found no lack of heterozygosity, associated with an elevated genetic diversity among adult trees in the studied forest remnants. High adult diversity combined with observed selfing both in mating system and paternity analysis seem to support inbreeding depression. Higher mortality of homozygotes during early life stages would leave more trees alive as adults that originated from biparental matings (Charlesworth and Charlesworth 1987). Another possibility is that adults exclusively constitute relicts of populations from before forest fragmentation, with overall very weak recruitment, or even an absence of it.

The persistence of high genetic diversity in highly fragmented populations as documented here is described in many studies as a paradox of habitat fragmentation. It is generally admitted that in cases of long-living species and recent fragmentation, not enough time may have passed for drift to reduce genetic diversity (Lowe et al. 2005; Kramer et al. 2008; Bacles and Jump 2011). Genetic erosion is expected to be less severe than in short-lived species (Young et al. 1996; White and Boshier 2000), as several generations have to

pass for a decrease in diversity to be detected (Aguilar et al. 2008; Kramer et al. 2008; Bacles and Jump 2011). In the case of *F. mauritiana*, adult trees are presumed to be mostly contemporary to the fragmentation of their natural habitat, assuming that the largest individuals could be several centuries old. It is thus likely that adult genetic diversity reflects ancient random mating in highly genetically diverse populations, occurring in an untouched habitat.

High Mortality in Early Life Stages

Because early life stages are literally absent in situ and fruits were often infertile, population dynamics of *F. mauritiana* are strongly limited by the lack of recruitment (e.g., Isagi et al. 2007; Van Etten et al. 2015). Indeed, a high proportion of empty seeds was observed in sampled fruits of all individuals. Geographically isolated individuals with 100% inbreeding mating rate showed very low viable seed production rate. Low seed viability has been described for other tree species and can be related to self-incompatibility (Seltmann et al. 2009) or inbreeding depression (Ritland 1996; Cascante et al. 2002; e.g., Lowe et al. 2005; Isagi et al. 2007; Van Etten et al. 2015). In addition, seedlings impacted by biparental inbreeding, and in an extreme case by selfing, may have a lower survival than those produced by outcrossed mating. This process can lead to the over representation of outcrossed seedlings around a given seed tree compared with inbred ones (Isagi et al. 2007).

Populations that have been recently fragmented (e.g., by habitat degradation/destruction) commonly experiment incompatibility and inbreeding depression (Moracho et al. 2016). This pattern is consistent with the recent anthropogenic fragmentation of the natural populations of *F. mauritiana* in Reunion. However, in cases of inbreeding depression, homozygosity should decrease through generations, and

not increase as is observed here. We found that most seed production happens to occur by selfing. One can hypothesize that even with high mortality of inbred individuals, the outcrossing rate is so low that it results in a global increase in inbred individuals frequency. Thus, inbreeding depression stands as a plausible hypothesis, but has to be further explored.

Furthermore, with the lack of clear evidence for self-incompatibility of *F. mauritiana*, it is difficult to discriminate between the effects of these 2 phenomena on early life stages mortality (Porcher and Lande 2005). Moreover, the special case of one isolated tree located in the humid forest of Mare-Longue showing a production of full-seeds equivalent to trees within patches suggests that some individuals may be resilient to inbreeding, and/or that the compatibility system is affected by environmental conditions (all other trees are found in semi-dry areas on the island) (e.g., Balogh and Barrett 2018). Self-fertilization may be possible in the case of a weaker expression of S-alleles. This evidence suggests that *F. mauritiana* could present a variation in self-incompatibility expression, which may occur with a change in the density of individuals (Fuchs et al. 2003; Busch and Schoen 2008) and/or inbreeding depression (Porcher and Lande 2005; Balogh and Barrett 2018).

Current Lack of Gene Flow within/between *F. mauritiana* Patches

When comparing different life stages, a decrease of genetic diversity is observed in terms of decreasing allele richness and increasing homozygosity, due to higher inbreeding rates in progenies compared with adults. However, no spatial differentiation between adult trees has been found. As previously said, adult trees are presumed to result from mating events mostly contemporary to fragmentation of their habitat, and must have been weakly affected by this phenomenon. This absence of spatial genetic structure underlines high levels of gene flow in the past, possibly via both pollen and seed dispersion. First, the lack of biparental inbreeding observed, or the scarcity of sympatric adult trees that are genetically related, suggests that fruit dispersal occurred at long distance, presumably thanks to efficient seed dispersers, such as parrots or tortoises. Historical reports also witness high rates of bat visitation (*Pteropus* sp.) during flowering episodes of *F. mauritiana* (de Lanux 1772; Fleming et al. 2009). Bat pollination may have commonly occurred across the species range. This type of long range pollination can compensate isolation-by-distance effects between populations, and favor outcrossed pollen flow between populations, as often seen in others systems (Young et al. 1996; Nason and Hamrick 1997).

In a fragmented habitat, as distances between patches increase, gene flow generally decreases which further increases differentiation through higher inbreeding. Moreover, after suffering a drastic decrease in population size, differentiation between patches is generally believed to increase rapidly through genetic drift (Barrett and Kohn 1991; Ellstrand and Ellam 1993; Young et al. 1996). Meanwhile, some studies suggest that some species may be resistant to fragmentation and habitat degradation thanks to high levels of relictual diversity within populations, which seems to be the case for *F. mauritiana*, and the existence of long-distance gene flow across them (Hamrick 2004; Kramer et al. 2008; Guidugli et al. 2016).

Generally, pollen dispersal can be under-evaluated when only considering sympatric trees as potential donors (Kramer et al. 2008). Here, however, exhaustive sampling of trees on Reunion showed that gene flow between patches of *F. mauritiana* seems to have been severely disrupted and might be not functional anymore. Scarcity of

gene dispersal events between patches could relate to the disappearance of seed dispersal and/or pollen flow. In the first place, the complete loss of potential seed dispersers (parrots, tortoises) soon after human settlement on the island could have decreased or stopped gene flow resulting from seed dispersal between patches (e.g., Wotton and Kelly 2011). However, poor archival clues exist about interactions between *F. mauritiana* and those extinct fruit dispersers. The seeds could have always been gravity-dispersed, and the species' genetic structure mainly shaped by inbreeding depression.

Especially in the case of self-incompatibility, a tree's mating system could be particularly sensitive to changes in pollination altering the ratio of outcrossed to self-pollen on stigmas (Fuchs et al. 2003; Johnson et al. 2004; Petit and Hampe 2006; Eckert et al. 2010). Here, as pollen dispersal across the distances separating patches (min. 255 m; max. 3237 m) scarcely occurs (max. 296.1 m in Cap Francis), pollination shift is another likely cause for the lack of gene flow between *F. mauritiana* patches (e.g., Johnson et al. 2004; Van Etten et al. 2015). Today, *Pteropus* sp. are reported as extinct on Reunion. Most flower visitation is due to Hymenoptera, essentially *Apis mellifera*, and occasionally by beetles and the Reunion gray white-eye (*Zosterops borbonica*) (Cuénin N, personal observation). Honey-bee behavior on flowers results in high levels of self-pollination through geitonogamy (e.g., Fuchs et al. 2003; Van Etten et al. 2015), and could also induce a "pollen pollution" on stigmas due to the simultaneous flowering of other species (Westerkamp 1991). Geitonogamy might have existed before fragmentation, but due to higher densities in *F. mauritiana* populations, honey-bee foraging on *F. mauritiana* might have also allowed stronger pollen flow between individuals, and on a large timescale, contributed to a genetically homogenized population. This pattern is consistent with the historical description of *F. mauritiana* being abundant along the West coast of Reunion under 800 m, described in the late 19th century as "a common tree in the past, although it has become rare" (Cordemoy 1895). In opposition to some studies (e.g., Visscher and Seeley 1982; Dick et al. 2003), increasing distances between patches of *F. mauritiana* have not been compensated by bees, leading pollen flow to be restricted only to small distances. The domestication of *A. mellifera* on the island may also have impacted its population size, and consequently its visitation frequency on flowers as well. Nowadays, pollen cloud is likely composed of self pollen, which may explain the low seed-set recorded (Quesada et al. 2004; Lowe et al. 2005; Selmann et al. 2009; Lagache et al. 2013).

Implications for Conservation and Restoration, and the Role of Ex Situ Living Collections

Ex situ conservation trees represent a major part of the Reunion population of *F. mauritiana*. Although these trees are generally found in gardens, and so are traditionally seen as minor actors in the survival of the species in situ, our results showed that they can be considered as an actual bank of genetic diversity. Firstly, ex situ trees are representatives of the diversity existing in situ. When ex situ trees and lone trees were not considered in the analysis, the number of private alleles increased in every population (data not shown). Thus, we assume that most of the fruits that were used to produce ex situ trees came from the studied fragments, especially for the recently planted ones. We presume that the last natural fragments of the species remain endangered and extremely sensible to habitat degradation, so that ex situ trees with lower threats could represent a chance of restoring the diversity of genotypes that could be lost in wild fragments such as Ravine Tamarins or Sans-Souci.

Secondly, when considering all sampled trees, the largest number of private alleles was found in ex situ individuals. It remains possible that these trees are progeny from now dead trees or rather unlikely, from unknown living seed trees that were not sampled in this study. Nevertheless, the high number of private alleles involved here clearly underlines their role as the last representatives for these alleles. These trees or their progenies could be also reintroduced in situ to extend the diversity existing in wild patches of *F. mauritiana* on Reunion.

As a dry forest canopy structuring species of Mascarene Islands, *F. mauritiana* is a key species in dry forest restoration, not only on Reunion but also on Mauritius, Rodrigues island (for *F. rodriguesiana*), and even in other parts of the Southwest Indian Ocean region (e.g., *F. comorensis* in the Comoros, *F. delphinensis* in Madagascar) (Labat et al. 2011). This study offers guidelines for restoration managers, and practical tools to be employed in that purpose. A main result is the pollination distances highlighted in this study, which would have to be taken into account when reintroducing individuals in situ to promote outcrossed pollen stepping-stones flux between fragments, as no spatial structuration is found at island scale. However, reintroduction in Reunion of genotypes from Mauritius must be avoided. The population of Reunion and Mauritius are genetically differentiated, which gives evidence for a lack of gene flow between these islands. In case of genetic differentiation, promoting the introduction of nonlocal genotypes can lead to unadapted genotypes, or outcrossing depression, which is reduced fitness of hybrids (Hufford and Mazer 2003; Tallmon et al. 2004; Falk et al. 2006).

Supplementary Material

Supplementary data are available at *Journal of Heredity* online.

- Sampling characteristics and sampling size of fruits uploaded as [Supplementary Material S1](#)
- Primers sequences uploaded as [Supplementary Material S2](#)
- Microsatellite genotypes of adults trees sampled in the Mascarenes archipelago and of studied seedlings: Dataverse <https://dataverse.org/>

Funding

This work was supported by the European Regional Development Fund (ERDF), the Conseil Régional de La Reunion (GURDTI 2015-1501-0000735), and the Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD).

Author Contributions

F.M., B.R., and E.R. designed the work. E.R., G.L., N.C., and F.M. collected the data. N.C., F.M., and O.F. analyzed and interpreted the data. N.C., F.M., B.R., and O.F. wrote the article. All authors approved this submission.

Acknowledgments

We would like to thank M.-H. Chevallier for advice during the pilot phase of this research; S. Dafreville, T. M'sa, and J. Segrestin for laboratory assistance; P. Adolphe, S. Baret, L. Calichiana, M. Félicité, R. Lucas, H. Thomas for field assistance on Reunion; J. T. Genave, R. Parmananda, J.-C. Sevathian, and A. Waterstone for field assistance on Mauritius and Rodrigues. We wish also to thank N. Wilding, V. Ravigné and H. Delatte for their constructive comments

on the article. We are grateful to one anonymous reviewer for comments on a previous version that help to improve the quality of this article.

Data Accessibility

We have deposited the primary data underlying these analyses as follows: Dataverse doi:10.18167/DVN1/EHWIGR

References

- Adamack AT, Gruber B. 2014. PopGenReport: simplifying basic population genetic analyses in R. *Methods Ecol Evol.* 5:384–387.
- Aguilar R, Quesada M, Ashworth L, Herrerias-Diego Y, Lobo J. 2008. Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Mol Ecol.* 17:5177–5188.
- Bacles CF, Jump AS. 2011. Taking a tree's perspective on forest fragmentation genetics. *Trends Plant Sci.* 16:13–18.
- Balogh CM, Barrett SCH. 2018. Genetic and environmental influences on partial self-incompatibility in *Lythrum salicaria* (Lythraceae). *Int J Plant Sci.* 179:423–435.
- Barrett SCH, Kohn JR. 1991. Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants. In: Falk DA and Holsinger KE, editors. *Genetics and conservation in rear plants*. New York: Oxford University Press. p. 3–30.
- Busch JW, Schoen DJ. 2008. The evolution of self-incompatibility when mates are limiting. *Trends Plant Sci.* 13:128–136.
- Cascante A, Quesada M, Lobo JJ, Biología E De, Rica UDC, Jose S, Rica C. 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conserv Biol.* 16:137–147.
- Charlesworth B, Charlesworth B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Ann Rev Ecol Evol Syst.* 18:237–268.
- de Cordemoy EJ. 1895. *Flore de l'île de La Réunion (Phanérogames, Cryptogames vasculaires, Muscinées) avec l'indication des propriétés économiques, et industrielles des plantes*. Klincksieck, Paris. p. 433.
- Debize É. 2007. *Foetidia mauritiana (Lam.) Plan directeur de conservation: outil d'aide à la conservation des espèces végétales menacées d'extinction*. Version 2007 (mise à jour du 3 mai 2007). Conservatoire Botanique National de Mascarin, Saint-Leu, La Réunion. 71pp.
- Dick CW, Etchelecu G, Austerlitz F. 2003. Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. *Mol Ecol.* 12:753–764.
- Dirzo R, Young HS, Mooney HA, Ceballos G. 2011. *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*. Washington, DC: Island Press.
- Eckert CG, Kalisz S, Geber MA, Sargent R, Elle E, Cheptou PO, Goodwillie C, Johnston MO, Kelly JK, Moeller DA, et al. 2010. Plant mating systems in a changing world. *Trends Ecol Evol.* 25:35–43.
- El Mousadik A, Petit RJ. 1996. High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree [*Argania spinosa* (L.) Skeels] endemic to Morocco. *Theor Appl Genet.* 92:832–839.
- Ellstrand NC, Ellam DR. 1993. Population genetic consequences of small population size: implication for plant conservation. *Ann Rev Ecol Evol Syst.* 24:217–242.
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Mol Ecol.* 14:2611–2620.
- Falk DA, Richards CM, Montalvo AM, Knapp EE. 2006. Population and ecological genetics in restoration ecology. *Found Restor Ecol.* 14–41.
- Falush D, Stephens M, Pritchard JK. 2003. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics.* 164:1567–1587.
- Fleming TH, Geiselman C, Kress WJ. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Ann Bot.* 104:1017–1043.
- Friedmann F, Scott AJ. 1990. 93. Lécycythidacées. In Bosser J, Cadet T, Guého J, Marais W, editors. *Flore des Mascareignes: La Réunion, Maurice, Rodri-*

- gues. 90. *Rhizophoracées à 106. Araliacées*. Mauritius: The Sugar Industry, Research Institute. p. 1–7.
- Fuchs EEJ, Lobo JJA, Quesada M. 2003. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conserv Biol*. 17:149–157.
- Goudet J. 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3). Available from: <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html>. Updated from Goudet (1995).
- Guidugli MC, Nazareno AG, Feres JM, Contel EPB, Mestriner MA, Alzate-Marin AL. 2016. Small but not isolated: a population genetic survey of the tropical tree *Cariniana estrellensis* (Lecythidaceae) in a highly fragmented habitat. *Heredity*. 116:1–9.
- Hamilton MB. 2009. *Population genetics*. Chichester: Wiley–Blackwell.
- Hamrick JL. 2004. Response of forest trees to global environmental changes. *For Ecol Manag*. 197:323–335.
- Harrison HB, Saenz-Agudelo P, Planes S, Jones GP, Berumen ML. 2013. Relative accuracy of three common methods of parentage analysis in natural populations. *Mol Ecol*. 22:1158–1170.
- Hedrick PW. 2005. A standardized genetic differentiation measure. *Evolution*. 59:1633–1638.
- Holdridge LR. 1967. *Life zone ecology*. San Rose, CR: Tropical Science Centre.
- Hufford KM, Mazer SJ. 2003. Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of ecological restoration. *Trends Ecol Evol*. 18:147–155.
- Humeau L, Pailler T, Thompson JD. 1999. Cryptic dioecy and leaky dioecy in endemic species of *Dombeya* (Sterculiaceae) on La Reunion. *Am J Bot*. 86:1437–1447.
- Humeau L, Strasberg D, Pailler T. 2003. Dioécie cryptique chez *Geniostoma borbonica*, espèce pionnière endémique de La Réunion. *Can J Bot*. 81:897–904.
- Isagi Y, Saito D, Kawaguchi H, Tateno R, Watanabe S. 2007. Effective pollen dispersal is enhanced by the genetic structure of an *Aesculus turbinata* population. *J Ecol*. 95:983–990.
- Janzen DH. 1988. Tropical dry forests. *Biodiversity*. 130–137.
- Johnson SD, Neal PR, Peter CI, Edwards TJ. 2004. Fruiting failure and limited recruitment in remnant populations of the hawkmoth-pollinated tree *Oxyanthus pyriformis* subsp. *pyriformis* (Rubiaceae). *Biol Conserv*. 120:31–39.
- Jombart T, Ahmed I. 2011. adegenet 1.3-1: new tools for the analysis of genome-wide SNP data. *Bioinformatics*. 27:3070–3071.
- Jombart T. 2008. adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics*. 24:1403–1405.
- Jombart T, Devillard S, Balloux F. 2010. Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genet*. 11:94.
- Jones AG, Small CM, Paczolt KA, Ratterman NL. 2010. A practical guide to methods of parentage analysis. *Mol Ecol Resour*. 10:6–30.
- Jones OR, Wang J. 2010. COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Mol Ecol Resour*. 10:551–555.
- Kramer AT, Ison JL, Ashley MV, Howe HF. 2008. The paradox of forest fragmentation genetics. *Conserv Biol*. 22:878–885.
- Labat J, Viscardi G. 2011. Une nouvelle espèce de *Foetidia* (Lecythidaceae, sous-famille Foetidioidae) en danger critique d'extinction récemment découverte à Mayotte, archipel des Comores. *Adansonia*. 33:263–269.
- Lagache L, Klein EK, Guichoux E, Petit RJ. 2013. Fine-scale environmental control of hybridization in oaks. *Mol Ecol*. 22:423–436.
- Lanux J-BF de. 1772. [letter on rousettes and rougettes]. Published pp. 253–262 in Buffon. 1776. *Histoire naturelle générale et particulière, servant de suite à l'histoire des animaux quadrupèdes. Supplément*, vol. 3. Paris: Imprimerie Royale [reprinted 1979 in Info-Nature, Ile Réunion 17:35–41 & edited, in Probst JM, Brial P. 2002. Récits anciens de naturalistes à l'île Bourbon. Le premier guide des espèces disparues de La Réunion (reptiles, oiseaux, mammifères). Le Port, Réunion : Association Nature et Patrimoine. 112pp].
- Lindenmayer DB, Fischer J. 2013. *Habitat fragmentation and landscape change: an ecological and conservation synthesis*. Washington, DC: Island Press.
- Lira CF, Cardoso SR, Ferreira PC, Cardoso MA, Provan J. 2003. Long-term population isolation in the endangered tropical tree species *Caesalpinia echinata* Lam. revealed by chloroplast microsatellites. *Mol Ecol*. 12:3219–3225.
- Litrico I, Ronfort J, Verlaque R, Thompson JD. 2005. Spatial structure of genetic variation and primary succession in the pioneer tree species *Antirhea borbonica* on La Réunion. *Mol Ecol*. 14:1575–1584.
- Lowe AJ, Boshier D, Ward M, Bacles CF, Navarro C. 2005. Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees. *Heredity (Edinb)*. 95:255–273.
- Marschner IC. 2011. glm2: fitting generalized linear models with convergence problems. *R J*. 3:12.
- Martos F, Lebreton G, Rivière E, Humeau L, Chevallier M-H. 2016. Microsatellites in the tree *Foetidia mauritiana* (Lecythidaceae) and utility in other *Foetidia* taxa from the Mascarene islands. *Appl Plant Sci*. 4:1600034.
- Meirmans PG, Hedrick PW. 2011. Assessing population structure: F(ST) and related measures. *Mol Ecol Resour*. 11:5–18.
- Moracho E, Moreno G, Jordano P, Hampe A. 2016. Unusually limited pollen dispersal and connectivity of Pedunculate oak (*Quercus robur*) refugial populations at the species' southern range margin. *Mol Ecol*. 25:3319–3331.
- Mori SA, Smith NP, Prance GT. 2010. *The Lecythidaceae pages*. Bronx (NY): The New York Botanical Garden. Available from: <http://sweetgum.nybg.org/lp/index.php>
- Murphy PG, Lugo AE. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Ann Rev Ecol Evol Syst*. 17:67–88.
- Nason JD, Hamrick JL. 1997. Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: two case studies of neotropical canopy trees. *J Hered*. 88:264–276.
- Nei M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 70:3321–3323.
- Noreen AM, Niissalo MA, Lum SK, Webb EL. 2016. Persistence of long-distance, insect-mediated pollen movement for a tropical canopy tree species in remnant forest patches in an urban landscape. *Heredity (Edinb)*. 117:472–480.
- Olson DM, Dinerstein E. 2002. The Global 200: priority ecoregions for global conservation. *Ann Mo Bot Gard*. 89:199–224.
- Page W, D'Argent GA. 1997. *A vegetation survey of Mauritius (Indian Ocean) to identify priority rainforest areas for conservation management*. Mauritius: IUCN/MWF report.
- Peakall R, Smouse PE. 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Mol Ecol Notes*. 6:288–295.
- Peng Y, Morales L, Hensen I, Renison D. 2016. No effect of elevation and fragmentation on genetic diversity and structure in *Polylepis australis* trees from central Argentina. *Austral Ecol*. 42:288–296.
- Petit RJ, Hampe A. 2006. Some evolutionary consequences of being a tree. *Annu Rev Ecol Evol Syst*. 37:187–214.
- Porcher E, Lande R. 2005. Loss of gametophytic self-incompatibility with evolution of inbreeding depression. *Evolution*. 59:46–60.
- Prance GT. 2008. A revision of *Foetidia* (Lecythidaceae subfamily Foetidioidae). *Brittonia*. 60:336–348.
- Prance GT, Mori SA. 2004. Lecythidaceae. In: Kubitzki K, editor. *The families and genera of vascular plants. VI. Flowering plants. Dicotyledons*. Berlin: Springer-Verlag. p. 221–232.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*. 155:945–959.
- Quesada M, Stoner KE, Lobo JA, Herrerías-Diego Y, Palacios-Guevara C, Munguía-Rosas MA., ... Rosas-Guerrero V. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated bombacaceous trees. *Biotropica*. 36:131–138.
- Raymond M, Rousset F. 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J Hered*. 86:248–249.
- Ritland K. 1990. A series of FORTAN computer programs for estimating plant mating systems. *J Hered*. 81:236–237.
- Ritland K. 1996. Estimators for pairwise relatedness and individual inbreeding coefficients. *Genet Res*. 67:175–185. doi:10.1017/S0016672300033620
- Ritland K. 2002. Extensions of models for the estimation of mating systems using n independent loci. *Heredity*. 88:221–228.

- Rivière J-N, Schmitt L. 2004. Multiplication d'espèces forestières indigènes de la Réunion. Editions CIRAD, Saint-Denis, Reunion Island.
- Rousset F. 2008. genepop'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Mol Ecol Resour.* 8:103–106.
- Sarrailh JM, Madaule T, Rivière JN. 2008. Étude de la forêt semi-sèche de la réunion: application à la réhabilitation de la flore indigène. *Boi For Trop.* 296:57–69.
- Saunders DA, Hobbs RJ, Margules CR. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv Biol.* 5:18–32.
- Seltmann P, Cocucci A, Renison D, Cierjacks A, Hensen I. 2009. Mating system, outcrossing distance effects and pollen availability in the wind-pollinated tree line species *Polylepis australis* BITT (Rosaceae). *Basic Appl Ecol.* 10:52–60.
- Strasberg D, Rouget M, Richardson DM, Baret S, Dupont J, Cowling RM. 2005. An assessment of habitat diversity and transformation on La Reunion (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a basis for identifying broad-scale conservation priorities. *Biodivers Conserv.* 14:3015–3032.
- Tallmon DA, Luikart G, Waples RS. 2004. The alluring simplicity and complex reality of genetic rescue. *Trends Ecol Evol.* 19:489–496.
- Thomas E, Jalonen R, Loo J, Boshier D, Gallo L, Cavers S, ... Bozzano M. 2014. Genetic considerations in ecosystem restoration using native tree species. *For Ecol Manag.* 333:66–75.
- UICN France, FCBN, MNHN. 2012. *La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre flore vasculaire de France métropolitaine : premiers résultats pour 1000 espèces, sous-espèces et variétés.* France: UICN France, FCBN, MNHN.
- Van Etten ML, Tate JA, Anderson SH, Kelly D, Ladley JJ, Merrett MF, ... Robertson AW. 2015. The compounding effects of high pollen limitation, selfing rates and inbreeding depression leave a New Zealand tree with few viable offspring. *Ann Bot.* 11:833–843.
- Van Oosterhout C, Hutchinson WE, Wills DPM, Shipley P. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Mol Ecol Notes.* 4:535–538.
- Visscher P, Seeley T. 1982. Foraging strategy of honeybee colonies in a temperate deciduous forest. *Ecology.* 63:1790–1801.
- Walter KS, Gillett HJ, editors. 1998. *1997 IUCN red list of threatened plants.* Gland: World Conservation Monitoring Center, IUCN.
- Ward M, Ward M, Johnson SD, Johnson SD. 2005. Pollen limitation and demographic structure in small fragmented populations of *Brunsvigia radulosa* (Amaryllidaceae). *Oikos.* 108:253–262.
- Weir BS, Cockerham CC. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution.* 38:1358–1370.
- Westerkamp C. 1991. Honeybees are poor pollinators—why? *Plant Syst Evol.* 177:71–75.
- White, GM, Boshier D. 2000. Fragmentation in Central American dry forests: Genetic impacts on *Swietenia humilis*. In: Young AG, Clarke GM, editors, *Genetics, Demography and Viability of Fragmented Populations* (Conservation Biology, pp. 293–312). Cambridge: Cambridge University Press.
- White GM, Boshier DH, Powell W. 2002. Increased pollen flow counteracts fragmentation in a tropical dry forest: an example from *Swietenia humilis* Zuccarini. *Proc Natl Acad Sci USA.* 99:2038–2042.
- Winter DJ. 2012. MMOD: an R library for the calculation of population differentiation statistics. *Mol Ecol Resour.* 12:1158–1160.
- Wotton DM, Kelly D. 2011. Frugivore loss limits recruitment of large-seeded trees. *Proc Biol Sci.* 278:3345–3354.
- Young A, Boyle T, Brown T. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends Ecol Evol.* 11:413–418.

A.2 Tableaux

Species	Reconstitution (periods)			Enforcement (sites)				Total
	N1	N2	N3	S5(C)	S5(P)	S7	S2	
<i>Abutilon exstipulare</i>	750	1130	820				26	2726
<i>Antirhea borbonica</i>	511	572		20	264		68	1435
<i>Aphloia theiformis</i>	353	52		50	318		27	800
<i>Caesalpinia bonduc</i>		89	9				10	108
<i>Cassine orientalis</i>		22						22
<i>Coptosperma borbonica</i>		364	120				14	498
<i>Cossinia pinnata</i>	1087	2232	560	75	690		105	4749
<i>Croton mauritianus</i>	840	209	7	15	105		8	1184
<i>Dictyosperma album</i>		136	24				6	166
<i>Diospyros borbonica</i>	125	742	20		30		45	962
<i>Dodonea viscosa</i>	3145	3768	500	85	750		101	8349
<i>Dombeya acutangula</i>	3856	2691	1500	25	267		141	8480
<i>Dombeya populnea</i>				15	120			135
<i>Doratoxylon apetalum</i>	2593	4808	250		126		156	7933
<i>Dracaena reflexa</i>	832	1110	120	20	300		51	2433
<i>Erythroxylum hypericifolium</i>	32	48	119				6	205
<i>Erythroxylum sideroxyloides</i>		24	5				2	31
<i>Eugenia buxifolia</i>	213	3152	570	30	246		121	4332
<i>Fernelia buxifolia</i>	2182	1938	904				103	5127
<i>Ficus reflexa</i>	310	1580	310	10	58		79	2347
<i>Ficus rubra</i>	1029	1488	286		120		74	2997
<i>Foetidia mauritiana</i>	172	134	57	10	30		8	411
<i>Hibiscus columnaris</i>	802	293	327				17	1439
<i>Indigofera amnoxylum</i>	314	77	39	30	249			709
<i>Latania lontaroides</i>	172	343	60				15	590
<i>Mimusops balata</i>	41	372	15		45		35	508
<i>Molinaea alternifolia</i>		153	10				15	178
<i>Obetia ficifolia</i>	522	1256	200			15	124	2117
<i>Olea europaea</i>		502	140				26	668
<i>Olea lancea</i>		1						1
<i>Phyllanthus casticum</i>	3563	4866	1156				204	9789
<i>Pittosporum senacia</i>	99	352	51	15	129		17	663
<i>Pleurostyliya pachyploea</i>		48	29					77
<i>Polyscias cutispongia</i>	223	140	43				8	414
<i>Poupartia borbonica</i>	220	1061	50	10	15		41	1397
<i>Pouzolzia laevigata</i>	1192	879	250	40	417		55	2833
<i>Ruizia cordata</i>	836	374	291				18	1519
<i>Scolopia heterophylla</i>		86	143				11	240

<i>Scutia myrtina</i>	488	548	3	33	19	1091
<i>Securinega durissima</i>	764	1564	190	170	105	2793
<i>Stillingia lineata</i>	213	105	17			335
<i>Tabernaemontana persicariifolia</i>		2			2	4
<i>Terminalia bentzoë</i>	1746	2855	464		105	5170
<i>Toddalia asiatica</i>		3	3			6
<i>Turraea thouarsiana</i>	31	380		18	21	450
<i>Vepris lanceolata</i>	370	144	154			668
<i>Volkameria heterophylla</i>	374	67	184		6	631
<i>Zanthoxylum heterophyllum</i>			24			24

TABLEAU A.1 – Numbers of planted individuals per species and planting period for the reforestation and population enforcement parts of the COREXERUN program.

Code	Nom scientifique	Groupe	Menace
ABUEXS	<i>Abutilon exstipulare</i>	Pionnière (Post pionnière)	EN
ANTBOR	<i>Antirhea borbonica</i>	Forestière (Nomade forestière)	LC
APHTHE	<i>Aphloia theiformis</i>	Forestière (Nomade forestière)	LC
CAEBON	<i>Caesalpinia bonduc</i>	Pionnière	VU
CASORI	<i>Cassine orientalis</i>	Dryade	LC
COPBOR	<i>Coptosperma borbonica</i>	Pionnière (Post pionnière)	EN
COSPIN	<i>Cossinia pinnata</i>	Pionnière (Post pionnière)	LC
CROMAU*	<i>Croton mauritianus</i>	Pionnière (Post pionnière)	CR
DICALB	<i>Dictyosperma album</i>	Inconnu	CR
DIOBOR	<i>Diospyros borbonica</i>	Dryade	VU
DODVIS	<i>Dodonaea viscosa</i>	Pionnière (Nomade pionnière)	LC
DOMACU	<i>Dombeya acutangula</i>	Pionnière (Post pionnière)	VU
DOMPOP*	<i>Dombeya populnea</i>	Pionnière (Post pionnière)	CR
DORAPE	<i>Doratoxylon apetalum</i>	Forestière	LC
DRAREF	<i>Dracaena reflexa</i>	Forestière	LC
ERYHYP*	<i>Erythroxylum hypericifolium</i>	Forestière (Nomade forestière)	VU
ERYSID	<i>Erythroxylum sideroxyloides</i>	Forestière (Nomade forestière)	VU
EUGBUX	<i>Eugenia buxifolia</i>	Dryade	LC
FERBUX	<i>Fernelia buxifolia</i>	Forestière (Nomade forestière)	EN
FICREF	<i>Ficus reflexa</i>	Inconnu	LC
FICRUB	<i>Ficus rubra</i>	Inconnu	LC
FOEMAU*	<i>Foetidia mauritiana</i>	Dryade	CR
HIBCOL*	<i>Hibiscus columnaris</i>	Pionnière (Post pionnière)	CR
INDAMM*	<i>Indigofera amnoxylum</i>	Pionnière (Post pionnière)	CR
LATLON	<i>Latania lontaroides</i>	Dryade	CR
MIMBAL	<i>Mimusops balata</i>	Dryade	LC
MOLALT	<i>Molinaea alternifolia</i>	Pionnière (Nomade pionnière)	LC

OBEFIC*	<i>Obetia ficifolia</i>	Pionnière	CR
OLEEUA	<i>Olea europaea</i> var. <i>africana</i>	Pionnière (Post pionnière)	LC
OLEEUR	<i>Olea europaea</i>	Pionnière (Post pionnière)	LC
PHYCAS	<i>Phyllanthus casticum</i>	Pionnière (Nomade pionnière)	LC
PITSEN	<i>Pittosporum senacia</i>	Pionnière (Nomade pionnière)	LC
PLEPAC	<i>Pleurostylia pachyphloea</i>	Pionnière (Post pionnière)	LC
POLCUT*	<i>Polyscias cutispongia</i>	Forestière (Nomade forestière)	CR
POUBOR*	<i>Poupartia borbonica</i>	Dryade	CR
POULAE	<i>Pouzolzia laevigata</i>	Pionnière	LC
RUICOR*	<i>Ruizia cordata</i>	Pionnière (Post pionnière)	CR
SCOHET*	<i>Scolopia heterophylla</i>	Pionnière (Post pionnière)	EN
SCUMYR	<i>Scutia myrtina</i>	<i>Inconnu</i>	LC
SECDUR	<i>Securinega durissima</i>	Pionnière (Nomade pionnière)	LC
STILIN*	<i>Stillingia lineata</i>	Pionnière (Post pionnière)	CR
TARPER*	<i>Tabernaemontana persicariifolia</i>	Nomade	CR
TERBEN	<i>Terminalia bentzoë</i>	Pionnière (Post pionnière)	CR
TODASI	<i>Toddalia asiatica</i>	<i>Inconnu</i>	LC
TURTHO	<i>Turraea thouarsiana</i>	Pionnière (Nomade pionnière)	LC
VEPLAN	<i>Vepris lanceolata</i>	<i>Inconnu</i>	VU
VOLHET*	<i>Volkameria heterophylla</i>	Pionnière (Nomade pionnière)	CR
ZANHET	<i>Zanthoxylum heterophyllum</i>	<i>Inconnu</i>	EN

TABLEAU A.2 – Tableau récapitulatif des espèces réintroduites lors du programme LIFE+/COREXERUN . Code : utilisé pour repérer les espèces dans les tableaux et figures, 3 premières lettres du nom de genre + 3 premières lettres du nom d'espèce, Groupe : groupe écologique, trois groupes sont retenus par rapport à la classification indiquée entre parenthèses par Sarrailh et al. (2007), Menace : catégorie [Union Internationale pour la Conservation de la Nature \(UICN\)](#) pour le territoire de La Réunion (UICN France, 2015), EN : en danger, LC : préoccupation mineure, VU : vulnérable, CR : en danger critique d'extinction. * : indique les espèces protégées faisant l'objet d'une demande de dérogation au [Conseil National de Protection de la Nature \(CNP\)](#)

A.3 Figures

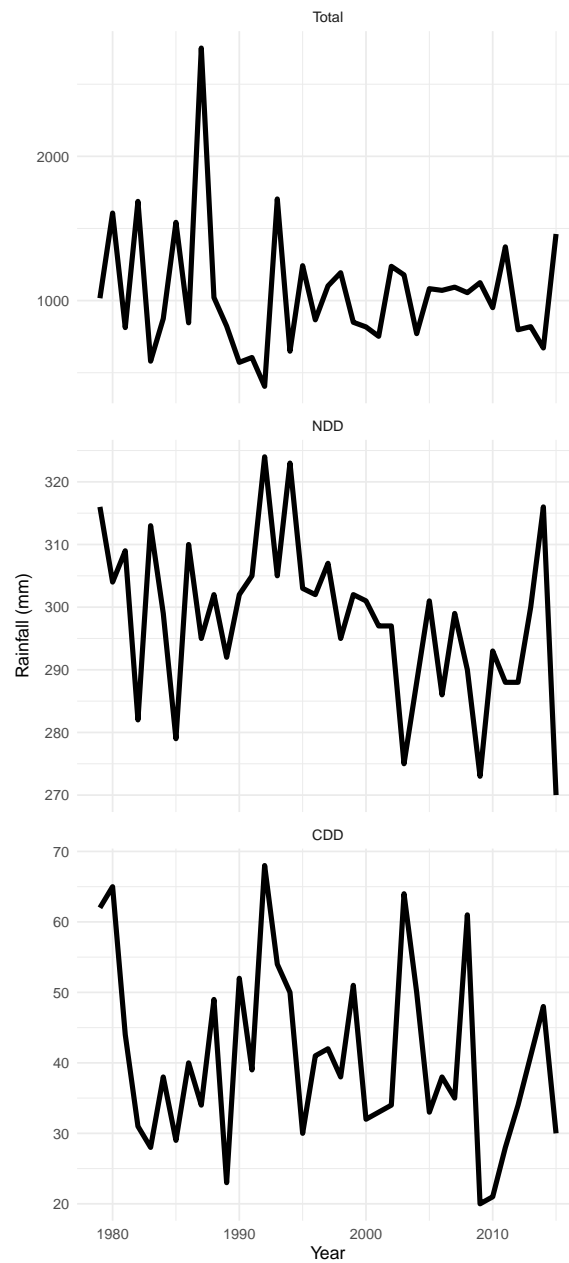


FIGURE A.1 – Time series of annual rainfall from 1979 to 2015 based on daily measures. Total : total rainfall amount for the given month, NDD : number of dry days (rainfall below 1 mm), CDD : maximum number of consecutive dry days observed.

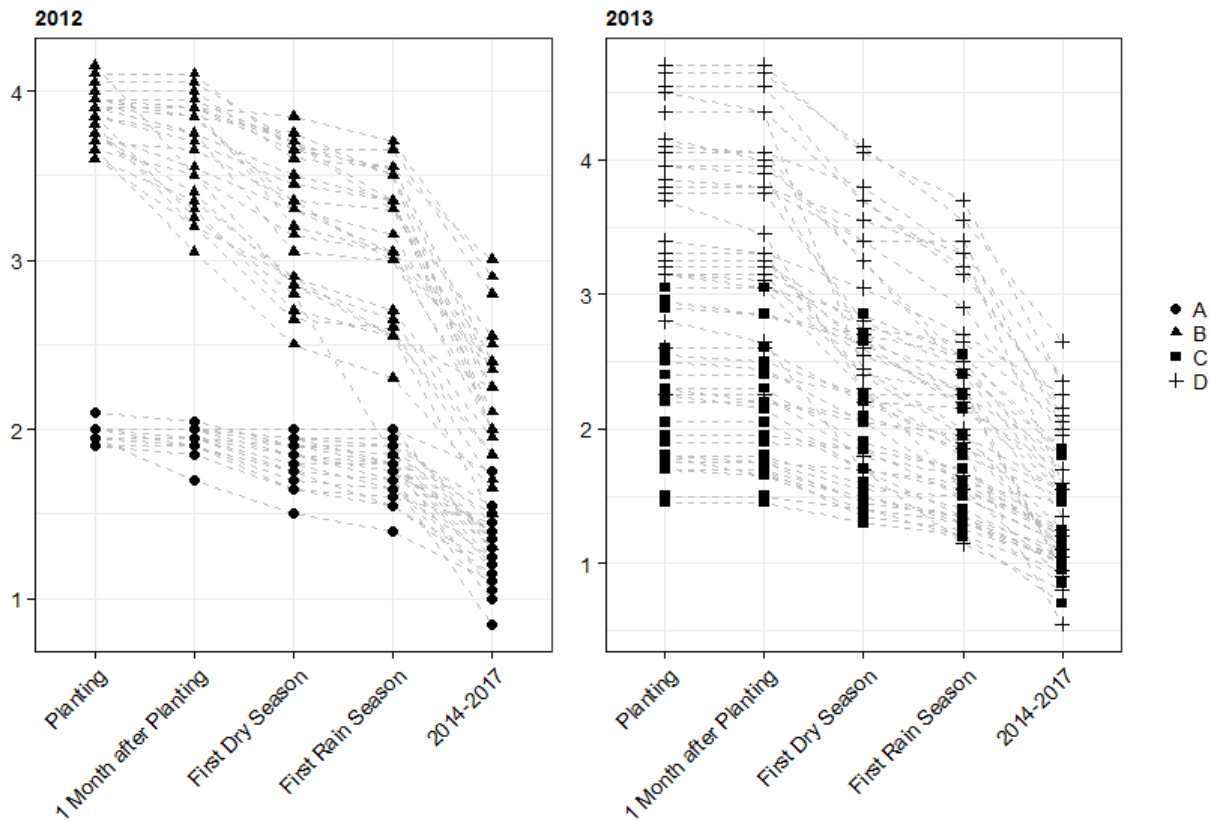


FIGURE A.2 – Stem density at plot levels for each planting modalities through key periods from planting to 2017. Stem density (ind/m²) was calculated using the number of the surviving individuals at the beginning of each period divided by the plot area (20m²). This figure illustrates the difficulties of valorising restoration works into scientific analysis, as planting modalities C and D were designed to be respectively at planting densities of 2 and 4 ind/m².

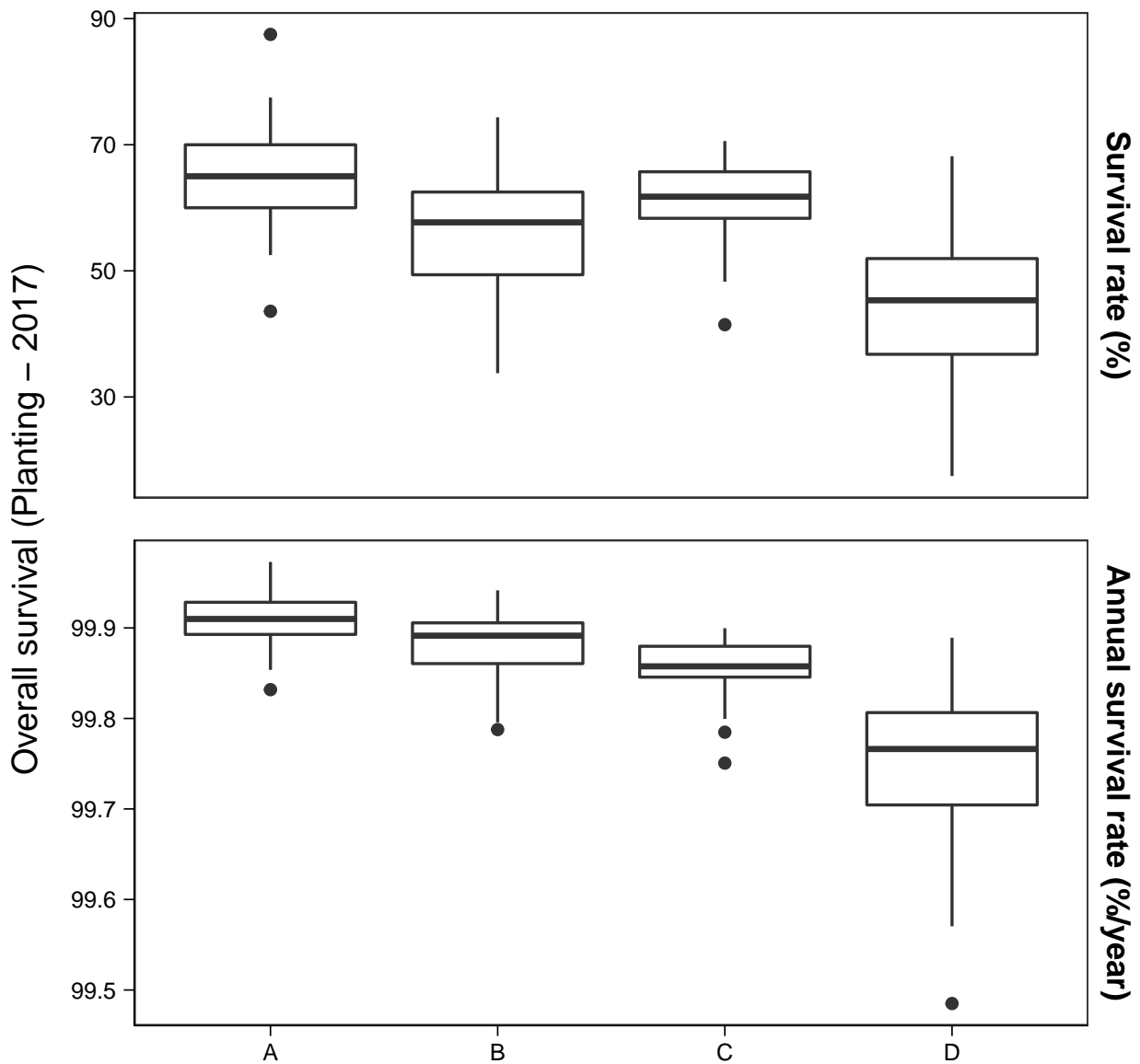


FIGURE A.3 – Average survival recorded for all planting protocols of the COREXERUN Life + program from planting to the last census in 2017. Densities of 2 or 4 stems per m^2 were experimented in 2012 with respectively planting modalities A and B and in 2013 with C and D. Since census intervals are varying, annual survival rate, calculated following Sheil et al. (1995), is given to allow comparisons between modalities.

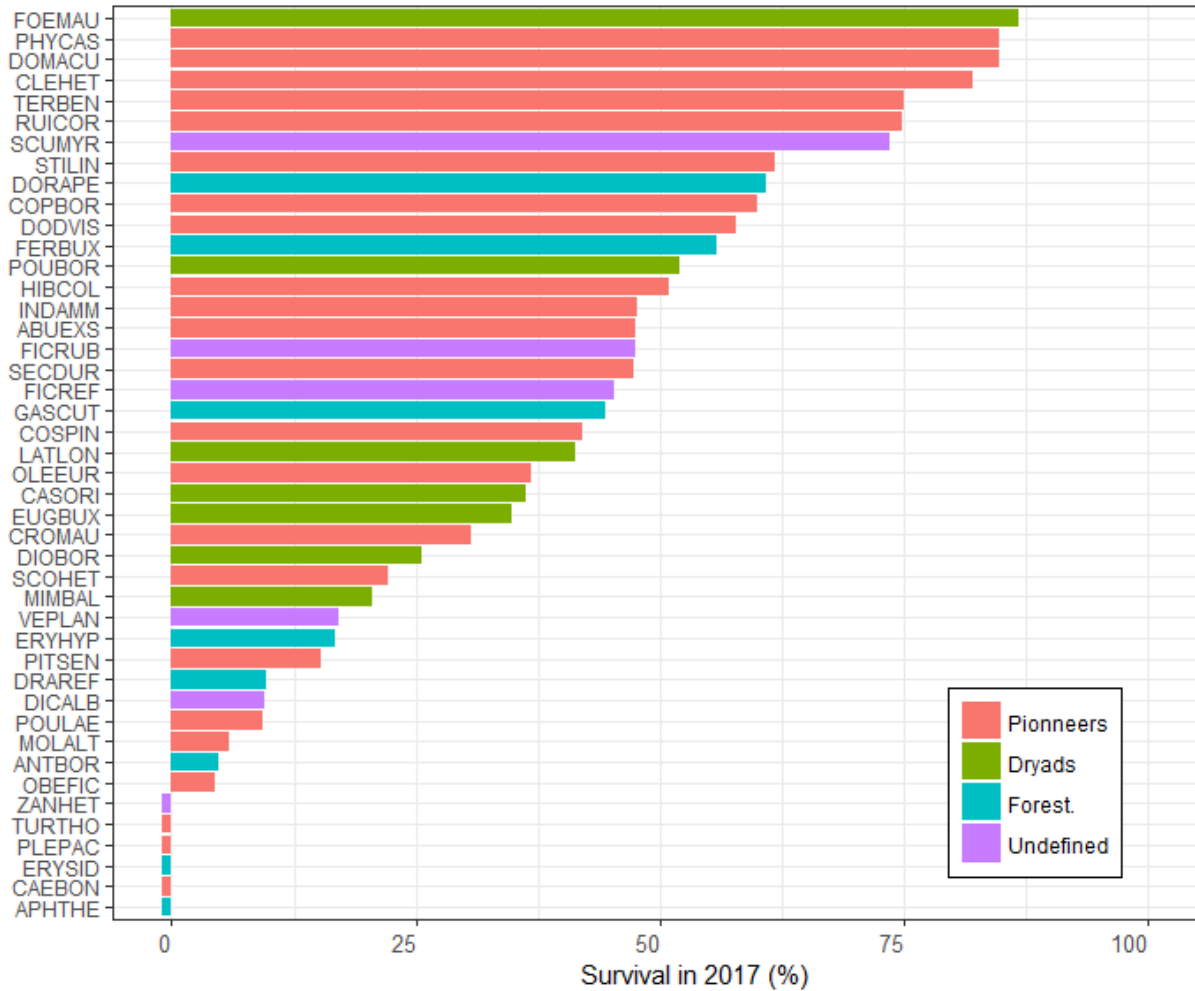


FIGURE A.4 – Average survival of the 44 natives tree species reintroduced during the COREXERUN Life + program. Ecological succession groups are given in colors.

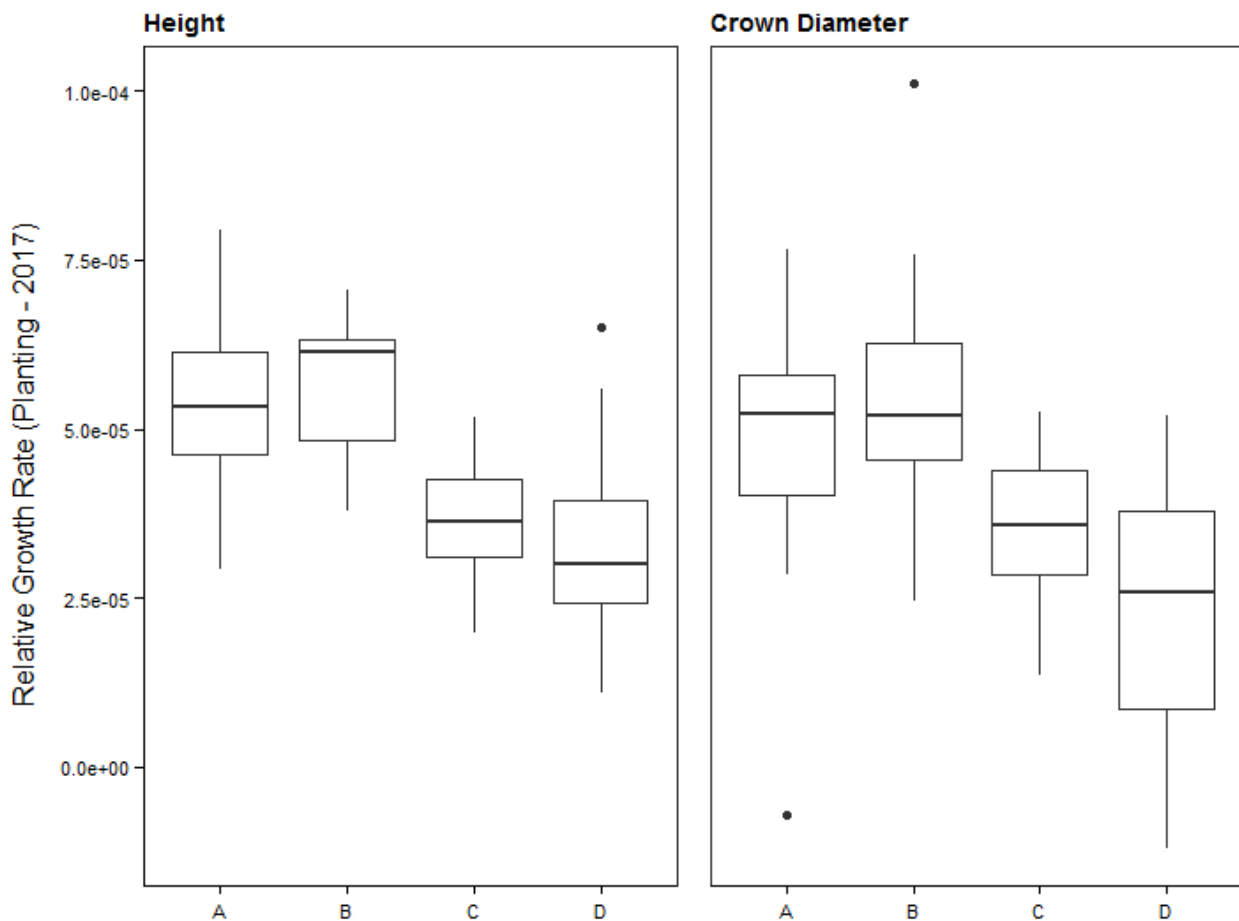


FIGURE A.5 – Average relative growth rate per planting protocol for height and crown diameter, from planting to the last census in 2017. Densities of 2 or 4 stems per m² were experimented in 2012 with respectively planting protocols A and B and in 2013 with C and D.

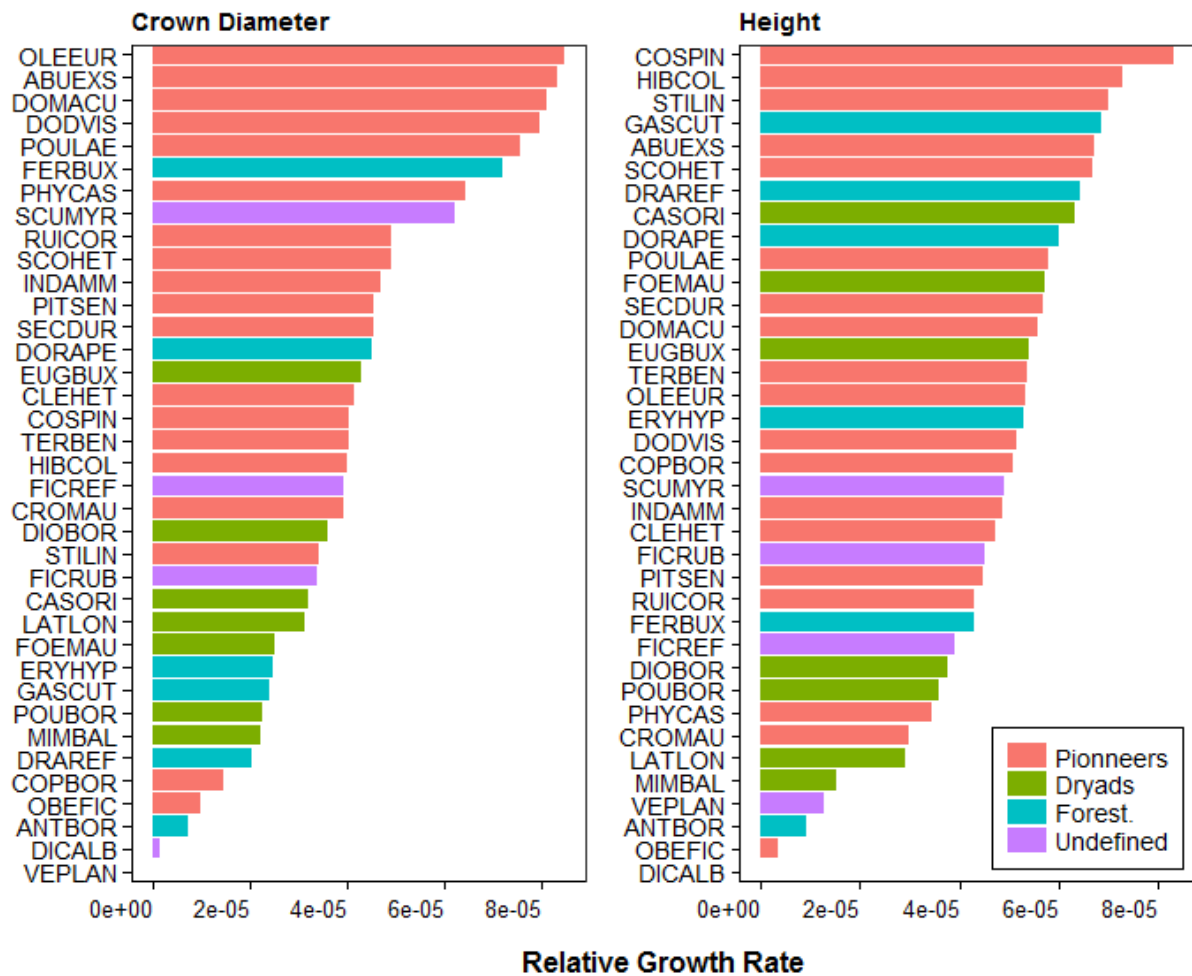


FIGURE A.6 – Average relative growth rate of 38 natives tree species reintroduced during the COREXERUN Life + program. Only 38 species are given since six have not survived on the site. Ecological succession groups are given in colors.

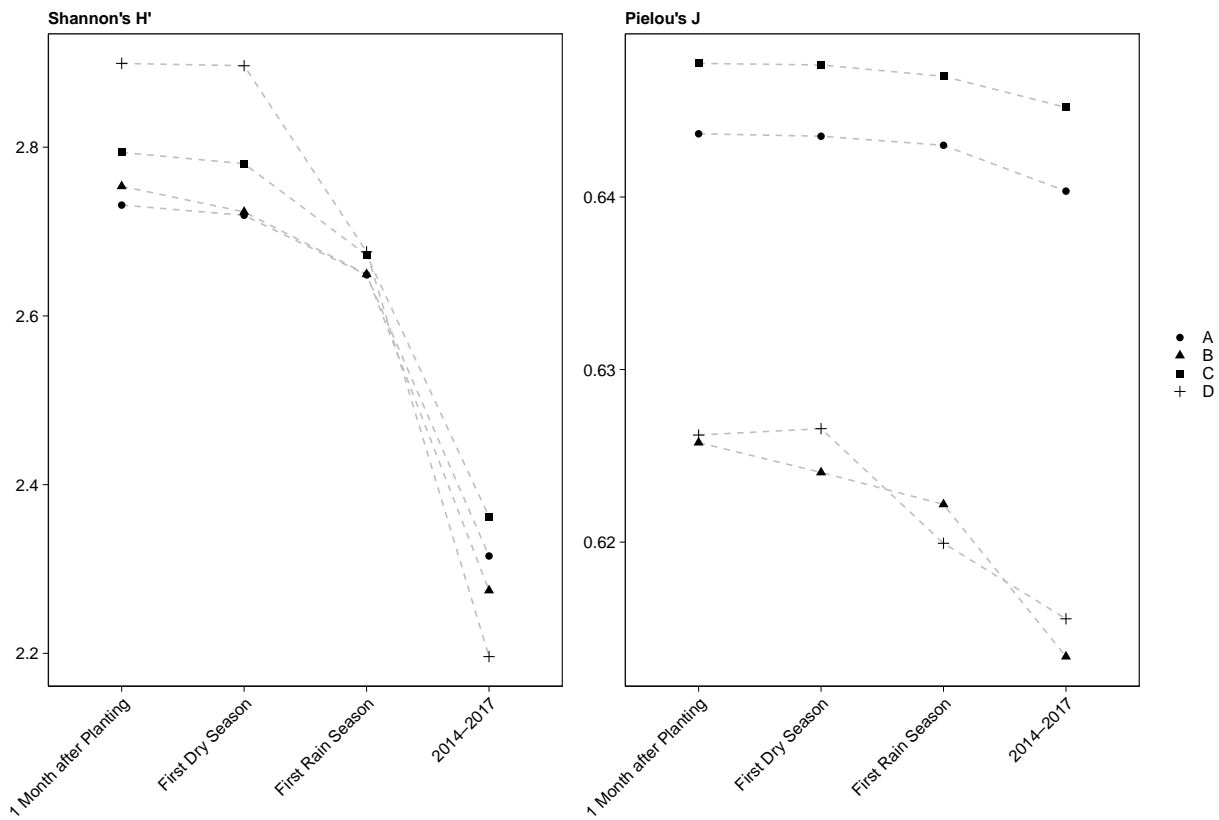


FIGURE A.7 – Average values of the exponential value of Shannon’s diversity index (H) and Pielou’s evenness (J) for each planting modalities through key periods from 2009 to 2017. Densities of 2 or 4 stems per m² were experimented in 2012 with respectively planting modalities A and B and in 2013 with C and D.

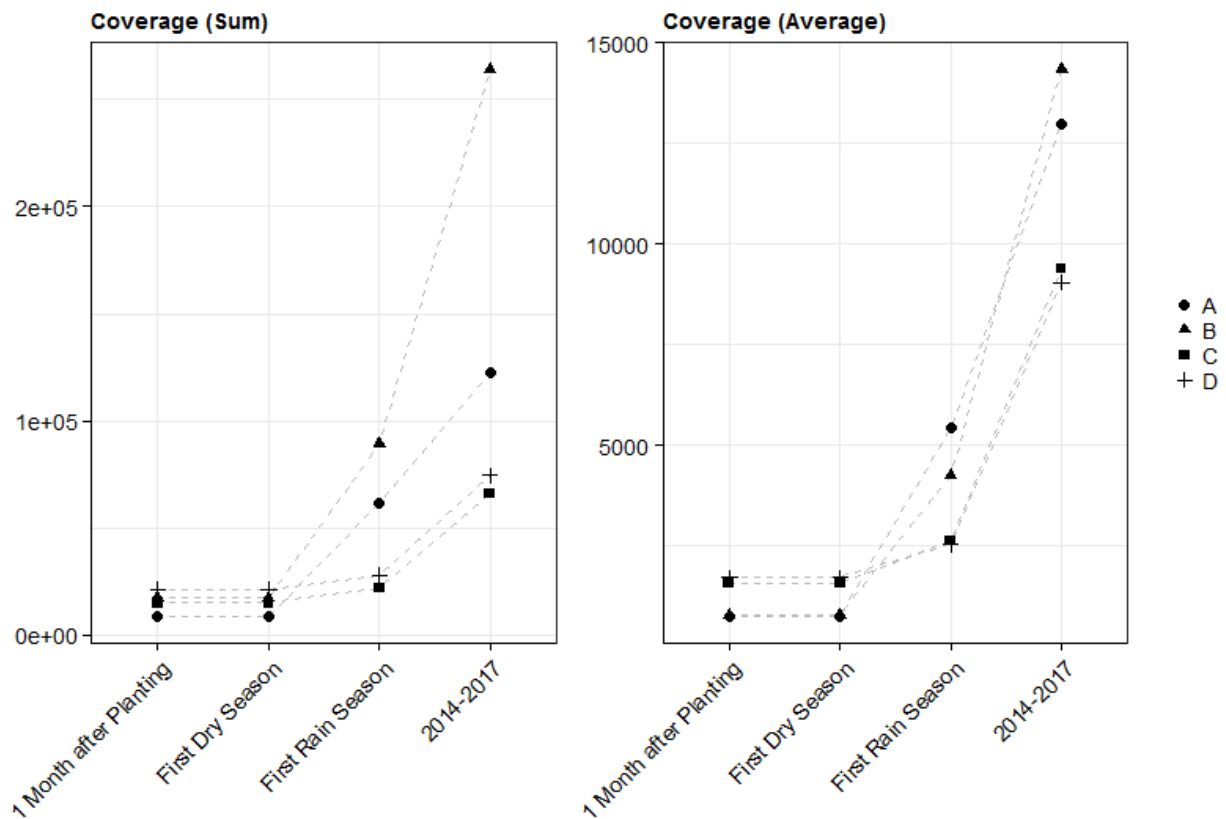


FIGURE A.8 – Average values of coverage at plot levels for each planting protocol through key periods from 2009 to 2017. Coverage values were calculated at plot levels using the calculated area of the crown of three of each seedling from the most common planted species : *Dodonea viscosa* Jacq. (Sapindaceae), *Dombeya acutangula* Cav. (Malvaceae) and *Terminalia bentzoë* (L.) L. f (Combretaceae). Average values resulting only in the sum of those indexes at plot scale are given on the left part, while those resulting in the mean value (weighed by the number of individuals) are given on the right. Densities of 2 or 4 stems per m² were experimented in 2012 with respectively planting modalities A and B and in 2013 with C and D.

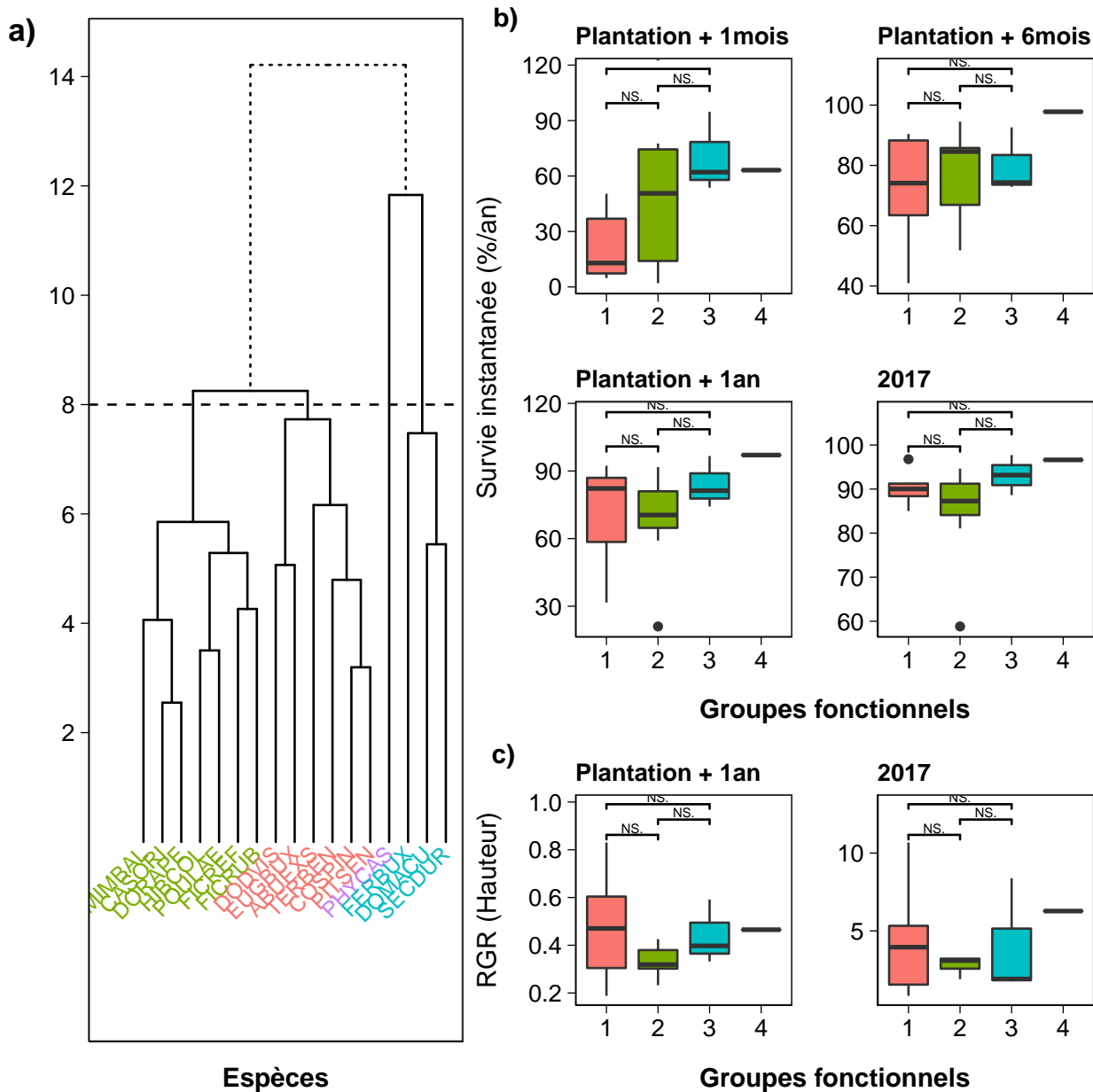


FIGURE A.9 – Taux de survie et croissance des groupes fonctionnels d’après les valeurs de traits spécifiques au stade plantule. *a)* Les groupes fonctionnels sont déterminés par classification hiérarchique selon la méthode de Ward ($k = 4$), implémentée par la fonction *dbFD* du package *FD* version 1.0-12 (Laliberte et Legendre, 2010). Les taux de survie *b)* et de croissance en hauteur *c)* sont présentés ainsi que les résultats des tests de Wilcoxon entre les groupes (* : $0,01 < P < 0,05$; NS : $P > 0,05$)

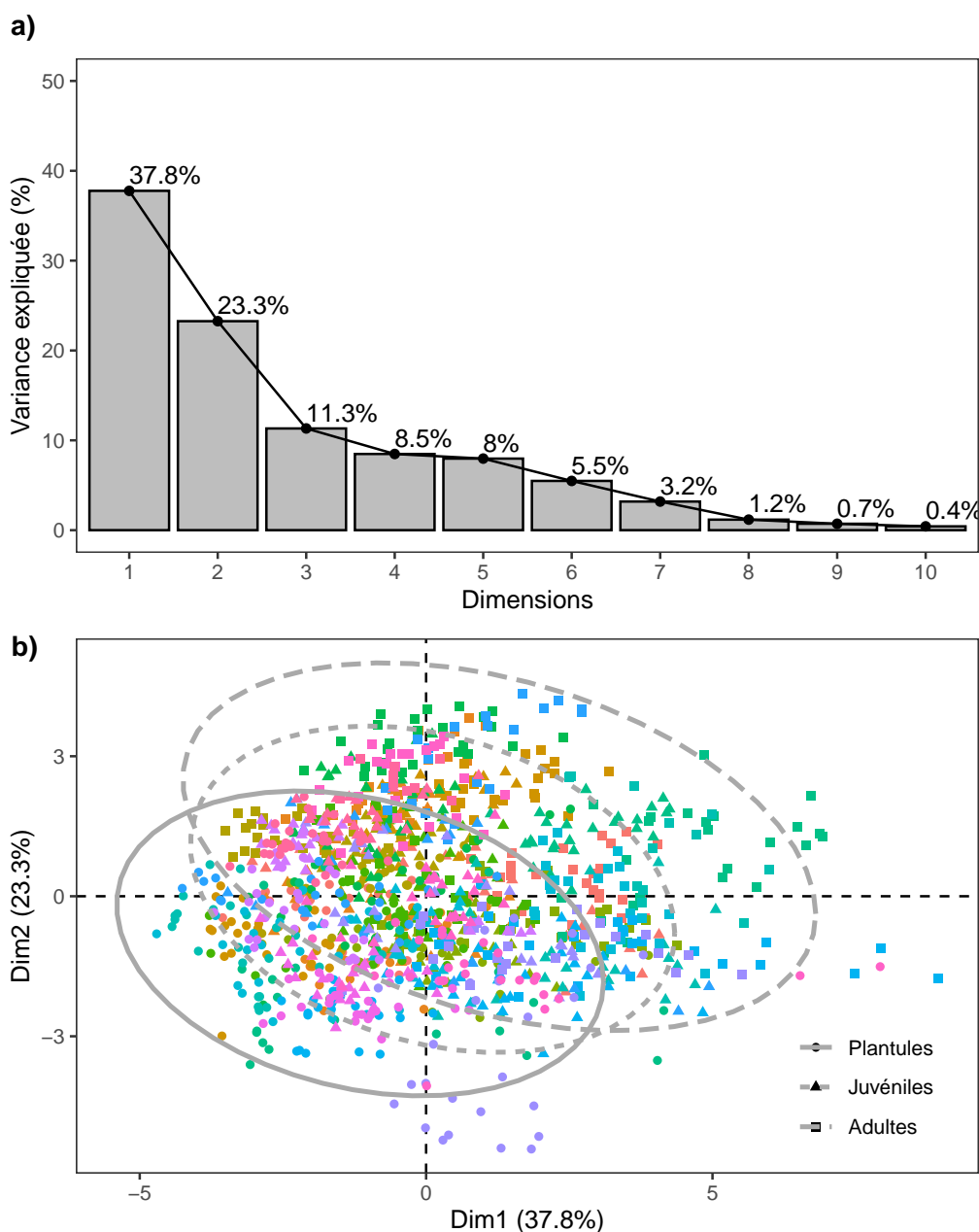


FIGURE A.10 – Résultat de l'analyse en composantes principales des traits des individus échantillonnés. *a)* Les deux premiers axes expliquent à eux deux 61,1 % de la variance. *b)* Répartition des individus appartenant à trois stades de développement en fonction des deux premiers axes. Les ellipses sont tracées selon une distribution normale multivariée des valeurs en fonction du barycentre de chaque stade de développement. Le stade de développement et l'espèce de chaque individu sont représentés respectivement par une forme et par une couleur.

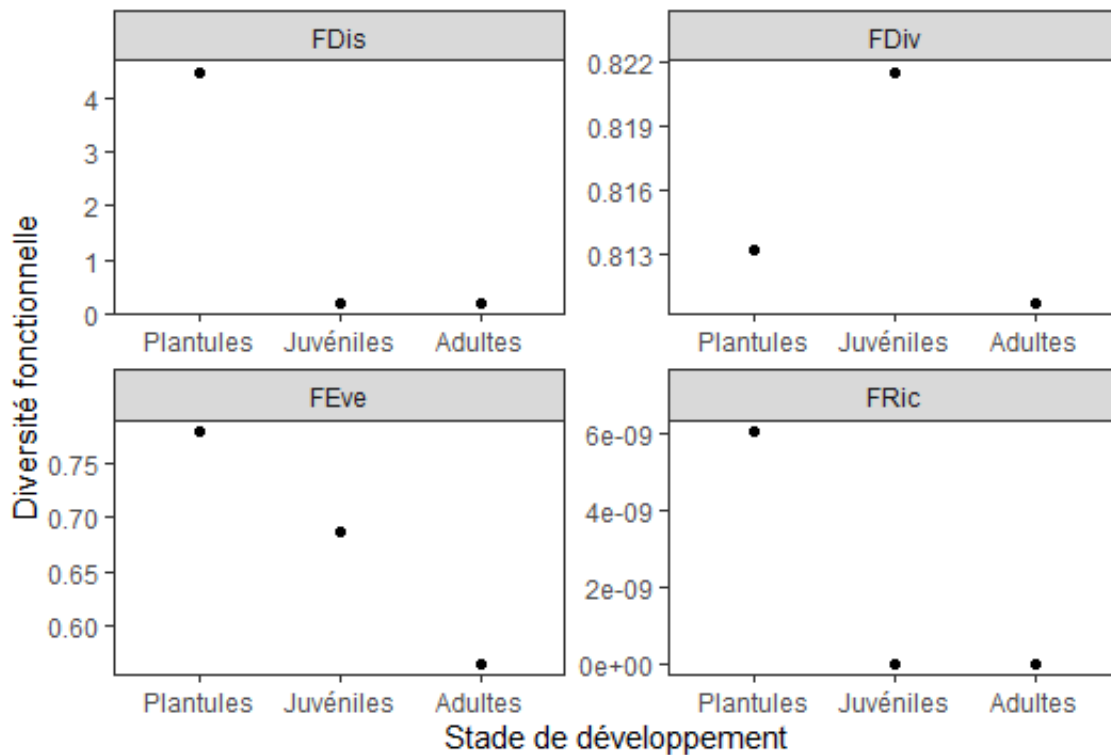


FIGURE A.11 – Évolution des indices de diversité fonctionnelle classique dans les communautés à divers stades de développement. La divergence fonctionnelle (FDiv), l'équitabilité fonctionnelle (FEve) ainsi que la richesse fonctionnelle (FRic) sont présentés ainsi que la dispersion fonctionnelle (FDIs) (Laliberte et Legendre, 2010). Ces indices ont été calculés pour des communautés d'individus à différents stades. Les traits ont été prélevés en 2017 sur des individus au stade de Plantule (en pépinière), au stade Juvénile (sur les parcelles de revégétalisation) et au stade Adulte (en milieu naturel).

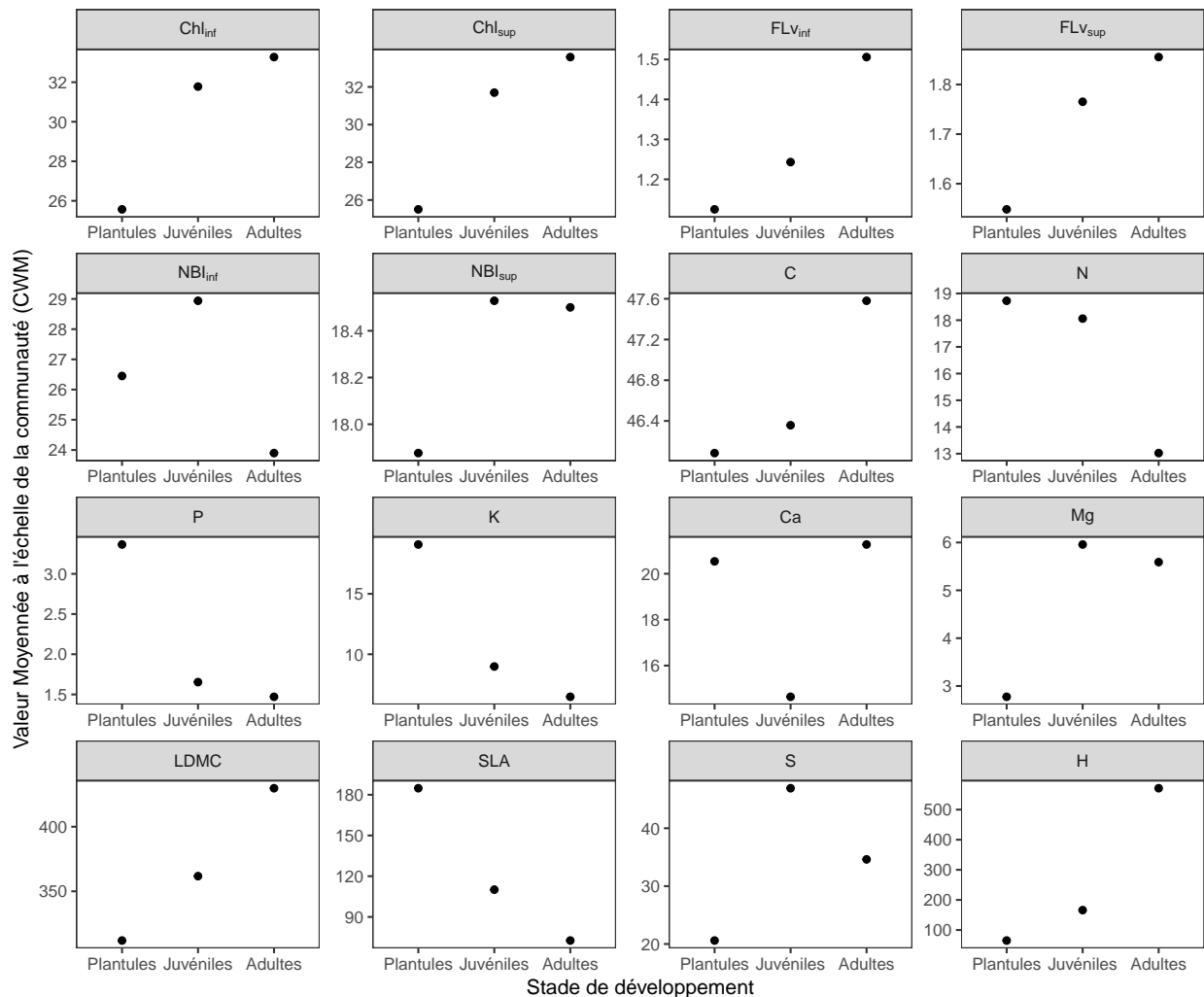
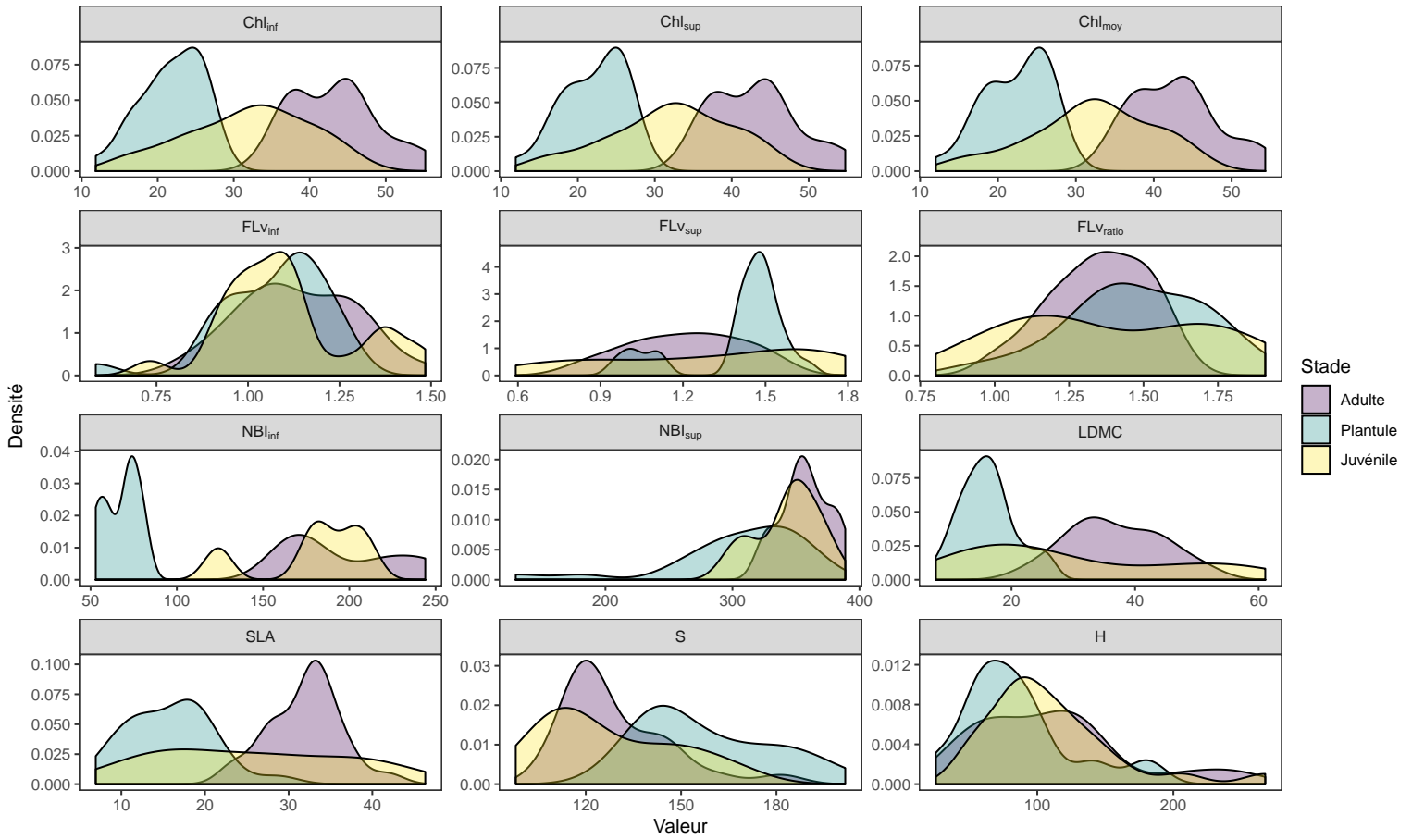


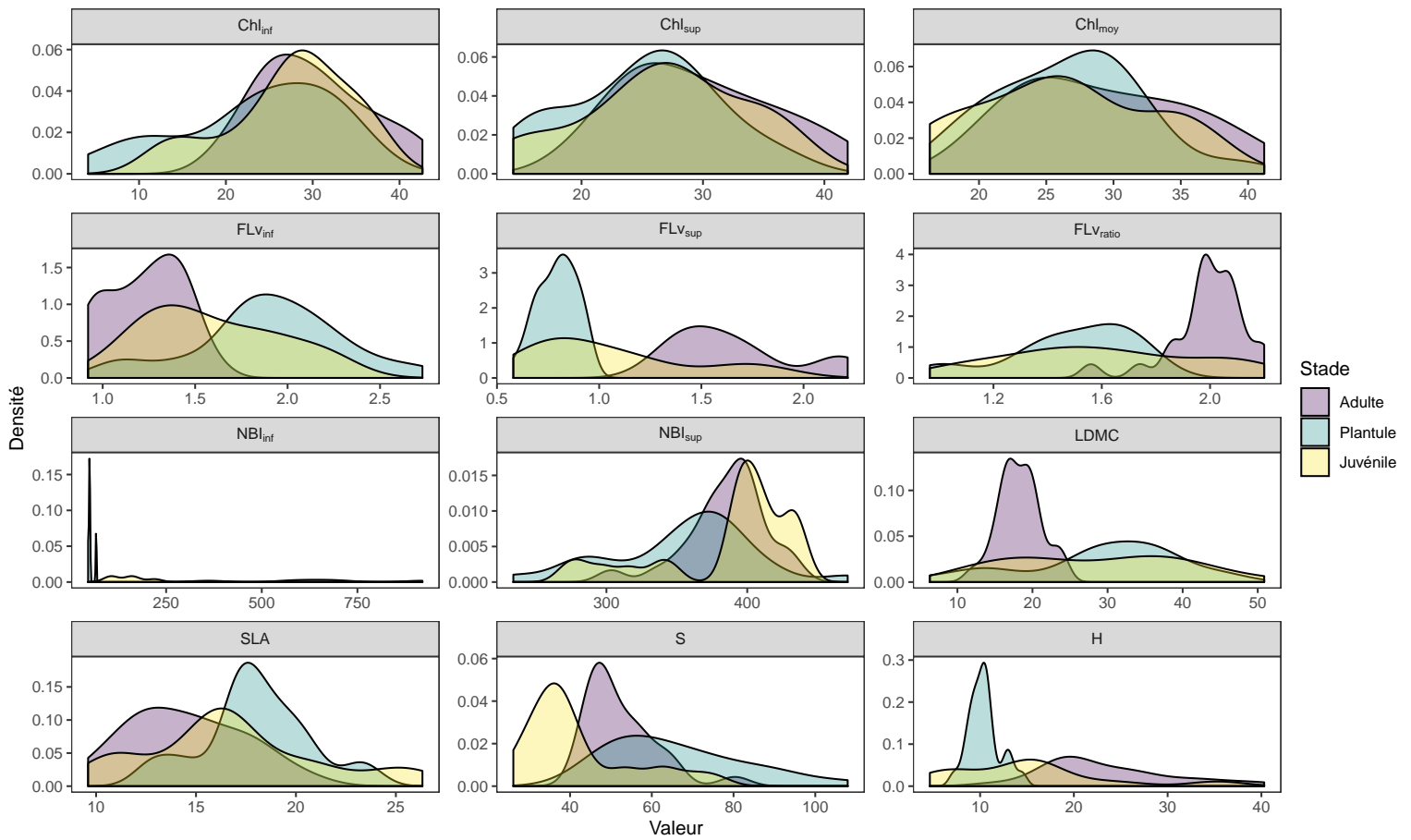
FIGURE A.12 – Évolution des valeurs moyennes de traits fonctionnels pondérées par la composition spécifique des communautés à divers stades de développement. Les différentes variables sont la concentration en chlorophylle et en flavonoïdes sur les faces inférieures (Chl_{inf} ; FLV_{inf}) et supérieures des feuilles (Chl_{sup} ; FLV_{sup}), le statut azoté sur la face inférieure et supérieure des feuilles (resp. NBI_{sup} et NBI_{inf}), la composition chimique en carbone (C), azote (N), phosphate (P), potassium (K) et magnésium (Mg), la concentration en matière sèche (LDMC), la surface foliaire (S), la surface foliaire spécifique (SLA) et la hauteur maximale (H). Les traits ont été prélevés en 2017 sur des individus au stade de Plantule (en pépinière), au stade Juvénile (sur les parcelles d'afforestation) et au stade Adulte (en milieu naturel). Les indices présentés ont été calculés pour les compositions spécifiques de ces différentes communautés en 2017.

A.4 Distribution des traits par espèce et par stade

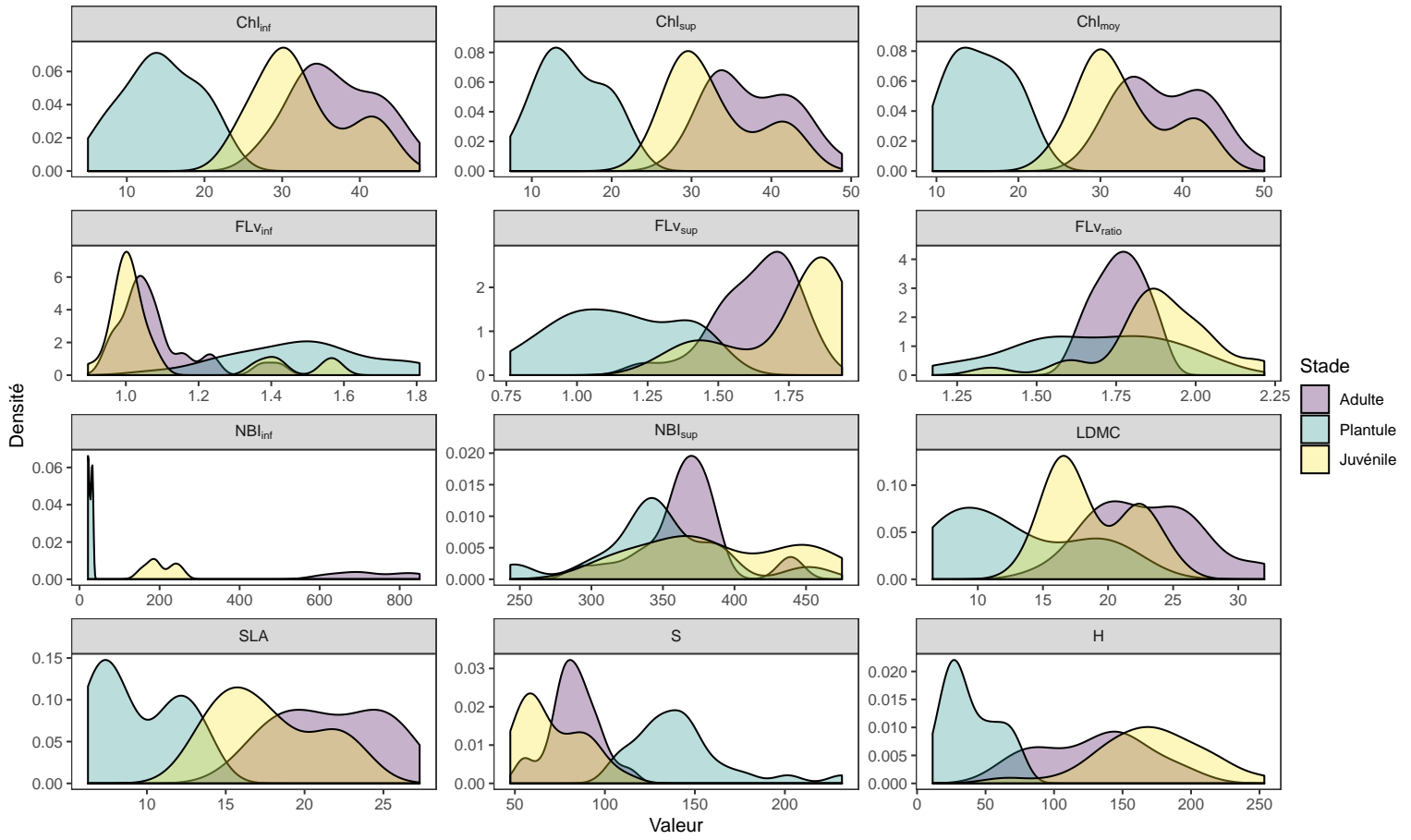
ABUEXS



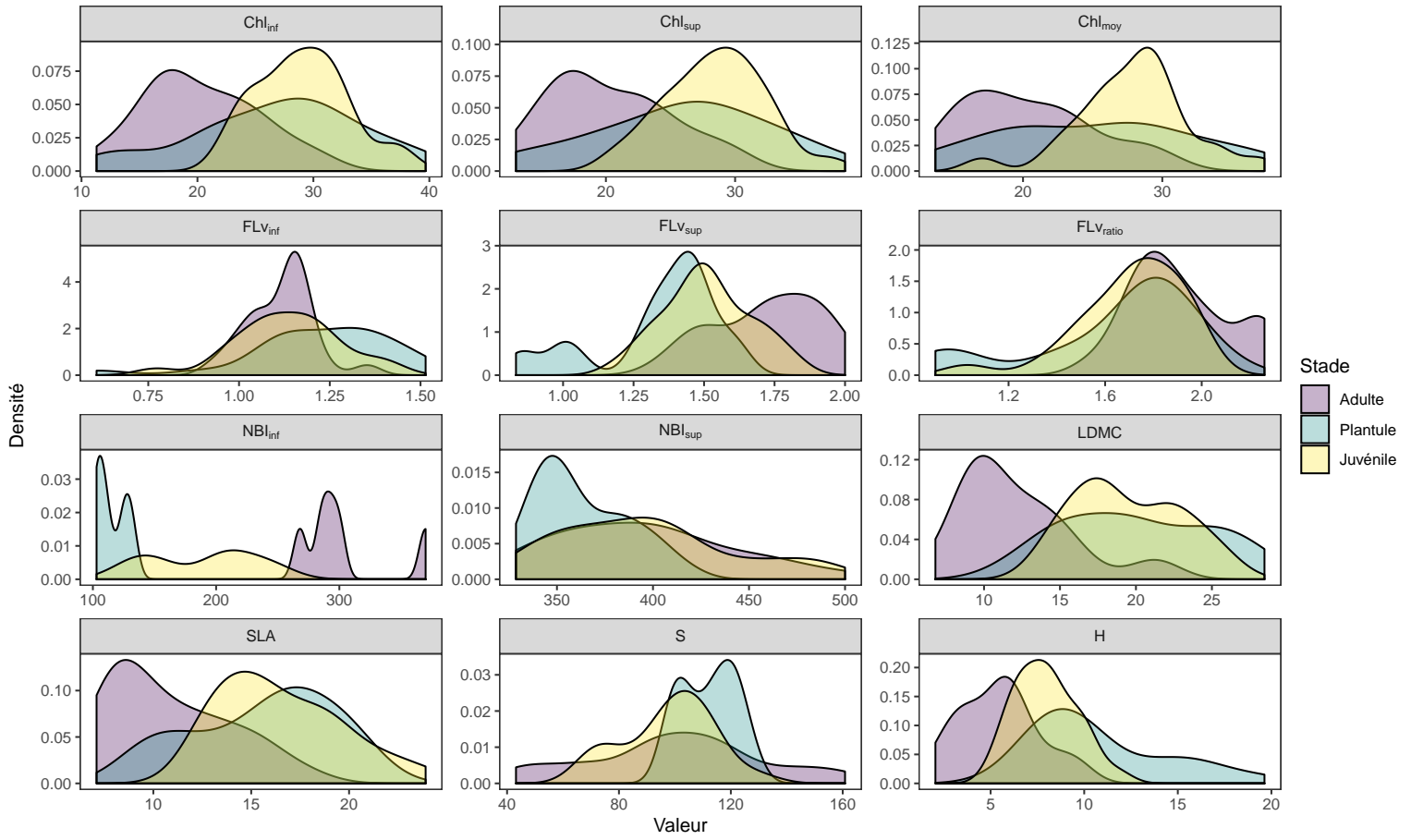
CASORI



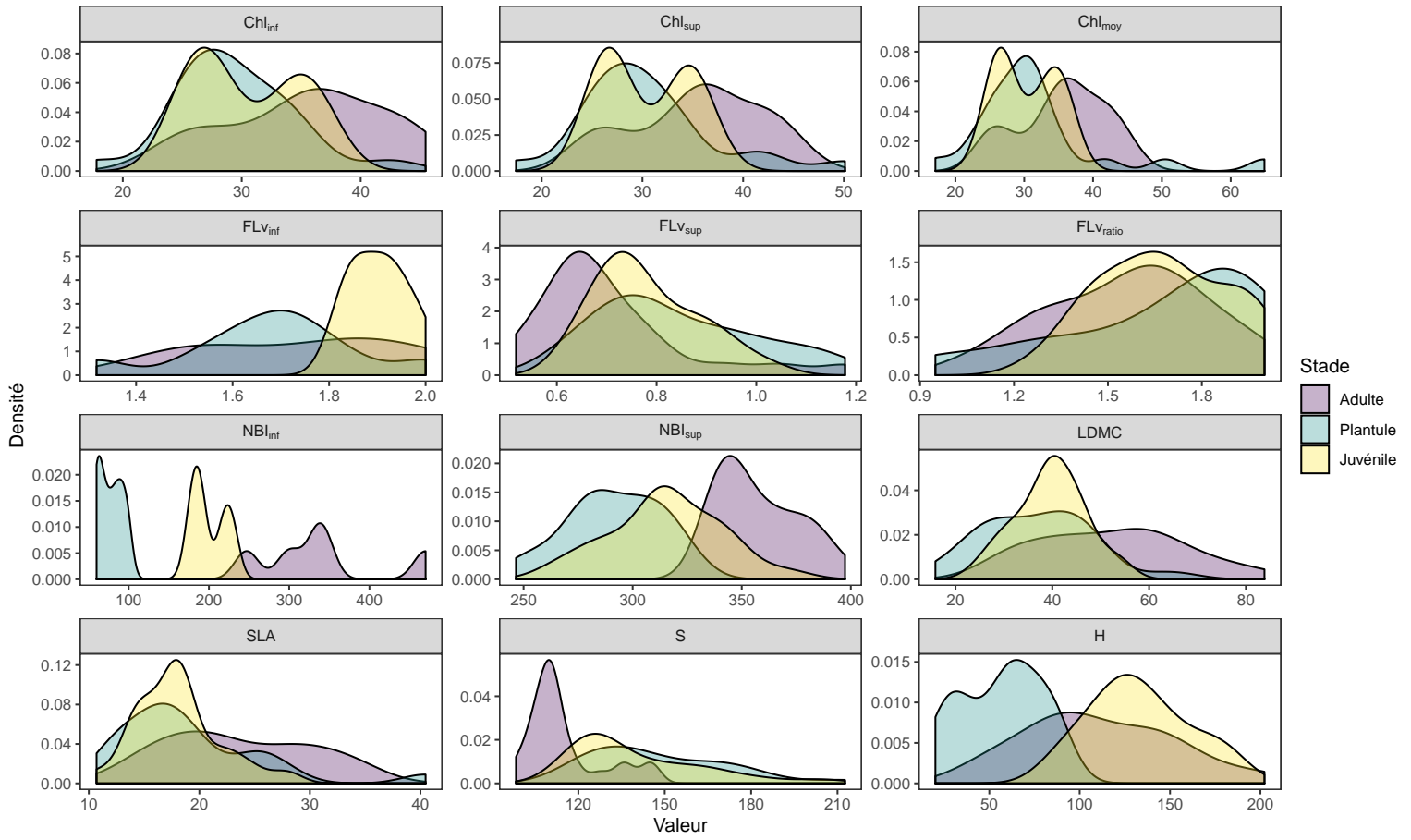
COSPIN



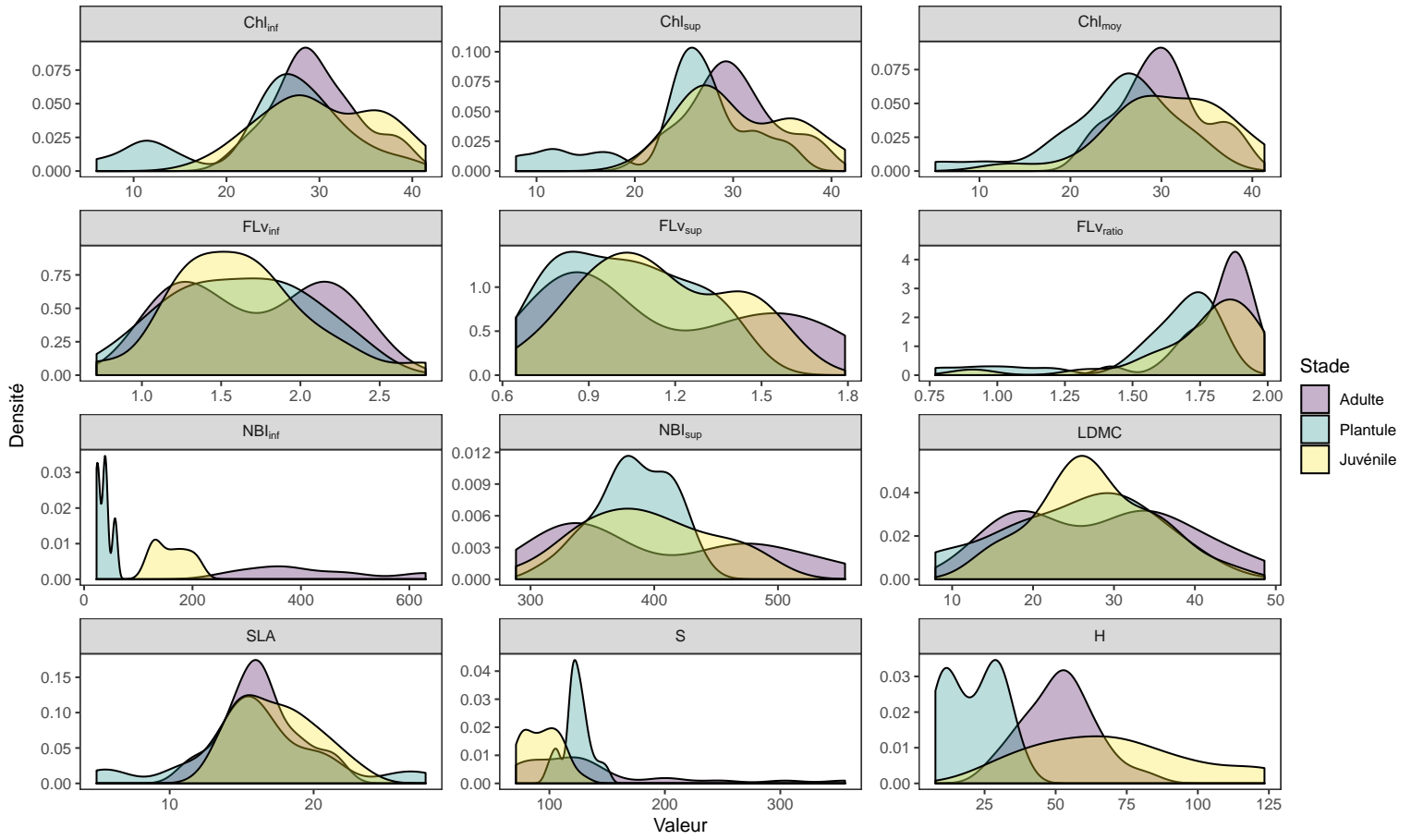
DODVIS



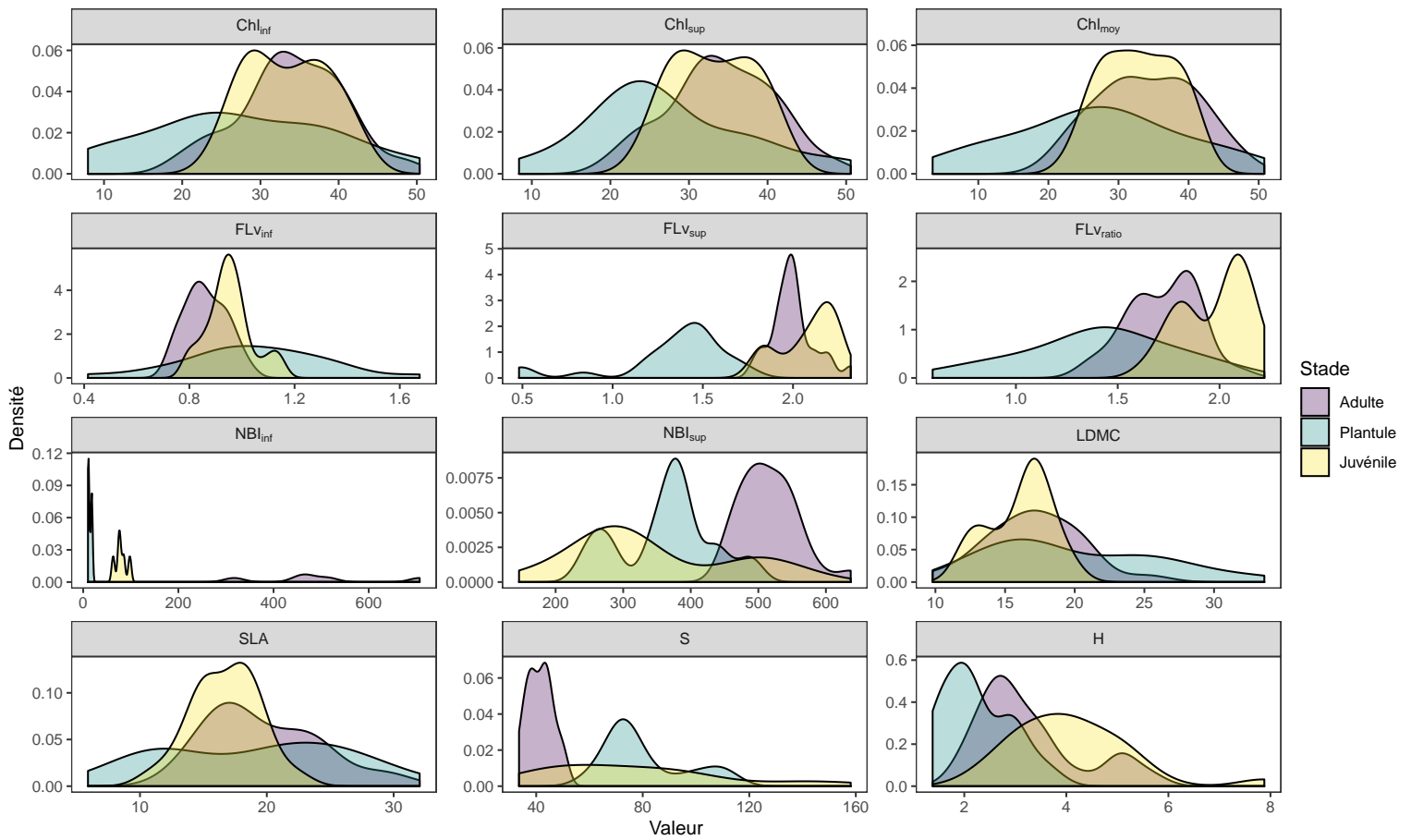
DOMACU



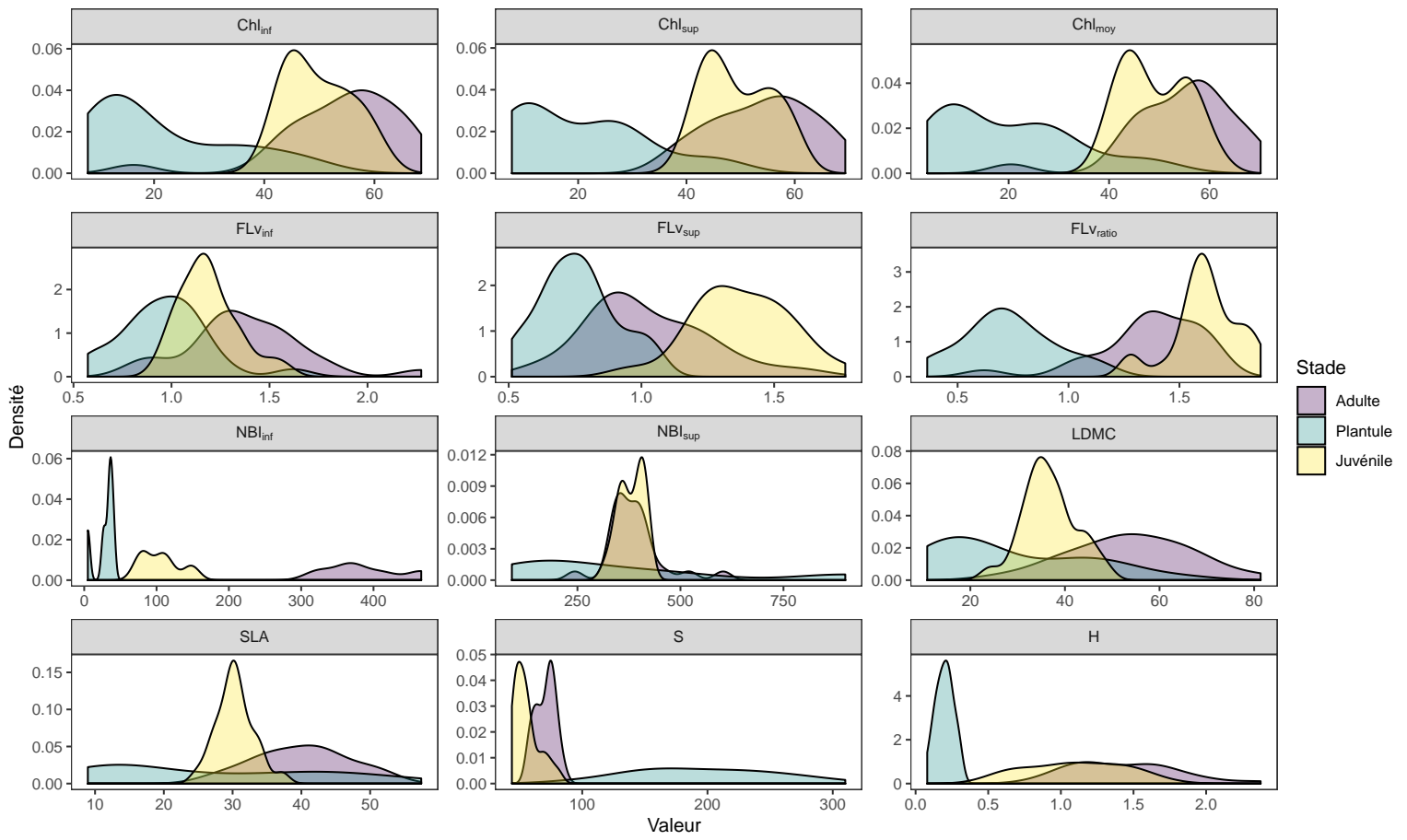
DORAPE



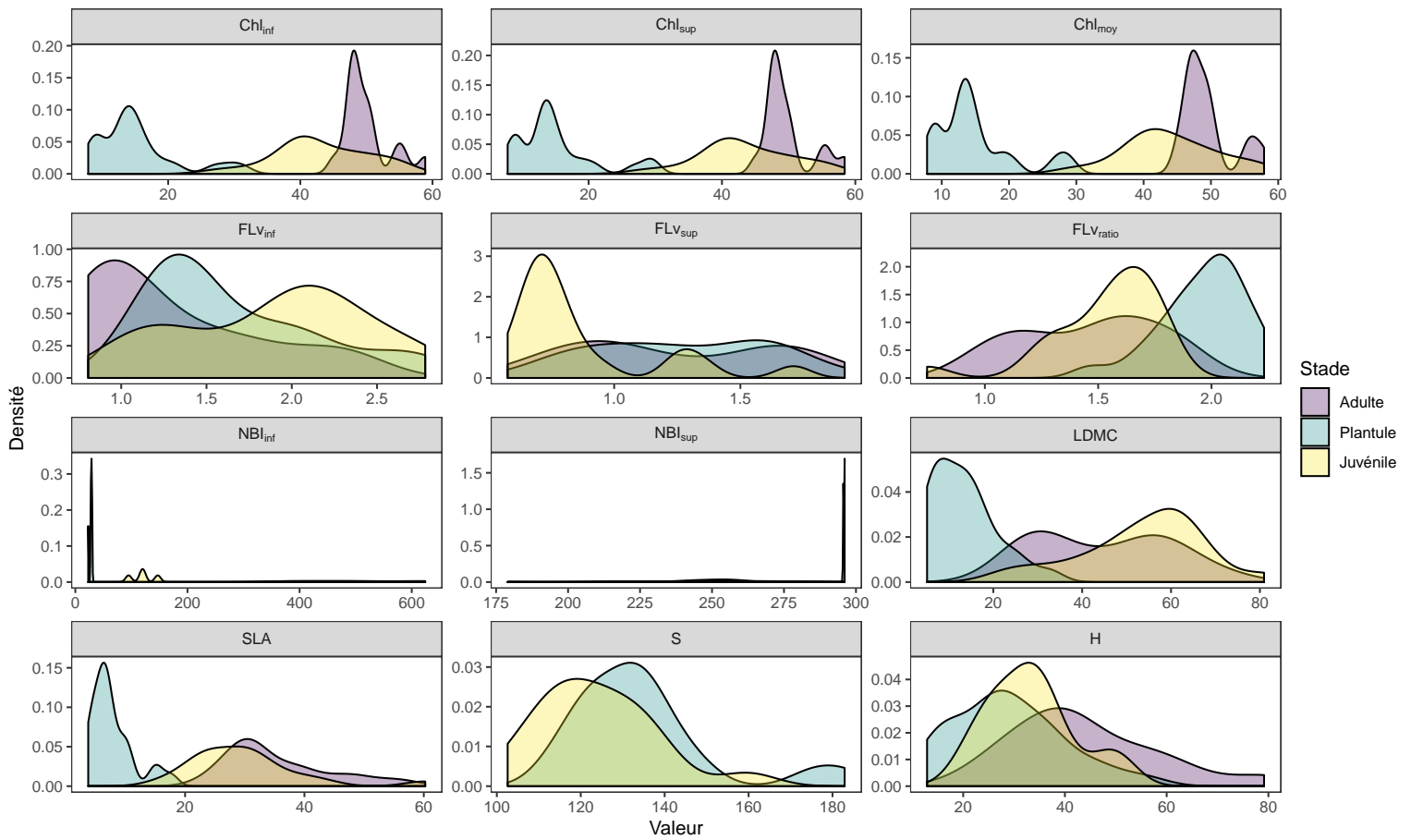
EUGBUX



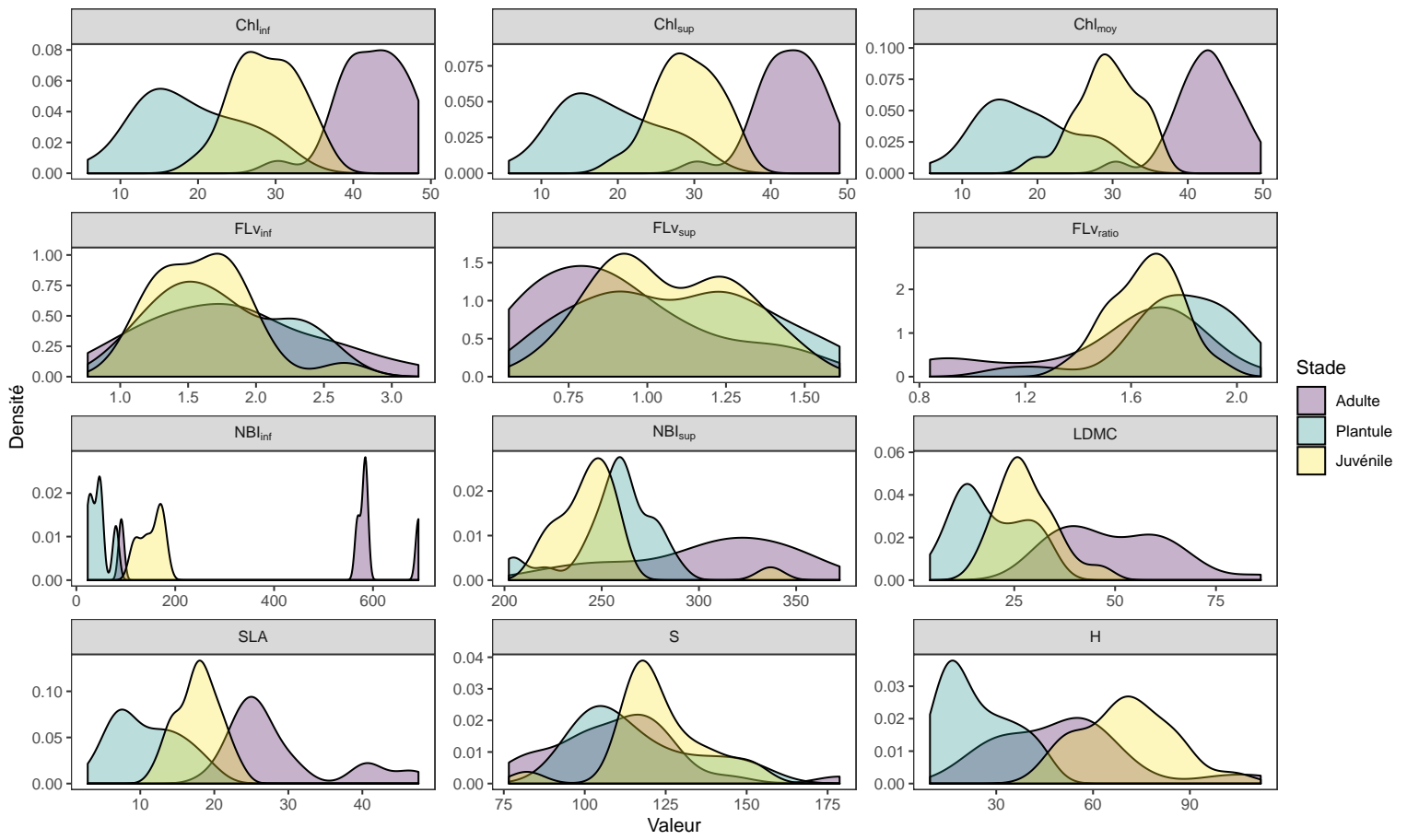
FERBUX



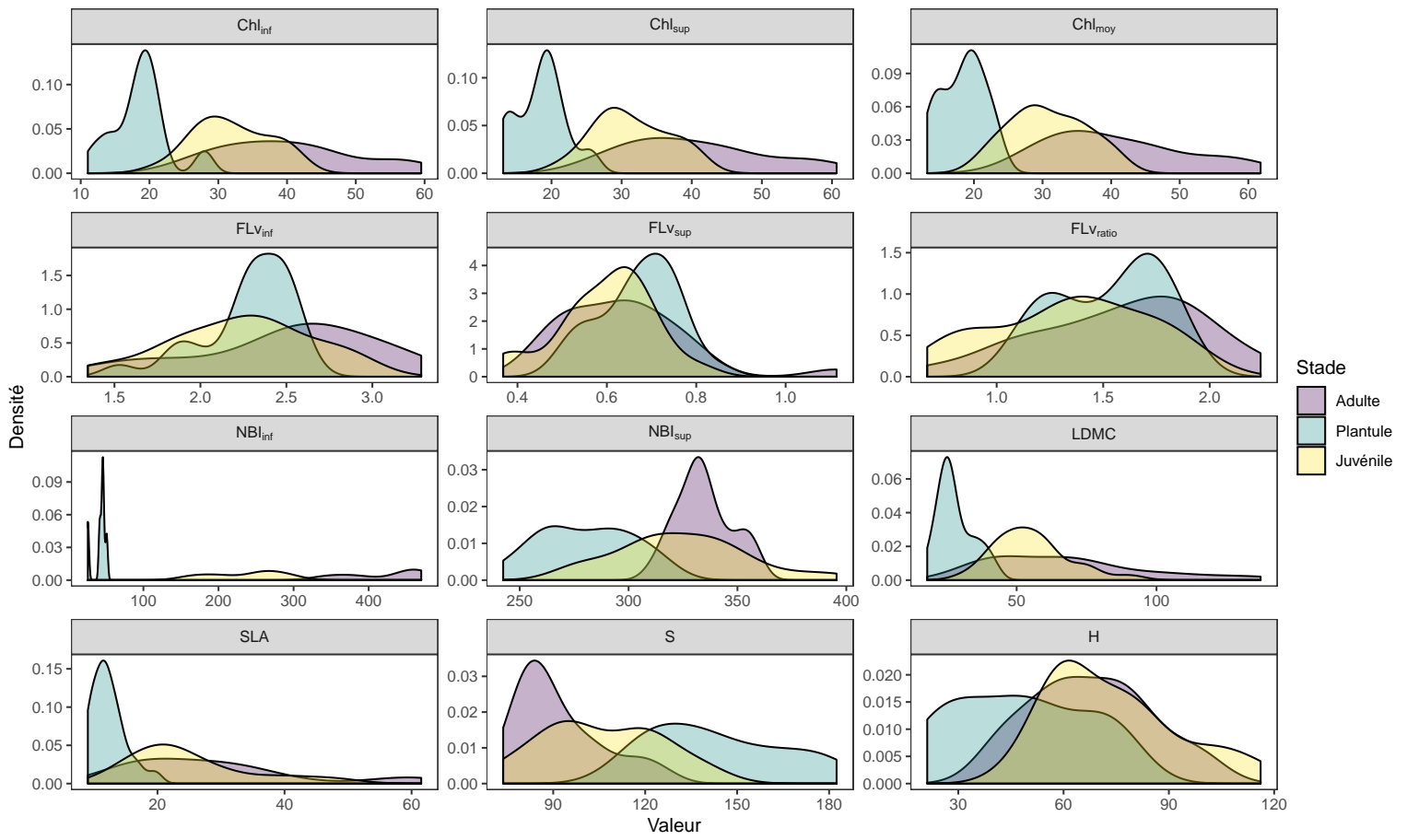
FICREF



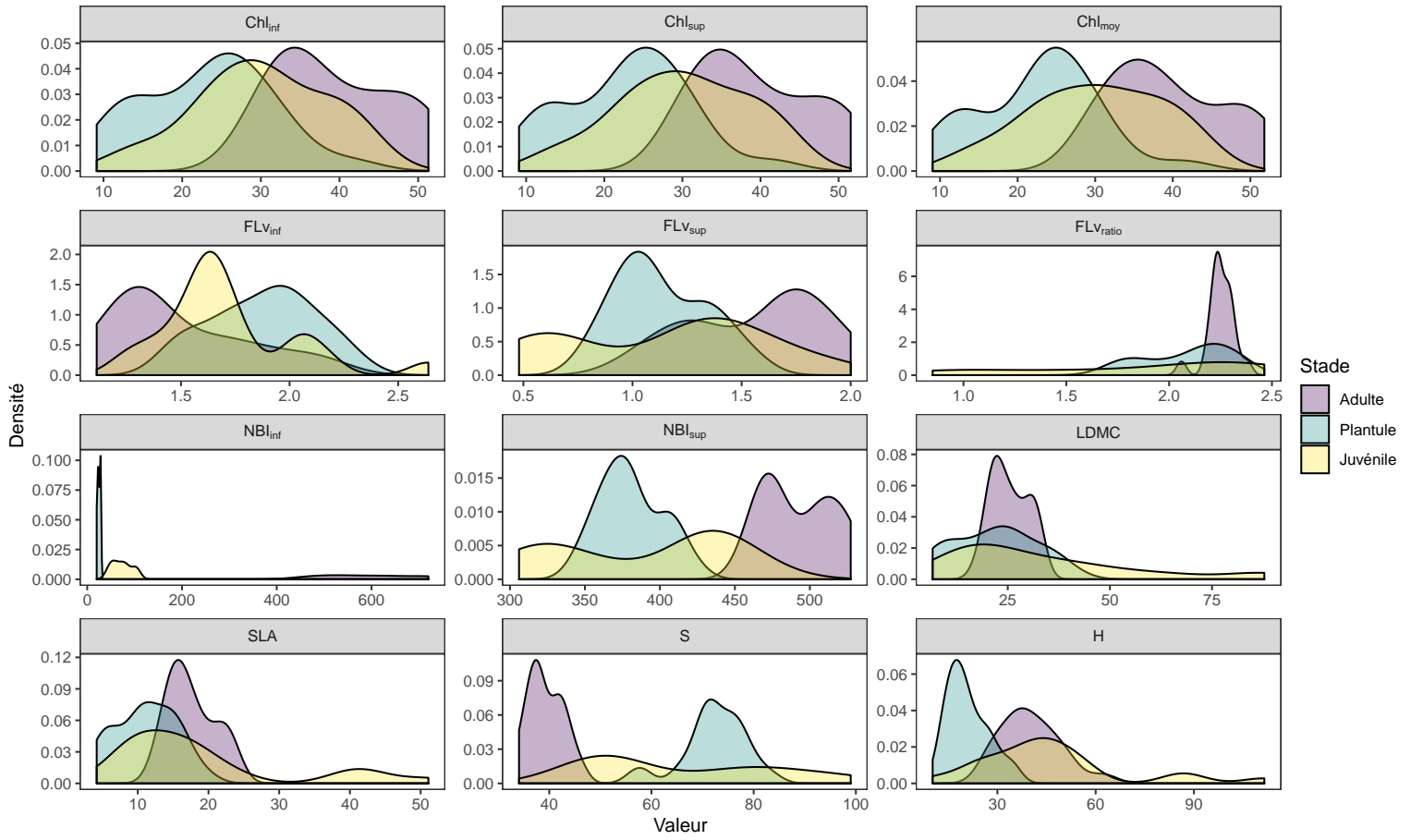
FICRUB



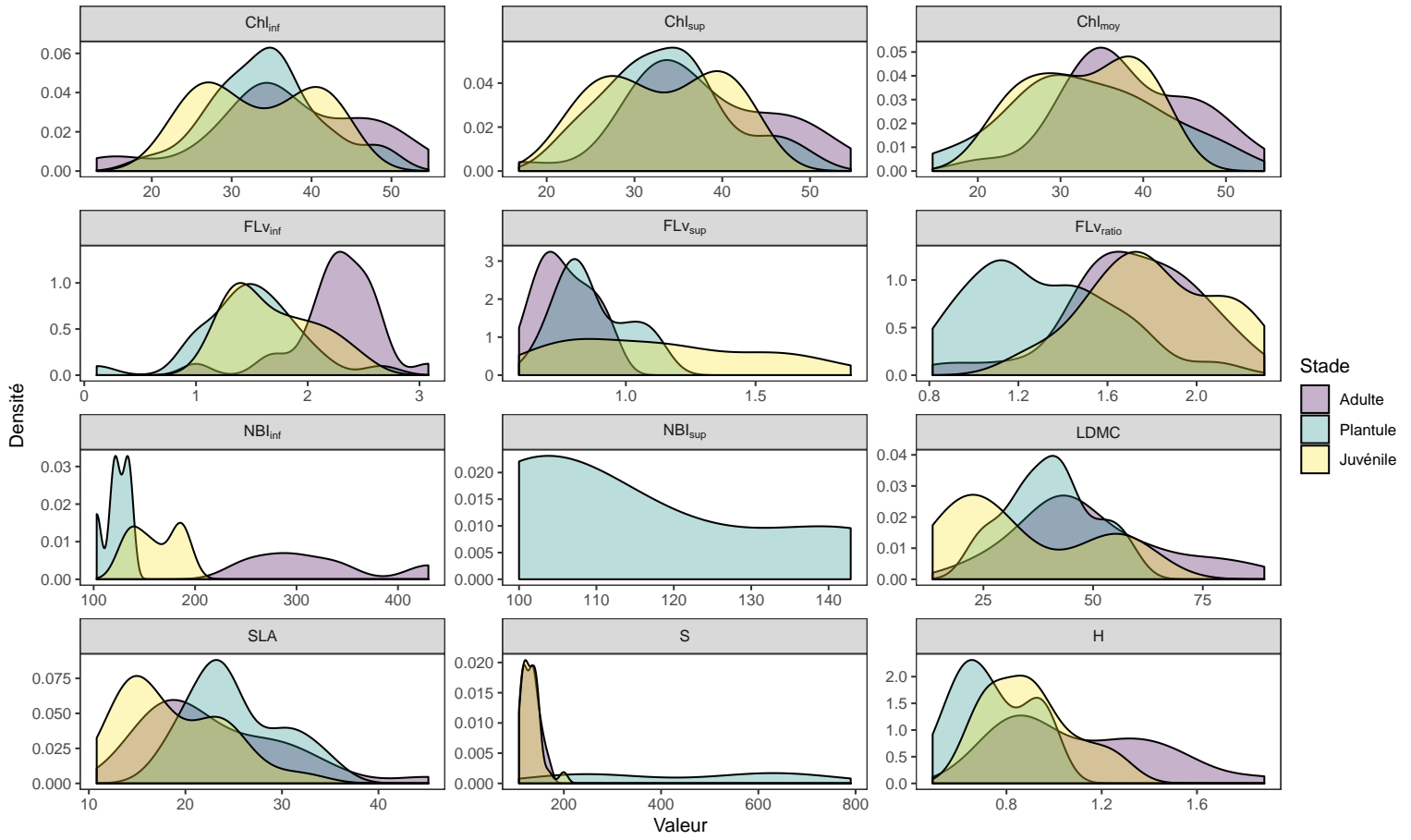
HIBCOL



MIMBAL



PHYCAS



Acronymes

A | C | F | G | L | N | P | S | U

A

ACP Analyse en Composantes Principales. 102

C

CHL Chlorophylle. 103, 111

Chl_{inf} Concentration en chlorophylle sur la face inférieure des feuilles. 105, 115, 158

Chl_{moy} Moyenne des concentration en chlorophylle des faces inférieures et supérieure des feuilles. 101, 103–106, 112

Chl_{sup} Concentration en chlorophylle sur la face supérieure des feuilles. 105, 158

CNP Conseil National de Protection de la Nature. 144

COREXERUN COnservation et REstauration de la forêt semi-XErophile de La RéUNion. 19, 41, 44, 69, 119, 124

CWM *Community-Weighted Mean*. 97, 101, 106, 108, 109, 114

F

FD Diversité fonctionnelle – *Functional Diversity*. 115

FD_{IS} Dispersion fonctionnelle – *Functional Dispersion*. 100, 101, 106, 108, 114

FD_{IV} Divergence fonctionnelle – *Functional Divergence*. 100, 101, 106, 108, 114

FE_{VE} Équitabilité fonctionnelle – *Functional Evenness*. 113

FL_V Flavonoïdes. 111, 112

FLv_{inf} Concentration en flavonoïdes sur la face inférieure des feuilles. 103, 105, 158

FLv_{ratio} Ratio des concentration en flavonoïdes des faces inférieures et supérieures des feuilles. 101, 103–106, 114, 116

FLv_{sup} Concentration en flavonoïdes sur la face supérieure des feuilles. 101, 104–106, 114, 116, 158

G

GLMM Modèles linéaires généralisés mixtes – *Generalized Linear Mixed Models*. 56, 81, 101

L

LDMC Composition en matière sèche foliaire – *Leaf Dry Matter Content*. 100, 101, 103–106, 112, 114

N

NBI Indice d'équilibre azoté – *Nitrogen Balance Index*. 99, 103, 111, 112

NBI_{inf} Indice d'équilibre azoté des faces inférieure des feuilles. 103–105, 158

NBI_{sup} Indice d'équilibre azoté des faces supérieure des feuilles. 101, 103–106, 115, 158

NMDS Positionnement non métrique multidimensionnel – *Non metric MultiDimensional Scaling*. 43

P

PRS *Protected Rare Species*. 17, 18

S

SDTF Forêt semi-sèche tropicale – *Seasonally Dry Tropical Forest*. 1, 2, 11, 17, 18, 42, 98, 99, 104, 109, 111, 114, 117, 119, 122, 123, 125

SER *Society for Ecological Restoration*. 8

SLA Surface foliaire spécifique – *Specific Leaf Area*. 100, 101, 103–106, 109, 114

U

UICN Union Internationale pour la Conservation de la Nature. 144

Glossaire

A | B | D | E | F | G | I | O | P | R | S | T | V

A

action (de restauration) ("*Restoration activities*") Activité mise en place dans le cadre d'un programme de restauration écologique et favorisant l'accomplissement de ses objectifs. 7, 8, 42, 45, 119

active ("*Active restoration*") Ensemble des actions prises afin de permettre le retour assisté d'un écosystème dégradé à un état pré-dégradation. 7, 95

anémochore Se dit des espèces végétales dont les diaspores sont dispersées par le vent. 5, 42

assemblage (d'une communauté) ("*Community assembly*") Développement d'une communauté biologique spécifique à un site à partir d'un ensemble régional d'espèces en réponse à des mécanismes déterministes, plutôt qu'à des événements stochastiques. L'assemblage des communautés par un ensemble de filtres hiérarchiques (dispersion, conditions abiotiques et interactions biotiques) est le plus souvent évoqué. 121–123

B

biodiversité ("*Biodiversity*") Diversité du vivant à tous les niveaux d'organisation génétique (individus populations communautés) et à tous niveaux taxonomiques (espèces genre famille dans un site particulier ou plus généralement sur l'ensemble du globe biosphère. 7, 11, 12

D

décidue Dont les feuilles tombent à un rythme saisonnier. 99

déforestation ("*Deforestation*") Réduction, et ultimement, perte d'un écosystème forestier. 2

dégradé (dégradation) État issu de la dégradation, ou de l'altération de la structure, de la composition et de la fonctionnalité d'un écosystème. Elle résulte de facteurs tels que le changement climatique, les événements climatiques intenses (sécheresse, inondation) ou encore des perturbations, d'origine naturelle ou non. La dégradation d'un écosystème peut être réversible ou non, suivant que l'écosystème ait dépassé des seuils d'équilibre. 7

diversité fonctionnelle ("*Functional diversity*") Ensemble des valeurs que peuvent prendre les traits au sein d'une même communauté. 16, 97

E

exotique (espèce) ("*Exotic species*") Espèce naturellement absente d'un écosystème et introduite par les activités humaines. Si après naturalisation, l'espèce est très compétitive par rapport aux espèces indigènes et que sa distribution devient délétère pour l'écosystème, on parlera d'espèce exotique envahissante ou de peste végétale. 3, 44

F

facilitation ("*Facilitation*") Interaction entre deux organismes, dans laquelle l'un d'eux bénéficie de l'interaction (survie, croissance) sans que l'autre n'en souffre. 2, 43, 45, 70, 72, 121

fonctionnalité (écosystème) ("*Ecosystem functioning*") Résultante du fonctionnement d'un écosystème et donc de la structure et des processus écosystémiques, tels que la production primaire, le cycle des nutriments et l'évapotranspiration. Elle comporte également des propriétés relatives aux interactions entre espèces, comme la compétition, les relations commensalistes ou mutualistes (e.g. pollinisation, dispersion des graines). 3

fragmentation (de l'habitat) ("*Habitat fragmentation*") Ensemble de processus qui transforme une surface continue d'habitat naturel en un nombre plus ou moins important de fragments de taille variable, en général isolés les uns des autres. 3, 123

G

groupes successionnels ("*Successional group*") Ensemble d'espèces basé sur leur occurrence au cours de la succession écologique d'un écosystème. 2

I

indigène (espèce / habitat) Se dit d'un habitat originel caractéristique d'un site, composé d'espèces indigènes, c'est-à-dire, ayant colonisées par leur propres moyens de dispersion, indépendamment des activités humaines, un site. Quand la spéciation est liée au site, l'espèce est dite endémique. En anglais, bien que les termes "*endemic*" et "*indigenous*" existent, on utilise le plus souvent dans les deux cas le terme "*native*". 4, 7, 12, 18, 41

invasive (espèce) ("*Invasive species*") Espèce dont l'expansion rapide de la distribution et de l'abondance se fait au détriment des espèces indigènes. 18

O

ontogénie Ensemble des processus amenant au développement d'un individu. 98, 115

P

- passive** ("*Passive restoration*") Retour autonome d'un écosystème dégradé à un état pré-dégradation, par le biais de sa résilience naturelle, de la succession ou encore de la régénération naturelle. 7, 122
- perturbation** ("*Disturbance*") Perte de biomasse, partielle ou totale, limitée dans le temps, suite à une phénomène naturel (glissement de terrain, tempête), ou anthropique. 7, 41, 42
- pionnière** ("*Pioneer*") Espèce à croissance rapide, susceptibles de se développer en milieu ouvert après une perturbation ou dans les premiers stades de succession écologique. 2, 43, 121
- planèze** Plateau d'origine volcanique délimité par des vallées convergentes, ou ravines. 107, 108

R

- reconstitution** ("*Reconstruction*") Action de restauration écologique réalisée quand l'habitat visé est fortement dégradé et que sa structure, ses propriétés et sa fonctionnalité d'origine ne sont que peu connus. 18, 19
- référence** (état de / site de) ("*Reference state / site*") État d'un écosystème généralement pré-dégradation ou faiblement dégradé, dont la composition spécifique, la structure et le fonctionnement sont souvent pris comme référence dans les choix des actions et les objectifs de la restauration écologique. 8, 41, 42, 44, 45, 100, 120
- reforestation** ("*Reforestation*") Ré-établissement d'un habitat forestier qui a été récemment mis à nu, visant des espèces indigènes ou non, par le biais de méthodes artificielles, naturelles, ou de restauration passive. 12, 41, 107, 108
- régénération** Mécanisme de récupération des organismes après une perturbation. 5, 13, 14
- résilience** Capacité d'un habitat à revenir, après une perturbation, à son état initial avant perturbation. La résilience est dite « positive » quand l'habitat revient à un état d'origine, et « négative » quand il reste dans un état d'équilibre dégradé. 2, 7, 41, 42, 123
- restauration** (écologique) ("*Ecological restoration*") Rétablissement de la structure, la fonctionnalité et la diversité spécifique indigènes d'une forêt, ou d'un écosystème. Les propriétés, ou fonctions de l'écosystème restauré sont alors fortement semblables à ceux de l'écosystème originel. 7, 119
- revégétalisation** ("*Revegetation*") Ré-établissement d'une couverture végétale dans un milieu ouvert, visant le plus souvent peu d'espèces, qu'elles aient été historiquement présentes ou non et qu'elles soient indigènes ou non. 14, 15, 69, 98, 99, 109, 112, 119-122

S

- sciaphile** Espèce végétale poussant obligatoirement ou préférentiellement à l'ombre. 72, 121

- service** (écosystémiques) ("*Ecosystem services*") Ensemble des fonctions bénéfiques à l'Homme, découlant du bon fonctionnement d'un écosystème. Généralement, ils sont divisés en plusieurs catégories : « support » (e.g. fixation du carbone), « régulation » (e.g. érosion), « provision » (e.g. alimentaire) et « culturels » (e.g. usage récréationnel). 7
- stratégie** (écologique) ("*Ecological strategy*") Combinaison des traits d'une espèce formée par la sélection naturelle impactant son utilisation des ressources et sa performance (survie, croissance et reproduction) dans un environnement donné. 96
- structure** (écosystémique) ("*Ecosystem structure*") Composition et distribution en traits, en individus, espèces et communautés d'un écosystème, ainsi que ses ressources abiotiques à un certain temps. 2
- succession** (écologique) ("*Ecological succession*") Séquence des différents états de la structure, de la composition spécifique et de la fonctionnalité d'un écosystème au cours du temps. Elle intervient naturellement (succession primaire) et également après une perturbation (succession secondaire). 95

T

- trait** (fonctionnel) ("*Functional trait*") Caractéristique morphologique, physiologique ou encore phénologique héritable et mesurable, qui impacte le succès reproductif ou plus généralement les performances de l'individu permet d'en distinguer deux catégories. Les traits « effets » définissent les traits modifiant l'environnement local d'un individu, tandis que les traits « réponses » reflètent les réponses individuelles à l'environnement. 16, 72, 95, 120, 121

V

- variabilité** (fonctionnelle) ("*Functional variability*") Gamme des valeurs de traits fonctionnels enregistrées au niveau spécifique. La variabilité existante entre espèces différentes (interspécifique) est généralement observée dans un même environnement, car elle reflète les stratégies spécifiques. La variabilité fonctionnelle est également observée entre les individus d'une même espèce (intrapécifique) où elle est la résultante à la fois de la différenciation génétique et de la variabilité phénotypique. 16

Résumé

Les forêts tropicales sèches font aujourd'hui partie des habitats les plus dégradés à l'échelle mondiale, en particulier sur les îles. La forêt sèche actuelle de La Réunion n'est plus représentée que par 1 % de sa surface d'origine. Le programme COREXERUN a été lancé en 2009 pour restaurer cet habitat. Plus de 90000 individus de 48 espèces ligneuses indigènes ont été plantés. Bien que le choix et la préparation du site aient une importance, la survie et la croissance des plantations varient en fonction des périodes considérées. Si une mortalité plus forte durant la première saison sèche est observée, les variables choisies ont peu de poids dans l'explication des données, la variabilité observée est surtout spécifique. L'analyse des traits fonctionnels montre ainsi une variabilité ontogénique ainsi que des stratégies généralistes et spécialistes. Sélectionner certaines valeurs de traits et de composition fonctionnelle favorise la survie durant la première saison sèche. Bien que les résultats du COREXERUN soient ainsi prometteurs, la menace constituée par les espèces exotiques telles que *Hiptage benghalensis* sur les habitats indigènes à La Réunion pose ensuite la question de la possibilité de restaurer *sensus stricto* les habitats insulaires. Bien que n'offrant pas d'outils « clé en main » pour la restauration écologique, de nombreuses pistes sont ouvertes au cours de cette thèse, allant dans le sens d'une optimisation des choix et des actions prises par les gestionnaires dans la restauration des SDTF.

Mots clés : Restauration écologique, Revégétalisation, Écologie des communautés, Traits fonctionnels, Archipel des Mascareignes

Abstract

Dry tropical forests are now among the most degraded habitats worldwide, particularly on islands. Réunion island current dry forest is only represented by 1% of its original surface. The COREXERUN program was launched in 2009 to restore this habitat. More than 90,000 individuals of 48 native woody species have been planted. Although the choice and preparation of the site is important, plantations survival and growth vary according to the periods considered. While higher mortality during the first dry season is observed, the selected variables have little weight in explaining the data, as variability observed is mostly specific. The analysis of functional traits thus shows ontogenic variability as well as generalist and specialist strategies. Selecting certain values of functional traits and composition promotes survival during the first dry season. Although the results of COREXERUN are promising, the threat posed by exotic species such as *Hiptage benghalensis* on native habitats in Réunion island then raises the question of the possibility of restoring *sensus stricto* island habitats. Although it does not offer "turnkey" tools for ecological restoration, many avenues are opened up during this thesis, going in the direction of optimising the choices and actions taken by managers in the restoration of SDTFs.

Keywords: Ecological restoration, Revegetation, Community ecology, Functional traits, Mascarenes archipelago
