

## Les arbres indigènes et exotiques de l'île de La Réunion ont-ils des stratégies écologiques CSR différentes ?

Institut de Recherche pour le Développement, UMR botAnique et Modélisation de l'Architecture des Plantes et des végétation (AMAP)

**Heymans Lyse**

Master 2 Biodiversité Ecologie et Evolution, Parcours Biodiversité des Écosystèmes Tropicaux Terrestres

Université de la Réunion

2022-2023

« Le présent rapport constitue un exercice pédagogique qui ne peut en aucun cas engager la responsabilité de l'entreprise ou du laboratoire d'accueil »

Fond d'illustration : **Peyron Clémentine**

**Maîtres de stage :**

**Pouteau Robin** (IRD, UMR AMAP)

**& Meyer Jean-Yves** (Délégation à la Recherche de la Polynésie française)

## REMERCIEMENTS

Robin, un immense merci, que les mots peinent à traduire, d'avoir permis à cette aventure riche de sciences, d'humanité et de rires, d'exister. Merci pour ta disponibilité, ta confiance et tout ce que tu es. J'espère qu'on se reverra !

Merci à Jean-Yves pour toutes ces discussions constructives et enflammées, toujours arrondies de beaucoup de bienveillance. Merci pour tes précieuses relectures et nombreux conseils.

Merci à cette merveilleuse équipe de terrain sans qui rien de tout ça n'aurait été possible : Robin, Jean-Yves, Hilde, Quentin, Christophe, Sylvère, Dominique, Claudine, Bertrand, Prishnee, Hugo et Mathilde. Merci à tous pour votre investissement sans limites, par-delà les galères, la pluie et la fatigue. J'éprouve une amitié sincère alimentée de nombreux souvenirs heureux !

Je tiens à remercier particulièrement les botanistes, Christophe Lavergne, Dominique Strasberg et Sébastien Albert, dévoués à la transmission de leur passion, qui nous ont permis de lever l'ombre sur les noms des êtres végétaux.

Merci à Hilde d'avoir toujours été là quoi qu'il en coûte. Sans elle, tout aurait été beaucoup plus long, surtout au laboratoire.

Merci à Olivier Flores pour sa patience dans la prospection de sentiers inattendus et son aide précieuse en analyse.

Merci à Claudine Ah-Peng pour le prêt de beaucoup de matériels, surtout de l'appareil Li-Cor sans lequel les analyses de feuilles auraient été interminables.

Merci à Pierre Stamenoff pour sa réactivité dans toutes sortes de situations d'urgence, comme la préparation de matériel et le sauvetage au pied des sentiers.

Merci à Jimmy pour son accueil toujours agréable au sein de ce lieu d'échange et de rencontres qu'est la STAFOR.

Je remercie toutes les personnes et organismes qui nous ont mis à disposition beaucoup de moyens logistiques et techniques. Merci à l'Institut de Recherche pour le Développement, l'Université de La Réunion, l'Observatoire des Sciences de l'Univers (prêts de véhicules, de stations météorologiques, de matériels divers), à l'Office Nationale des Forêts (clé d'accès DFCI).

Je remercie aussi mes parents pour m’ avoir transmis une curiosité et un émerveillement infini pour la nature. Je leur serais à jamais reconnaissante de leur accompagnement inconditionnel dans cette aventure universitaire.

Un immense merci à trois personnes toutes particulières pour moi, Sylvère, Romain et Clémentine, mes amis les plus précieux aux côtés de qui tout devenait beaucoup plus simple. Votre amour et soutien m’ ont aidé, plus que vous ne l’ imaginez, à rendre cette expérience encore plus magnifique. Merci à Sylvère pour son dévouement sur le terrain qui nous a épargné de nombreux kilomètres, et son épaulement quotidien. Merci à Romain pour sa présence irremplaçable depuis deux ans et à ses talents de cartographe. Merci à Clémentine pour son temps, jamais compté, en tant qu’ amie et grande illustratrice de rapports scientifiques.

Merci à tous les non-cités qui se reconnaîtront peut-être.

**Ce stage a été financé par le projet ANR "extinction dynamics of endemic trees in exotic-dominated ecosystems" (ANR-22-CE32-0006).**

## SOMMAIRE

<b>1</b>	<b>Introduction.....</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Matériel et Méthode.....</b>	<b>7</b>
2.1	SITE D'ETUDE ET PLAN D'ECHANTILLONNAGE .....	7
2.2	STRUCTURE ET COMPOSITION SPECIFIQUE DES PARCELLES .....	9
2.3	MESURE DES TRAITS FOLIAIRES .....	9
2.4	ANALYSE DES DONNEES.....	11
<b>3</b>	<b>Résultats.....</b>	<b>12</b>
3.1	DESCRIPTION GENERALE DES PARCELLES ECHANTILLONNEES .....	12
3.2	STRATEGIES ECOLOGIQUES CSR DES ARBRES DE LA REUNION .....	14
3.3	COMPARAISON DES STRATEGIES ECOLOGIQUES CSR ENTRE ARBRES INDIGENES ET EXOTIQUES .....	16
<b>4</b>	<b>Discussion.....</b>	<b>19</b>
4.1	VALIDATION PARTIELLE DES SCORES CSR ATTRIBUES PAR “STRATEFY” AUX ARBRES DE LA REUNION.....	19
4.2	LES ARBRES INDIGENES ET EXOTIQUES DE LA REUNION PARTAGENT LES MEMES STRATEGIES ECOLOGIQUES CSR.....	20
<b>5</b>	<b>Conclusion .....</b>	<b>23</b>
<b>6</b>	<b>Références bibliographiques .....</b>	<b>24</b>
<b>7</b>	<b>Sommaire des annexes.....</b>	<b>35</b>
<b>8</b>	<b>Résumé.....</b>	<b>47</b>
<b>9</b>	<b>Abstract.....</b>	<b>48</b>

## **LISTE DES FIGURES**

<b>Figure 1 :</b> Localisation du dispositif expérimental.....	9
<b>Figure 2 :</b> Évolution de la structure et de la composition des 16 parcelles de 100 m <sup>2</sup> mises en place pour cette étude le long du gradient altitudinal.....	13
<b>Figure 3 :</b> Score de compétitivité C de chaque communauté en fonction de l'altitude et pour différentes méthodes d'agrégation des scores .....	14
<b>Figure 4 :</b> Score de tolérance au stress S de chaque communauté en fonction de l'altitude et pour différentes méthodes d'agrégation des scores.....	15
<b>Figure 5 :</b> Score de rudéralité R de chaque communauté en fonction de leur position par rapport au sentier ("Hors sentier" ou "Bord de sentier") et pour différentes méthodes d'agrégation des scores .....	16
<b>Figure 6 :</b> Comparaison entre les stratégies CSR des espèces indigènes et exotiques.....	18

## **LISTE DES TABLEAUX**

<b>Tableau 1 :</b> Liste non-exhaustive d'hypothèses d'invasion et leurs attendus en termes de stratégies écologiques CSR .....	2
<b>Tableau 2 :</b> Scores CSR des 10 espèces exotiques avec leur stratégie écologique dominante, les altitudes auxquelles l'espèce a été échantillonnée et son abondance relative à l'altitude considérée (parcelles "Bord de sentier" et "Hors sentier" confondues).....	17

## 1 Introduction

L'impact des activités humaines sur les écosystèmes naturels ne cesse de s'étendre et de s'intensifier à l'échelle globale (Ripple et al., 2017). La mondialisation des échanges conduit au déplacement et à la propagation, au-delà de leur aire d'origine, d'espèces dont une partie se naturalise et, parfois, devient envahissante (Meyerson and Mooney, 2007). Le nombre d'espèces exotiques ne cesse d'augmenter sur la plupart des continents, et ce sans signe de saturation depuis les deux derniers siècles (Seebens et al., 2017). Ainsi, près de 4% de la flore vasculaire mondiale (soit environ 14 000 espèces) est aujourd'hui naturalisée quelque part sur la planète (van Kleunen et al., 2015) et entre 5 et 20% des espèces exotiques sont considérées problématiques (Lockwood et al., 2013). Les espèces exotiques envahissantes ont été identifiées comme l'un des principaux indicateurs du déclin de la biodiversité mondiale (Butchart et al., 2010) et participent, totalement ou partiellement, à l'extinction d'espèces, en synergie négative avec différentes menaces, en particulier dans les écosystèmes insulaires (Bellard et al., 2016). Aussi, ces changements de composition d'espèces transforment la structure et les flux de matière et d'énergie des écosystèmes (Vitousek, 1990). Au-delà des impacts écologiques, certains secteurs socio-économiques (e.g. santé humaine et animale, agriculture, exploitation forestière) paient le prix fort des invasions biologiques. La gestion des espèces exotiques envahissantes représente un coût estimé, dans le monde, à environ 162,7 milliards de dollars US en 2017, avec des dépenses annuelles toujours croissantes et probablement sous-estimées (Diagne et al., 2021). Ce constat soutient l'urgence d'affiner nos connaissances sur les mécanismes d'invasion afin de mieux anticiper et atténuer leur impact.

Afin de comprendre les raisons du succès des espèces exotiques, la recherche de différences fondamentales avec les espèces indigènes est une approche très couramment utilisée (van Kleunen et al., 2010). La comparaison, de niches écologiques (i.e l'habitat pour lequel une espèce est adaptée, Grinnell, 1917) ou de traits fonctionnels (i.e caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable et impactant la survie, Violle et al., 2007), entre espèces indigènes et exotiques est probablement l'approche la plus couramment utilisée. Cette méthode dichotomique a néanmoins été critiquée par plusieurs auteurs (Davis et al., 2011; Thompson and Davis, 2011). Selon ces derniers, le succès actuel des plantes, quel que soit leur origine, est surtout lié à une combinaison de traits avantageux dans les milieux perturbés et anthropisés (Thompson and Davis, 2011). Ainsi, la dominance de nombreuses espèces exotiques envahissantes dans un environnement traduit souvent une faible adaptation des espèces indigènes aux perturbations plutôt que des capacités compétitives de monopolisation des ressources agissant secondairement (MacDougall and Turkington, 2005).

La modélisation de niches écologiques permet une comparaison, à l'échelle de l'habitat, entre les espèces indigènes et exotiques. Par exemple, en région méditerranéenne, les plantes exotiques envahissantes et les plantes indigènes occupent une niche écologique similaire (soutenant l'hypothèse "Habitat filtering", Tableau 1) (Lambdon et al., 2008). Bien que la distribution des espèces exotiques et indigènes puisse être expliquée par les mêmes contraintes environnementales, les perturbations anthropiques favorisent plutôt l'installation des plantes exotiques en Nouvelle-Zélande (Pouteau et al., 2015) (hypothèse "Disturbance", Tableau 1). Aussi, l'occupation de mêmes habitats peut conduire au déplacement ou à l'extinction locale d'espèces indigènes à cause de capacités compétitives supérieures des espèces exotiques, acquises de façon globale (hypothèse "Global competition", Tableau 1) ou en échappant à leurs ennemis naturels (hypothèse "Evolution of increased competitive ability", Tableau 1) (Callaway and Aschehoug, 2000). Le principal inconvénient de l'approche par comparaison de niches écologiques est qu'elle s'intéresse au résultat de l'interaction entre les espèces, sans incorporer les mécanismes sous-jacents (Gallien et al., 2010).

**Tableau 1 :** Liste non-exhaustive d'hypothèses d'invasion et leurs attendus en termes de stratégies écologiques CSR. Seules les hypothèses dont il est fait référence dans le texte sont présentées. L'acronyme EEE désigne les Espèces Exotiques Envahissantes.

Comparaison indigènes/exotiques	Hypothèse d'invasion	Définition	Attendu en termes de scores CSR
<b>Hypothèse 1 :</b> Stratégies écologiques CSR différentes	<i>Limiting Similarity</i>	Les EEE sont éloignées phylogénétiquement et fonctionnellement des espèces indigènes, ce qui minimise la concurrence directe (MacArthur and Levins, 1967)	CSR exotiques ≠ CSR indigènes
	<i>Global Competition</i>	Les EEE sont plus compétitives que les indigènes, surtout en raison d'un nombre élevé d'introductions qui augmente les chances d'inclure un compétiteur (Alpert, 2006)	C exotiques > C indigènes
	<i>Evolution of increased competitive ability</i>	La pression réduite des ennemis naturels dans l'environnement nouveau d'une EEE permet une allocation plus prononcée des ressources pour la compétition (Blossey and Notzold, 1995)	C exotiques > C indigènes
	<i>Disturbance</i>	Un changement du régime de perturbations favorise l'installation des EEE en créant des espaces "sous-occupés" et en changeant la structure des communautés indigènes (Sher and Hyatt, 1999)	R exotiques > R indigènes

<b>Hypothèse 2 :</b> Stratégies écologiques CSR similaires	<i>Habitat Filtering</i>	Les EEE sont pré-adaptées aux conditions abiotiques du nouvel écosystème (Weiher and Keddy, 1999)	Pas d'attendu particulier
	<i>Propagule Pressure</i>	Le succès d'une invasion est le résultat d'un nombre suffisant de propagules introduites ou produites (Simberloff, 2009)	Pas d'attendu particulier
	<i>Enhanced Mutualists</i>	Les EEE bénéficient de mutualismes (associations mycorhiziennes) plus forts dans l'aire d'introduction (Callaway et al., 2001)	Pas d'attendu particulier
	<i>Novel Weapons</i>	Les EEE possèdent des attributs nouveaux (composés allélopathiques par exemple), qui favorisent leur survie au dépend des espèces voisines (Callaway and Ridenour, 2004)	Pas d'attendu particulier

L'approche fonctionnelle, plus mécaniste, s'intéresse généralement à la différence des valeurs de traits fonctionnels entre espèces indigènes et exotiques (van Kleunen et al., 2010). Certaines différences de traits fonctionnels, souvent liées aux capacités d'acquisition des ressources, semblent augmenter le potentiel invasif (hypothèse "*Limiting similarity*", Tableau 1). Il a par exemple été démontré que les arbres exotiques d'Argentine avaient des valeurs de surface spécifique foliaire (SLA) plus élevées (Zeballos et al., 2014). D'autres caractéristiques fonctionnelles semblent similaires entre espèces indigènes et exotiques, comme la capacité de séquestration du carbone chez de nombreuses plantes d'Australie (Leishman et al., 2010). Finalement, seul un nombre limité de traits fonctionnels, comme la fécondité (hypothèse "*Propagule Pressure*", Tableau 1) ou l'utilisation des ressources, semble systématiquement plus important chez les espèces exotiques envahissantes (Pyšek and Richardson, 2007). Cependant, les valeurs de traits fonctionnels isolés s'intéressent à une seule dimension de l'utilisation de l'environnement, sans tenir compte des compromis dans l'allocation pour les ressources.

L'approche multi-dimensionnelle des traits se présente comme prometteuse pour une compréhension plus intégrative des différences entre espèces indigènes et exotiques (Ordonez et al., 2010). Les stratégies écologiques, compromis et combinaisons entre différents traits fonctionnels, reflètent des processus d'acquisition, d'investissement et d'utilisation des ressources par les plantes, leur permettant de survivre et d'augmenter leur fitness (Wright et al., 2004). En effet, les espèces peuvent posséder des combinaisons de traits fonctionnels différents pour accéder à une même



stratégie écologique (Araujo da Costa et al., 2020). Enfin, l'approche des stratégies écologiques est plus facile à connecter aux hypothèses d'invasion que les approches trait-centrées (Tableau 1).

La théorie de sélection r/K est l'une des plus anciennes et suggère qu'il existe deux stratégies centrales de colonisation et de compétition au sein d'une communauté (MacArthur and Wilson, 1967). Les espèces dotées de fortes capacités de colonisation auront une aire géographique large mais seront peu dominantes dans une communauté locale (stratégies r), tandis que les espèces compétitives localement seront moins répandues sur de larges distances (stratégies K). Grime élargit cette théorie en formulant la théorie CSR (Compétitrice-tolérante au Stress-Rudérale) pour les plantes (Grime, 1974). D'après celle-ci, la dynamique et la structure de la végétation résultent des compromis adaptatifs entre de multiples traits fonctionnels corrélés, en réponse à la compétition biotique, aux stress et aux perturbations de l'environnement (Grime, 1977, 1974). Le stress est défini comme "toutes les contraintes externes à la végétation qui limitent la production de matière sèche sur toute ou partie de la plante" (Grime, 2001). La perturbation est caractérisée comme "une destruction partielle ou totale de la biomasse de la plante, provenant d'activités d'herbivores, de pathogènes, d'humains ou de phénomènes climatiques" (Grime, 2001). Les compromis évolutifs entre la compétition, la résistance et la résilience aux perturbations permettent de définir des stratégies écologiques spécifiques au sein d'un espace adaptatif composé de trois axes (Grime and Pierce, 2012). Les "compétiteurs" (stratégies C) survivent dans des habitats stables et productifs grâce à une capacité à monopoliser efficacement les ressources, notamment par leur dynamique spatiale (grande taille d'individus et d'organes). Les "tolérants au stress" (stratégies S) protègent leurs performances métaboliques dans des environnements variables ou pauvres en ressources. Ils investissent dans la capacité de rétention des ressources et de résistance (taille souvent réduite, tissus denses et persistants). Enfin, les "rudérales" (stratégies R) sont des espèces pionnières de zones perturbées (e.g. habitations, friches, bord des chemins) avec une croissance rapide, une forte reproduction et une dispersion importante (Grime, 2001; Grime and Pierce, 2012). Le triangle de Grime offre une approche pratique et quantitative pour comparer les fonctions des plantes et évaluer comment les compromis entre traits fonctionnels peuvent faciliter la naturalisation ou l'invasion d'espèces exotiques (Guo et al., 2022, 2018).

Certains auteurs ont proposé une méthode standardisée et généralisable de positionnement des espèces au sein de l'espace adaptatif CSR de Grime, basée sur des "*soft traits*", i.e. des traits accessibles et facilement mesurables sur le terrain comme la taille et le poids des feuilles, corrélés à des "*hard traits*", i.e. des traits liés à la physiologie fondamentale plus difficilement accessibles sur le terrain, comme le taux de croissance ou la longévité des feuilles (e.g. Caccianiga et al., 2006; Hodgson et al., 1999; Pierce et al., 2013, 2007). En 2017, Pierce et al. (2017) mettent au point un

outil pratique d'ordination CSR, calibré à l'échelle mondiale à partir de milliers d'espèces de plantes vasculaires (toutes formes de vie confondues) : "StrateFy". Cet outil permet d'estimer des scores CSR continus à partir de l'évaluation du compromis entre trois traits foliaires : 1) la surface foliaire (*Leaf Area*, LA) qui détermine la capacité d'interception de la lumière et représente le spectre de la taille de la plante (Díaz et al., 2016), 2) la surface foliaire spécifique (*Specific Leaf Area*, SLA) matérialisant l'acquisition des ressources et, enfin, 3) le contenu en matière sèche (*Leaf Dry Matter Content*, LDMC) indiquant la conservation des ressources (Díaz et al., 2016; Pierce et al., 2017). Ces trois traits foliaires sont représentatifs de la variation des principaux traits fonctionnels de l'ensemble de la plante et reflètent ainsi l'utilisation des cycles d'énergie et de matière dans l'écosystème (Díaz et al., 2016; Pierce et al., 2017, 2014). L'outil "StrateFy" est généralement applicable aux plantes vasculaires (Guo et al., 2018; Rosado and Mattos, 2017) et a été testé et validé par plusieurs études (Han et al., 2021; Li and Shipley, 2017; May et al., 2017). Il a été majoritairement utilisé sur deux niveaux d'analyse : 1) soit à l'échelle de communautés végétales au sein d'écosystèmes plus ou moins vastes afin d'évaluer la fiabilité de la méthode dans la prédiction de structuration des communautés, 2) soit comme outil de comparaison des espèces indigènes et exotiques. Néanmoins, aucune étude, à notre connaissance, ne considère conjointement les deux niveaux d'analyse.

Quelques auteurs ont utilisé l'outil "StrateFy" pour appréhender les stratégies écologiques CSR au sein de communautés végétales ligneuses (Araujo da Costa et al., 2020; Rosado and Mattos, 2017; Rosenfield et al., 2019; Wen et al., 2022). Dans les forêts subtropicales du sud du Brésil, il a été observé que la température influence les stratégies écologiques des communautés, majoritairement C en conditions chaudes et S en conditions plus froides (Rosenfield et al., 2019). En effet, les stratégies CS sont souvent associées aux environnements stables (tropicaux ou subtropicaux) avec des saisonnalités moindres (Pierce et al., 2017). A l'inverse, deux autres études, menées à échelle locale, ont montré que les communautés végétales convergent vers des stratégies S/CS dans un écosystème côtier limité en ressources (Araujo da Costa et al., 2020; Rosado and Mattos, 2017).

Plus récemment, deux études ont comparé les stratégies écologiques CSR d'espèces indigènes et exotiques grâce à l'outil "StrateFy". La première a comparé, à l'échelle régionale, en milieu tempéré (Italie) et sur un gradient altitudinal contrasté (de 10 à 4000 m d'altitude), les différences de stratégies écologiques entre différentes formes de vie d'espèces indigènes et exotiques (Dalle Fratte et al., 2019). Les stratégies écologiques CSR se sont révélées similaires entre espèces indigènes et exotiques chez les plantes non-arborescentes. Les arbres exotiques se sont, eux, montrés significativement plus compétitifs que les arbres indigènes (Dalle Fratte et al., 2019). Par ailleurs, Guo et al. ont démontré que les espèces exotiques envahissantes étaient majoritairement plus compétitrices (Guo et al., 2022). Ensuite, une étude plus locale a comparé les espèces indigènes et exotiques dans cinq types de forêts

sur un gradient modéré de l'île tropicale de Porto-Rico (Rojas-Sandoval et al., 2022). Les espèces indigènes et exotiques ont dévoilé des stratégies écologiques convergentes dans quatre types de forêts (semi-xérophiles, mésophiles, hygrophiles, ombrophiles) et divergentes en forêt sèche, où les exotiques privilégient une stratégie C et les indigènes une stratégie S.

Finalement, la méthode de Pierce et al. (2017) n'a, à notre connaissance, jamais été appliquée sur une échelle locale présentant des conditions environnementales très contrastées (habitat stable et productif à basse altitude, gradient altitudinal associé à une forte variation de températures, divers degrés d'anthropisation), permettant potentiellement d'accéder à une diversité importante de stratégies écologiques. Après évaluation de la méthode "StrateFy" sur notre zone d'étude, les stratégies écologiques CSR des espèces exotiques et indigènes seront comparées. Nous tenterons spécifiquement de répondre aux questions suivantes :

**(i) Les trois traits foliaires proposés par Pierce et al. (2017) sont-ils robustes pour prédire, localement, l'évolution attendue des stratégies écologiques CSR le long d'un triple gradient environnemental de concurrence pour l'espace et les ressources disponibles, de stress et de perturbation ?** On s'attend, au sein d'une communauté (assemblage d'espèces sur une parcelle), et indépendamment de l'origine des espèces, à une augmentation du score C avec la surface terrière du peuplement forestier, à une augmentation du score S avec l'altitude et à un score R plus élevé en conditions perturbées. Si ce n'est pas le cas, cela pourrait refléter une limite de l'approche "StrateFy" ou de notre plan d'échantillonnage.

**(ii) Les stratégies écologiques CSR sont-elles convergentes ou divergentes entre espèces indigènes et exotiques ?** Deux hypothèses peuvent être attendues :

1) D'une part, si les stratégies divergent, au moins trois scénarii sont possibles : 1.1) si l'hypothèse de "*Limiting similarity*" s'applique, une différence, au moins sur l'un des axes CSR, sera significative, 1.2) si les espèces exotiques sont plus compétitives que les indigènes (hypothèses de "*Global competition*" et "*Evolution of increased competitive ability*"), les premières présenteront des scores C plus élevés que les dernières, 1.3) si les espèces exotiques tirent davantage profit des perturbations humaines, des scores R plus élevés sont attendus pour les exotiques.

2) D'autre part, si les stratégies convergent, cela pourrait : 2.1) soutenir l'hypothèse d'un filtrage environnemental des espèces et, plus généralement, confirmer la vision de Davis et al. (2011) et Thompson and Davis (2011) qu'il n'existe pas de différence fonctionnelle fondamentale entre espèces exotiques et indigènes ou 2.2) s'expliquer par d'autres caractéristiques liées au succès des espèces exotiques qui sortent du cadre conceptuel CSR (Tableau 1).

## 2 Matériel et Méthode

### 2.1 Site d'étude et plan d'échantillonnage

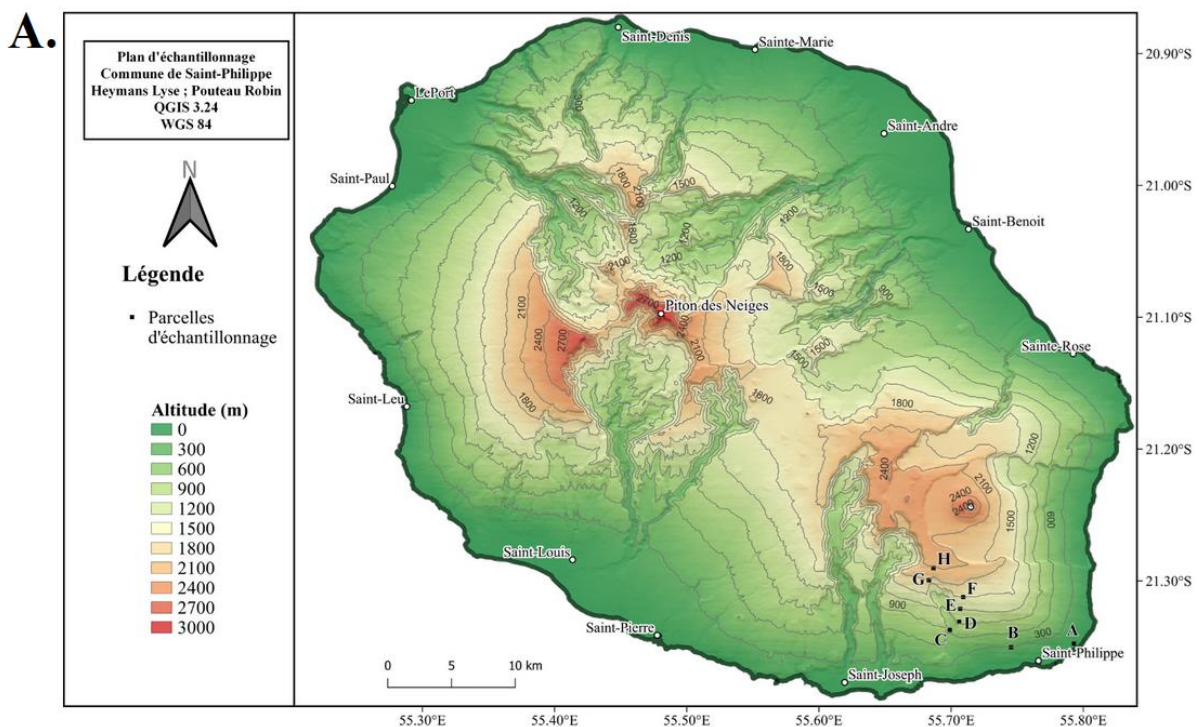
Les îles sont reconnues comme des lieux d'études propices à l'explication de mécanismes écologiques et évolutifs qui sous-tendent la formation de nouvelles espèces et la mise en place des communautés (Whittaker et al., 2017). Elles sont aussi particulièrement sensibles aux invasions biologiques, notamment en raison du "syndrome insulaire" (Macarthur and Levins, 1967), prédisant notamment une diminution de la compétitivité et du taux de reproduction des espèces (Carlquist, 1966). Aussi, les filtres à la dispersion sur de longues distances induisent des changements de proportion des différents groupes taxonomiques et fonctionnels sur les îles en comparaison aux continents (phénomène de disharmonie, Carlquist, 1966), ce qui conduit probablement à la sous- ou sur-représentation de certains traits fonctionnels chez les espèces insulaires (Whittaker and Fernandez-Palacios, 2007). L'étude des stratégies écologiques offre un axe de compréhension original des interactions entre les espèces indigènes et exotiques insulaires dans le but d'aider à comprendre l'impact et prédire le succès d'établissement des espèces exotiques (Barton and Fortunel, 2023; Schrader et al., 2021). La Réunion est l'île la plus récente (âgée de 2-3 millions d'années) de l'archipel des Mascareignes (océan Indien). Le climat est tropical, caractérisé par deux saisons : un été austral chaud et pluvieux, durant lequel l'étude a été conduite (mars 2023), suivi d'un hiver relativement frais et sec (Météo-France, 2022). La Réunion présente une forte diversité d'écosystèmes très distincts et structurés le long d'un gradient altitudinal s'élevant du niveau de la mer à 3070 m au centre de l'île (Piton des Neiges) et à 2631 m au sud (Piton de La Fournaise, toujours actif) (Cadet, 1977). La présence de forts gradients environnementaux sur de courtes distances fait de l'île un modèle d'étude approprié pour évaluer un outil pratique d'ordination des stratégies CSR des plantes ligneuses (Pierce et al., 2017). Pleinement occupée par les humains depuis seulement 350 ans, La Réunion possède cependant une forte diversité d'espèces exotiques, avec plus de 2000 plantes déclarées envahissantes ou potentiellement envahissantes (DEAL, 2023).

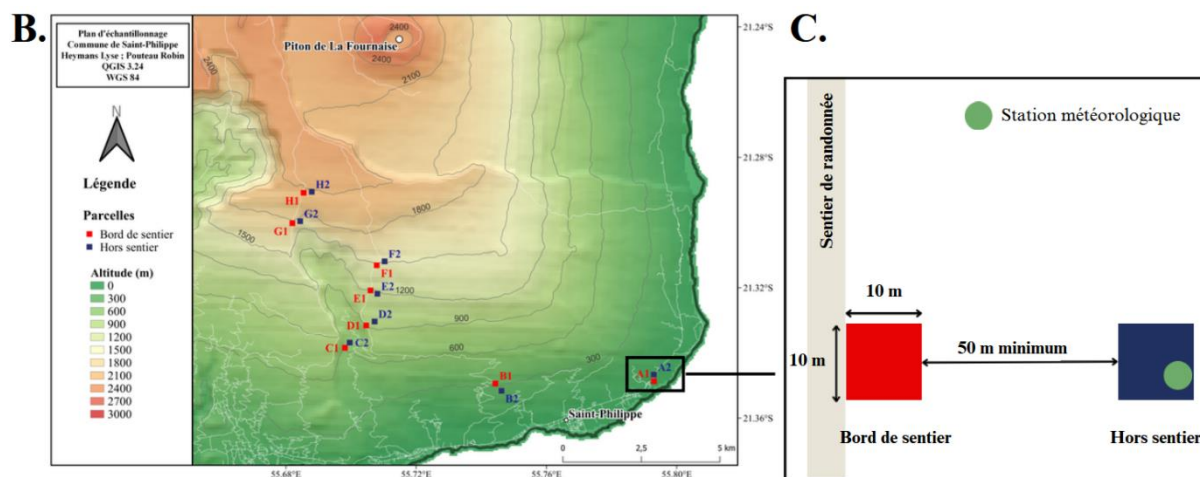
Le site d'étude se trouve plus précisément au sud de l'île, sur la commune de Saint-Philippe (Fig. 1.A), majoritairement dans le cœur du Parc National de La Réunion.

Un réseau de parcelles est mis en place du niveau de la mer jusqu'aux abords du Piton de La Fournaise, à 2100 m d'altitude (Fig. 1.A). Les conditions de pluviométrie sur l'ensemble de la zone d'échantillonnage sont relativement homogènes, avec une gamme de précipitations annuelles entre 6000 et 7000 mm/an (Météo-France, 2022). En revanche, la température moyenne annuelle sur l'ensemble des sites d'étude présente une forte variabilité, allant de 26°C à 12°C, à l'origine d'un étagement altitudinal prononcé de la végétation. Au sein de la zone d'étude, quatre principaux types de forêts sont retrouvés, avec des degrés de modification anthropique variables. Du niveau de la mer

à 900 m d'altitude, la végétation est typique des forêts humides de basse altitude avec de grands arbres formant une canopée continue (Cadet, 1977; Strasberg et al., 2005). Cet habitat est le plus impacté par les activités humaines (déforestation, agriculture, plantations forestières, urbanisation) et l'invasion par des espèces exotiques (Strasberg et al., 2005). Une forêt humide sub-montagneuse dense est trouvée entre 900 m et 1300 m, puis une forêt montagnaise entre 1300 m et 1800 m, présentant des fougères arborescentes (Cyatheaceae), des palmiers (Arecaceae) et des arbres bas, allongés, entremêlés, recouverts d'épiphytes (Cadet, 1977; Strasberg et al., 2005). Ces habitats de moyenne et haute altitude sont peu touchés par les perturbations humaines. Aux altitudes les plus élevées, entre 1800 m et 2100 m, la végétation est de type subalpine arbustive dominée par des Ericaceae et des Asteraceae.

Un échantillonnage tous les 300 m d'altitude est réalisé sur l'ensemble du gradient, soit huit altitudes échantillonnées nommées de A à H (Fig. 1.B). Les différents sentiers de randonnée (sentier dit "Jacques Payet", sentier GRR2) et la route de Mare-Longue, longeant le réseau de parcelles sont utilisés comme variable de perturbation anthropique dont on testera l'effet sur l'importance de la stratégie R des plantes. Ainsi, au sein de chaque altitude étudiée, deux parcelles de 10 m × 10 m sont tracées (soit 16 parcelles de 100 m<sup>2</sup> sur l'ensemble du gradient), l'une en bord de route ou de sentier de randonnée (modalité "Bord de sentier") et l'autre à environ 50 m (modalité "Hors sentier") (Fig. 1.C). Sur chacune de ces altitudes, un capteur de température et d'humidité relative MadgeTech est positionné (du 9 mars 2023 au 9 mai 2023) afin de quantifier l'intensité du stress (température).





**Figure 1** : Localisation du dispositif expérimental. A. Topographie de l'île de La Réunion et position des parcelles échantillonnées sur la commune de Saint-Philippe, au sud. B. Zoom sur le plan d'échantillonnage le long d'un gradient d'altitude aux abords du Piton de La Fournaise (du niveau de la mer à 2100 m). Des parcelles sont mises en place tous les 300 m, soit huit altitudes échantillonnées nommées A à H. C. Design expérimental des deux parcelles de 100 m<sup>2</sup> distantes d'au moins 50 m ("Bord de sentier" en rouge, "Hors sentier" en bleu) échantillonnées à chaque altitude.

## 2.2 Structure et composition spécifique des parcelles

Dans chacune des 16 parcelles, l'ensemble des individus ligneux possédant un diamètre à hauteur de poitrine (*Diameter at Breast Height*, DBH) supérieur ou égal à 1 cm est considéré. Le DBH de chaque tige est mesuré avec un mètre ruban ou un pied à coulisse à 1,30 m du sol et en suivant l'inclinaison de l'individu dans l'espace. Les espèces présentant un stipe (palmiers, fougères arborescentes, pandanus) et répondant à ces mesures sont également échantillonnées mais les lianes sont exclues. La surface terrière G, mesure du recouvrement des arbres à hauteur de poitrine et exprimée en m<sup>2</sup>/100 m<sup>2</sup>, est calculée pour chacune des parcelles selon la formule :  $G = \frac{\pi \times (DBH)^2}{4}$ .

La description structurelle de la végétation est complétée par la mesure de la hauteur maximale (de la base du tronc jusqu'à la feuille la plus haute de la tige la plus haute) de chaque individu à l'aide d'une pique télescopique. Afin de déterminer la composition en espèces, chaque individu est identifié et étiqueté avec un numéro unique et un code espèce à six lettres (trois premières lettres du genre et trois premières lettres de l'espèce, en latin). Les taxons infraspécifiques ont été regroupés au niveau de l'espèce. La caractérisation de l'origine géographique de chaque espèce s'appuie sur l'Index de la flore vasculaire de La Réunion (CBNM, 2017) (Annexe 1).

## 2.3 Mesure des traits foliaires

Toutes les espèces ligneuses retrouvées sur le plan d'échantillonnage font l'objet de mesures de traits foliaires (LA, SLA, LDMC). Pour cela, quatre individus adultes de chaque espèce sont sélectionnés pour le prélèvement de feuilles afin de limiter les effets de l'ontogenèse. Le choix des quatre individus

repose principalement sur la gamme d'altitude occupée par chaque espèce sur les parcelles du gradient (Annexe 2). Ainsi, deux individus sont sélectionnés au sein des parcelles de "Bord de sentier", l'un à l'altitude minimale où l'espèce se trouve et l'autre à l'altitude maximale. De façon similaire, deux autres individus sont prélevés aux deux extrêmes de la gamme d'altitude de l'espèce au sein des parcelles "Hors sentier" (Annexe 3). Ce choix méthodique des individus au sein de la gamme altitudinale de l'espèce et au sein des deux modalités de perturbation permet de limiter la variabilité intraspécifique potentielle des feuilles et d'obtenir des valeurs de traits représentatives des espèces.

Sur chaque individu ( $n = 4$  individus/espèce), cinq feuilles matures, saines (sans symptômes de maladie ou marques d'herbivorie) et exposées autant que possible à la lumière directe (feuilles "de canopée") sont récoltées à l'aide d'un sécateur ou d'un échenilloir, soit un total de 20 feuilles par espèce (Annexe 3). Les feuilles des espèces protégées sont prélevées par une personne munie d'un agrément (Christophe Lavergne, CBN-CPIE Mascarin). Les feuilles récoltées sont disposées dans un coton humide puis dans un sac plastique zippé annoté (date, parcelle, code espèce, numéro de l'individu). Le transport des échantillons se fait dans une glacière et la conservation au réfrigérateur pour une analyse sous 48h maximum. Cette méthode permet d'éviter la déshydratation des feuilles avant la mesure de la surface foliaire (LA) et la pesée du poids frais (*Leaf Fresh Weight*, LFW). Ce protocole suit l'ensemble des recommandations de Pérez-Harguindeguy et al. (2016). Il a été appliqué autant que possible, mais certaines collectes de feuilles se sont avérées impossibles, soit à cause de la hauteur trop importante de l'individu à prélever, soit à cause du peu de feuilles qu'il présentait (e.g. palmiers et fougères arborescentes). Au total, 17 espèces (21%) sont concernées par une récolte partiellement incomplète d'individus (sept espèces, 8,75%) et/ou de feuilles (13 espèces, 16,25%).

Au laboratoire, les analyses de feuilles considèrent le limbe et le pétiole pour les feuilles simples et les folioles et le rachis pour les feuilles composées. D'abord, le LA (exprimée en  $\text{mm}^2$ ) est déterminé avec un appareil Li-Cor constitué d'un scanner portatif (LI-3000C) imbriqué dans un convoyeur (LI-3050C) sur lequel sont disposées les feuilles à analyser (Annexe 4). Chaque valeur de LA est définie par la moyenne de trois mesures répétées de surface de la même feuille afin de s'assurer de la justesse de la mesure. Au vu de leur taille particulière, la surface des frondes de fougères arborescentes et des palmes de palmistes noirs (*Acanthophoenix crinita*) ainsi que les feuilles petites et étroites de branle vert (*Erica reunionensis*) sont mesurées à partir de photos avec le logiciel de retouche d'images Gimp. Chaque feuille est pesée avec une balance de précision pour déterminer le LFW (exprimé en mg). Les cinq feuilles de chaque individu sont mises en étuve à  $60^\circ\text{C}$  pendant 48h minimum (Pérez-Harguindeguy et al., 2016) (Annexe 4). Ce temps permet l'assèchement complet des feuilles pour réaliser la pesée de la masse sèche (*Leaf Dry Weight*, LDW, exprimé en mg).

Les mesures de LA, LFW et LDW réalisées pour chaque feuille sont moyennées au niveau de l'individu (moyenne des cinq feuilles par individu) puis au niveau de l'espèce (moyenne des quatre individus par espèce) afin d'obtenir une valeur unique par espèce. Ces mesures sont ensuite utilisées pour calculer le SLA (exprimé en  $\text{mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$ ), défini comme le rapport entre LA et LDW, et le LDMC (exprimé en %), défini comme le rapport entre LDW et LFW multiplié par 100. Puis les valeurs de traits obtenues sont converties en scores de stratégie écologique CSR (notées C : S : R, exprimées en %) grâce à la méthode StrateFy de Pierce et al. (2017). Ces scores sont calculés à partir du LA pour le score C, du LDMC pour le score S et du SLA pour le score R. Les équations permettant de convertir les valeurs de traits fonctionnels foliaires en stratégies écologiques sont issues d'une analyse en composante principale calibrée avec des données floristiques mondiales

#### 2.4 Analyse des données

L'évaluation de la robustesse des trois traits foliaires (LA, SLA, LDMC, Annexe 5) pour prédire, localement, l'évolution des stratégies écologiques CSR se base sur des gradients et métriques propres à chaque stratégie. La compétitivité C est analysée en fonction de la surface terrière de chaque parcelle, la tolérance au stress S est analysée en fonction de l'altitude et, enfin, la rudéralité R est analysée en fonction de la modalité "Bord de sentier" ou "Hors sentier". Les scores CSR sont analysés à l'échelle de la communauté (assemblage d'espèces au sein d'une parcelle d'échantillonnage), l'idée étant de voir si le peuplement, dans son ensemble, possède des stratégies associées aux contraintes spécifiques de chaque environnement. Les espèces exotiques ne sont donc pas dissociées des indigènes. Quatre niveaux d'analyse sont regardés pour agréger les scores CSR au niveau de la communauté. Dans le premier niveau d'analyse, la stratégie C, S ou R d'une communauté est représentée par la moyenne des scores des espèces présentes dans chaque parcelle. Autrement dit, on attribue le même poids à toutes les espèces présentes, indépendamment de leur fréquence dans la communauté. Dans le second niveau d'analyse, les scores CSR sont pondérés par l'abondance relative de chaque espèce (nombre d'individus de l'espèce/nombre d'individus total de la parcelle). Dans le troisième niveau d'analyse, les scores CSR sont pondérés par la densité de tiges relative de chaque espèce (nombre de tiges de l'espèce/nombre de tiges total de la parcelle). Enfin, dans le quatrième niveau d'analyse, les scores CSR sont pondérés par la surface terrière de chaque espèce (surface terrière de l'espèce/surface terrière totale de la parcelle). Après vérification des conditions d'utilisation (indépendance, normalité et homogénéité de la variance), les modèles statistiques utilisés sont des modèles logarithmiques pour le score C en fonction de la surface terrière, et des modèles polynomiaux d'ordre 3 pour le score S en fonction de l'altitude. Les conditions d'utilisation d'un test paramétrique (test de Student) n'étant pas respectées, la comparaison des moyennes des scores R entre les parcelles de "Bord de sentier" et les parcelles "Hors sentier" est réalisée avec un test non-



paramétrique de Wilcoxon-Mann-Whitney.

Finalement, après un diagnostic quant à la fiabilité des scores de stratégie écologique attribués par l'approche StrateFy, chaque espèce est positionnée dans le triangle CSR tracé avec le package “*ggtern*” du logiciel R (Hamilton and Ferry, 2018). La stratégie écologique des espèces indigènes (endémiques incluses) est comparée à celle des exotiques. Des tests statistiques non-paramétriques de Wilcoxon-Mann-Whitney sont utilisés pour évaluer la différence en termes de scores C, S ou R entre espèces indigènes et exotiques. L'ensemble des analyses est réalisé avec le logiciel R, version 4.2.3 (R Core Team, 2023).

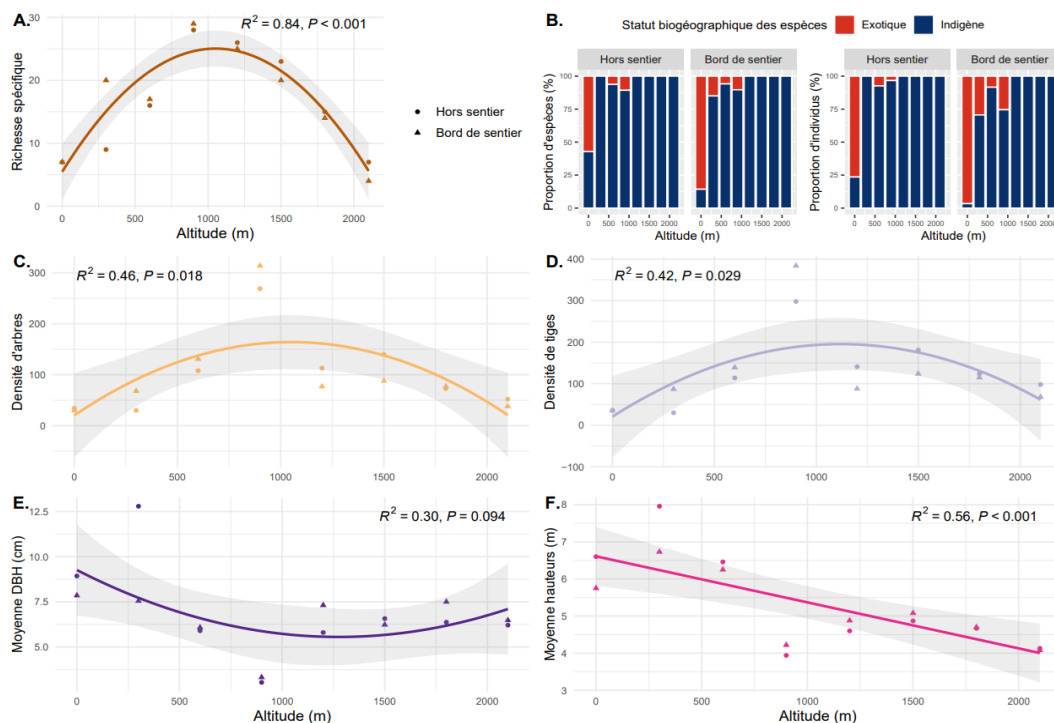
### 3 Résultats

#### 3.1 Description générale des parcelles échantillonnées

Sur l'ensemble du gradient, soit sur une surface totale de 1600 m<sup>2</sup>, 80 espèces différentes de plantes ligneuses représentées par 1642 individus et 2062 tiges sont recensées. Parmi ces espèces, 70 sont indigènes (dont sept sont légalement protégées à La Réunion) et 10 sont exotiques (Annexe 1) et représentées par 183 individus et 227 tiges. La richesse spécifique au sein des parcelles (100 m<sup>2</sup>) suit une courbe en cloche le long du gradient altitudinal (pseudo-R<sup>2</sup> = 0.84,  $P < 0,001$ , régression polynomiale d'ordre 2, Fig. 2.A). Elle augmente du niveau de la mer jusqu'à 900 m où le maximum est atteint avec 28 ou 29 espèces (Fig. 2.A). Ensuite, la richesse spécifique des parcelles diminue jusqu'à 2100 m (Fig. 2.A), et se constitue uniquement d'espèces indigènes. La densité d'arbres et arbustes, autrement dit le nombre d'individus sur une parcelle, et la densité de tiges suivent une tendance similaire, en cloche, à la richesse spécifique (pseudo-R<sup>2</sup> = 0.46,  $P = 0,018$ , régression polynomiale d'ordre 2, Fig. 2.C ; pseudo-R<sup>2</sup> = 0.42,  $P = 0,029$ , régression polynomiale d'ordre 2, Fig. 2.D). Le pic de densité d'arbres se trouve également à 900 m avec 290 arbres sur 100 m<sup>2</sup> en moyenne (Fig. 2.C). La densité de tiges au sein des parcelles augmente jusqu'à 900 m (presque 400 tiges échantillonnées en bord de sentier) puis diminue (Fig. 2.D). En revanche, la moyenne des DBH au sein de chaque parcelle suit la tendance inverse. La moyenne des DBH d'une parcelle est d'environ 8 cm au niveau de la mer puis diminue jusqu'à un minimum de 3 cm en moyenne à 900 m puis remonte entre 6 et 8 cm au-delà (pseudo-R<sup>2</sup> = 0.30,  $P = 0,094$ , régression polynomiale d'ordre 2, Fig. 2.E). Enfin, la moyenne des hauteurs des individus de chaque parcelle diminue linéairement avec l'altitude (R<sup>2</sup> = 0.56,  $P < 0,001$ , régression linéaire, Fig. 2.F). Du niveau de la mer jusqu'à 600 m, les arbres mesurent en moyenne 6 m de hauteur et atteignent en moyenne 4 m à 2100 m (tendance également perceptible en Annexe 6).

De manière générale, la proportion d'espèces et d'individus exotiques diminue avec l'altitude (Fig. 2.B). Au niveau de la mer, sept espèces sont rencontrées en “Bord de sentier”, dont six sont

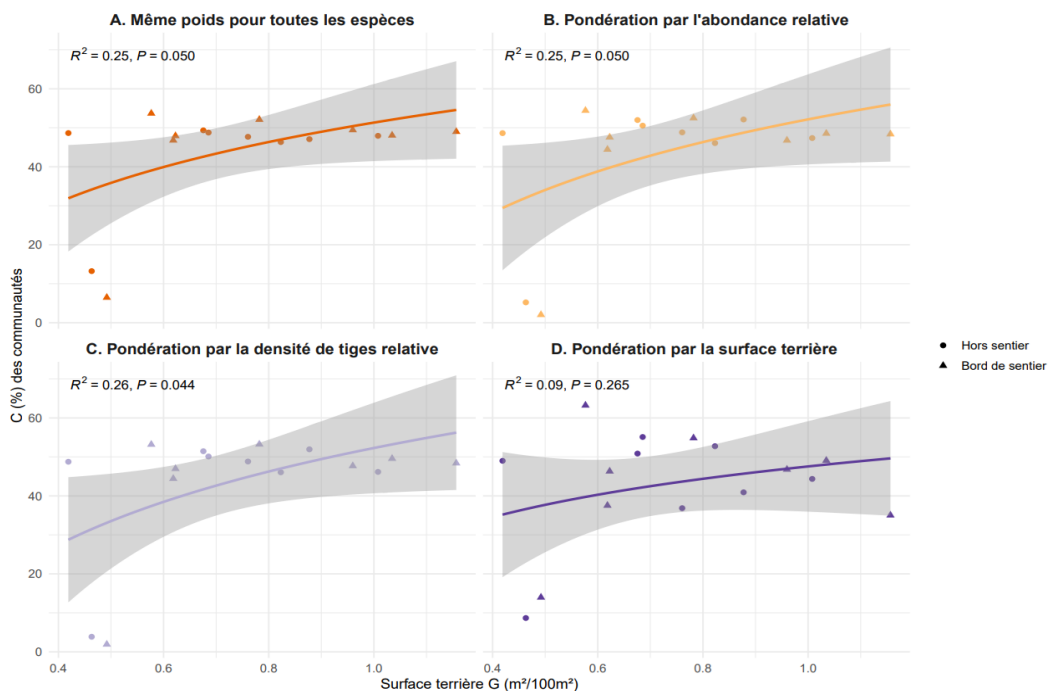
exotiques, représentant 97% des individus de la parcelle (Fig. 2.B). Cette proportion reste très importante en parcelle “Hors sentier” avec quatre espèces exotiques sur sept et 76,5% d’individus exotiques. La moitié des espèces exotiques (cinq sur dix) sont présentes uniquement dans les parcelles au niveau de la mer, avec de fortes abondances pour *Adenantha pavonina*, représentant la moitié des arbres en “Bord de sentier”, et *Mangifera indica* avec 11 arbres sur 34 en parcelle “Hors sentier”. Seulement quelques individus (entre un et quatre) des trois autres espèces (*Aleurites moluccanus*, *Artocarpus heterophyllus* et *Syzygium jambos*) sont échantillonnés, majoritairement en “Bord de sentier”. A 300 m et en “Bord de sentier” (B1), seulement trois espèces sur 20, soit 15%, sont exotiques (Fig. 2.B). La proportion d’individus exotiques (29%) sur B1 est majoritairement représentée par *Psidium cattleianum* et seulement un individu de *Litsea glutinosa* et un autre de *Schinus terebinthifolia* (Fig. 2.B). Aucune espèce exotique n’est échantillonnée sur la parcelle B2 (300 m d’altitude, “Hors sentier”). A 600 m, une seule espèce exotique (sur 17 espèces au total) est échantillonnée, *Psidium cattleianum*, représentant environ 8% des individus sur les parcelles C1 et C2. A 900 m en “Bord de sentier”, 25,5% des individus sont exotiques (Fig. 2.B), représentés majoritairement par *Psidium cattleianum* et dans une moindre mesure par *Rubus alceifolius* et *Ardisia crenata*. La parcelle “Hors sentier” compte seulement 3% d’individus exotiques. Au-delà de 900 m, aucune espèce exotique ligneuse n’a été observée dans nos parcelles. *Psidium cattleianum* est donc la seule espèce exotique échantillonnée sur chaque altitude du niveau de la mer à 900 m.



**Figure 2 :** Évolution de la structure et de la composition des 16 parcelles de 100 m<sup>2</sup> mises en place pour cette étude le long du gradient altitudinal. A. Richesse spécifique ( $n = 80$  espèces). B. Proportion d’espèces (%) et d’individus (%) exotiques et indigènes. C. Densité d’arbres ( $n = 1642$  arbres). D. Densité de tiges ( $n = 2062$  tiges). E. Moyenne des DBH (cm) de l’ensemble des tiges. F. Moyenne des hauteurs (m) des individus. La richesse spécifique, la densité d’arbres et de tiges ainsi que la moyenne des DBH sont ajustées en fonction de l’altitude avec un modèle polynomial d’ordre 2. La moyenne des hauteurs des individus est ajustée avec un modèle linéaire simple. La qualité de l’ajustement de chaque modèle est estimée par la variance expliquée pseudo- $R^2$  et la P-value. Les parcelles “Hors sentier” sont représentées par des cercles et les parcelles “Bord de sentier” par des triangles.

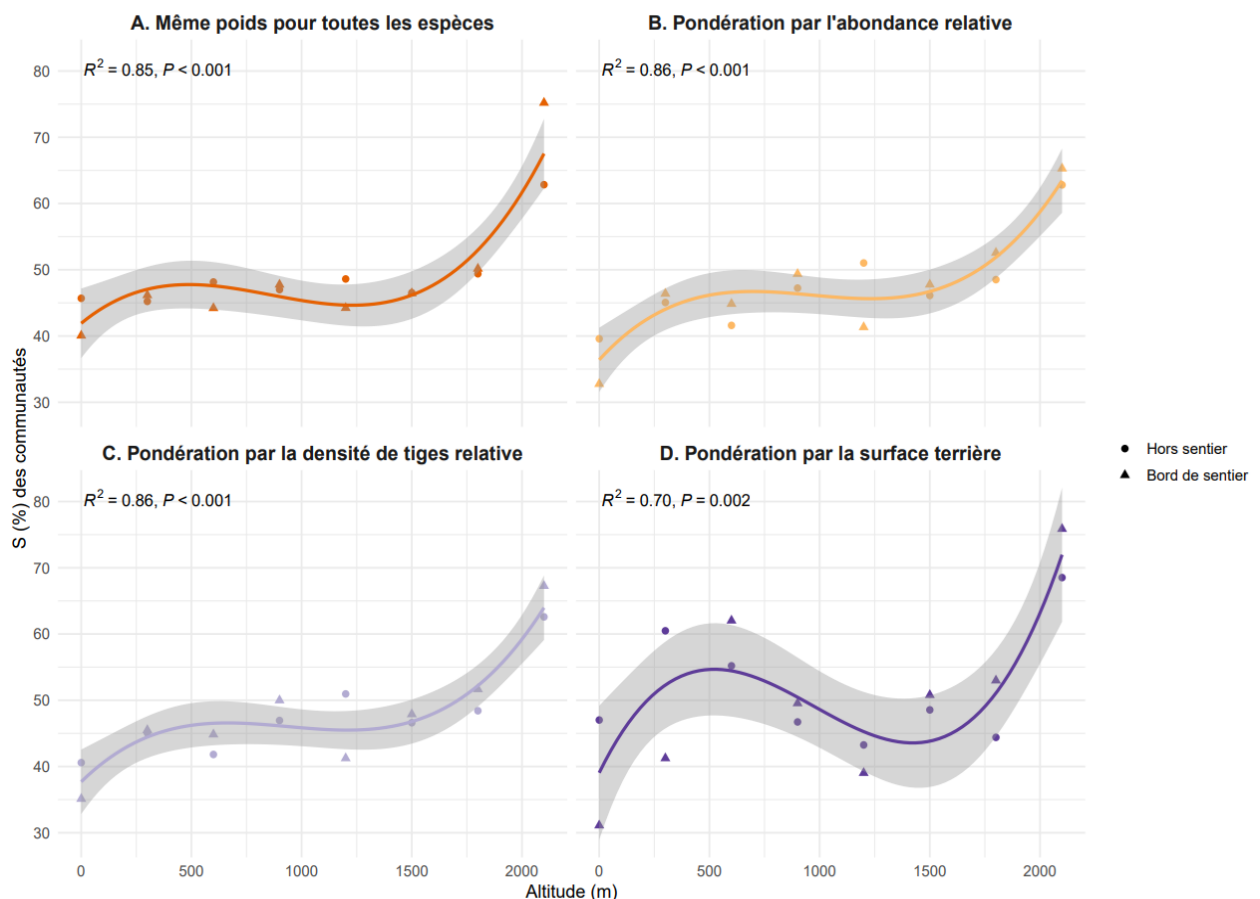
### 3.2 Stratégies écologiques CSR des arbres de La Réunion

La stratégie C des communautés augmente de manière logarithmique avec la surface terrière (Fig. 3). Autrement dit, plus la surface terrière d'une parcelle est élevée, plus les espèces composant les communautés auront tendance à avoir un score C élevé, cette relation tendant vers une asymptote. Cette tendance est significative lorsque le score C de la communauté est calculé en moyennant, sans pondération, les scores C de toutes les espèces (pseudo- $R^2 = 0.25$  ;  $P = 0.05$ , Fig. 3.A) ainsi qu'en pondérant les scores C par l'abondance relative (pseudo- $R^2 = 0.25$  ;  $P = 0.05$ , (Fig. 3.B) et par la densité relative de tiges de chaque espèce (pseudo- $R^2 = 0.26$  ;  $P = 0.04$ , Fig. 3.C). Au regard du meilleur modèle (Fig. 3.C), les valeurs minimales de score C se trouvent dans les deux communautés H1 et H2 (2100 m), avec des scores respectifs de 2 et 4% pour une surface terrière d'environ 0.47 m<sup>2</sup>/100 m<sup>2</sup> (Fig. 3.C). Au sein des autres communautés, les scores de C fluctuent entre 44 et 53%. Les scores C maximum se trouvent en E1 (1200 m, "Bord de sentier") et A1 (niveau de la mer, "Bord de sentier") avec environ 53% pour des surfaces terrières respectives de 0.78 m<sup>2</sup>/100 m<sup>2</sup> et 0.58 m<sup>2</sup>/100 m<sup>2</sup>. La communauté C1 (600 m, "Bord de sentier") présente la plus grande surface terrière avec 1,16 m<sup>2</sup>/100 m<sup>2</sup> et un score C de 48%. Les deux autres communautés ayant une surface terrière supérieure à 1 m<sup>2</sup>/100 m<sup>2</sup> sont celles des parcelles B1 (300 m d'altitude, "Bord de sentier") et F2 (1500 m, "Hors sentier"). Les scores C de ces deux communautés sont respectivement de 50 et 46% (Fig. 3.C). Aussi, il n'y a pas de différence notable de scores C entre les communautés "Hors sentier" et "Bord de sentier" (Fig. 3).



**Figure 3 :** Score de compétitivité C de chaque communauté en fonction de l'altitude et pour différentes méthodes d'agrégation des scores : A. Moyenne des scores des espèces (toutes les espèces présentes ont le même poids). B. Moyenne des scores des espèces pondérée par leur abondance relative. C. Moyenne des scores des espèces pondérée par leur densité de tiges relative. D. Moyenne des scores des espèces pondérée par leur surface terrière. Des modèles logarithmiques sont utilisés pour ajuster les données. La qualité de l'ajustement est estimée par la variance expliquée pseudo- $R^2$  et la P-value. Les parcelles "Hors sentier" sont représentées par des cercles et les parcelles "Bord de sentier" sont représentées par des triangles.

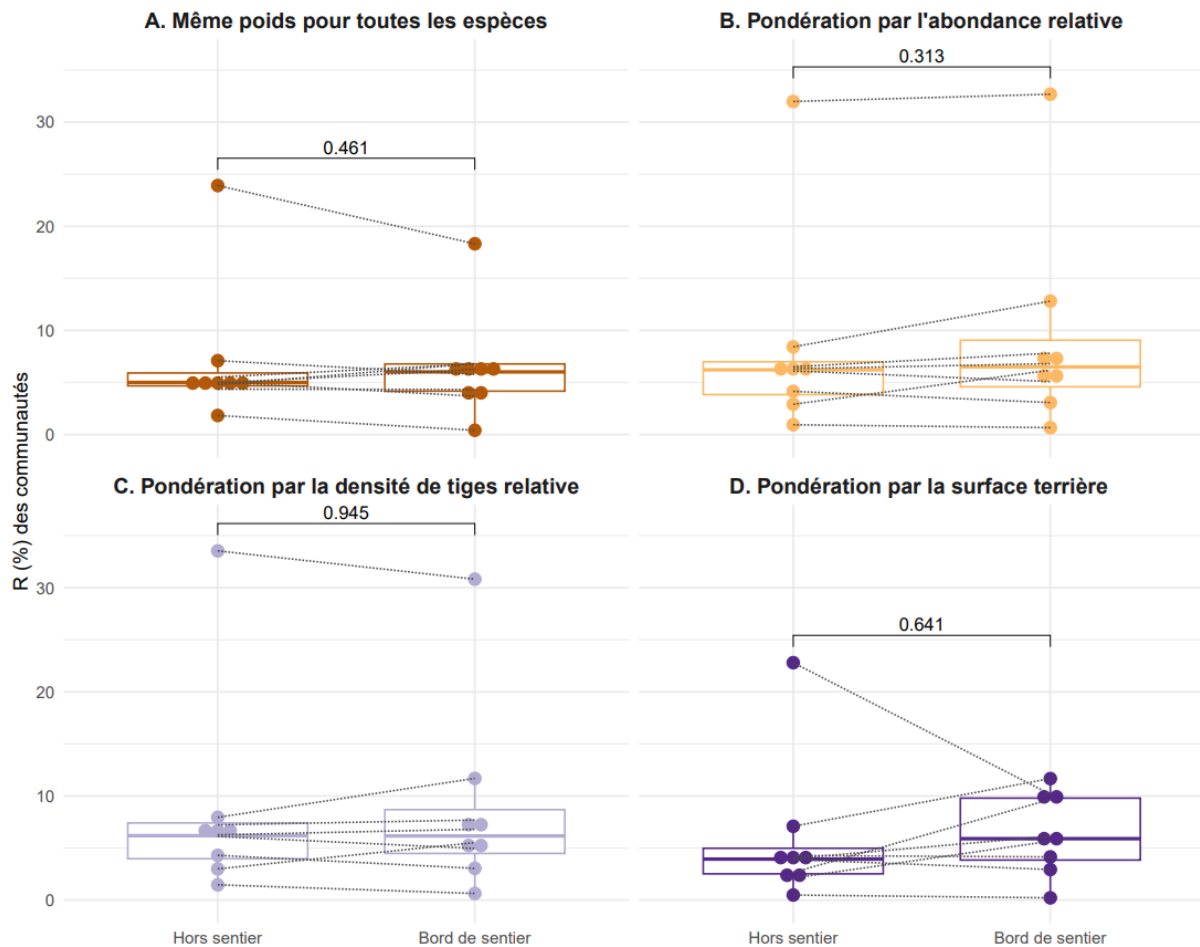
Les données météorologiques recueillies sur une période de deux mois durant l'été austral, montrent un écart des températures moyennes de 12°C entre la parcelle du niveau de la mer et celle à 2100 m (Annexe 7). En revanche, l'humidité est relativement constante le long du gradient d'altitude (variation entre 92% et 100% d'humidité relative) et est maximale au sein des parcelles intermédiaires du gradient (entre 600 m et 1500 m), illustrant le phénomène d'inversion en humidité liée à la forte insolation à haute altitude au-dessus de la couche de nuages diurnes. Les scores S des communautés augmentent avec l'altitude, avec un plateau à moyenne altitude (600-1500 m) et ce, sur les quatre niveaux d'analyse (pseudo-R<sup>2</sup> ≥ 0,70 ; P < 0.002, Fig. 4). Les scores S les plus faibles se trouvent au sein des deux communautés du niveau de la mer où S = 34% en A1 et 40% en A2. Ensuite, les scores S des communautés se situent entre 41% et 53% entre 300 m et 1800 m d'altitude avant d'atteindre des scores maximaux à 2100 m, avec 63% en H2 et 67% en H1 (Fig. 4.B, C). Les scores de S ne varient que très peu entre les communautés "Hors sentier" et "Bord de sentier".



**Figure 4** : Score de tolérance au stress S de chaque communauté en fonction de l'altitude et pour différentes méthodes d'agrégation des scores : A. Moyenne des scores des espèces (toutes les espèces présentes ont le même poids). B. Moyenne des scores des espèces pondérée par leur abondance relative. C. Moyenne des scores des espèces pondérée par leur densité de tiges relative. D. Moyenne des scores des espèces pondérée par leur surface terrière. Des modèles polynomiaux d'ordre 3 sont utilisés pour ajuster les données. La qualité de l'ajustement est estimée par la variance expliquée pseudo-R<sup>2</sup> et la P-value. Les parcelles "Hors sentier" sont représentées par des cercles et les parcelles "Bord de sentier" sont représentées par des triangles.

Les scores R des communautés "Bord de sentier" et "Hors sentier" ne présentent pas de différence significative, quelle que soit la méthode d'agrégation utilisée (Fig. 5). La comparaison qui

utilise la pondération par l'abondance relative est celle affichant le plus de différences entre ces deux modalités ( $P = 0.31$ ) (Fig. 5.B). D'après cette dernière, les médianes des valeurs de R, aussi bien "Hors sentier" qu'en "Bord de sentier", sont proches de 7% (Fig. 5.B).



**Figure 5 :** Score de rudéralité R de chaque communauté en fonction de leur position par rapport au sentier ("Hors sentier" ou "Bord de sentier") et pour différentes méthodes d'agrégation des scores : A. Moyenne des scores des espèces (toutes les espèces présentes ont le même poids). B. Moyenne des scores des espèces pondérée par leur abondance relative. C. Moyenne des scores des espèces pondérée par leur densité de tiges relative. D. Moyenne des scores des espèces pondérée par leur surface terrière. Les P-values des tests non-paramétriques de comparaison de moyennes entre les deux modalités "Hors sentier" et "Bord de sentier" (Wilcoxon-Mann-Whitney) sont spécifiées. Les lignes grises en pointillé indiquent les paires de parcelles de chaque altitude.

### 3.3 Comparaison des stratégies écologiques CSR entre arbres indigènes et exotiques

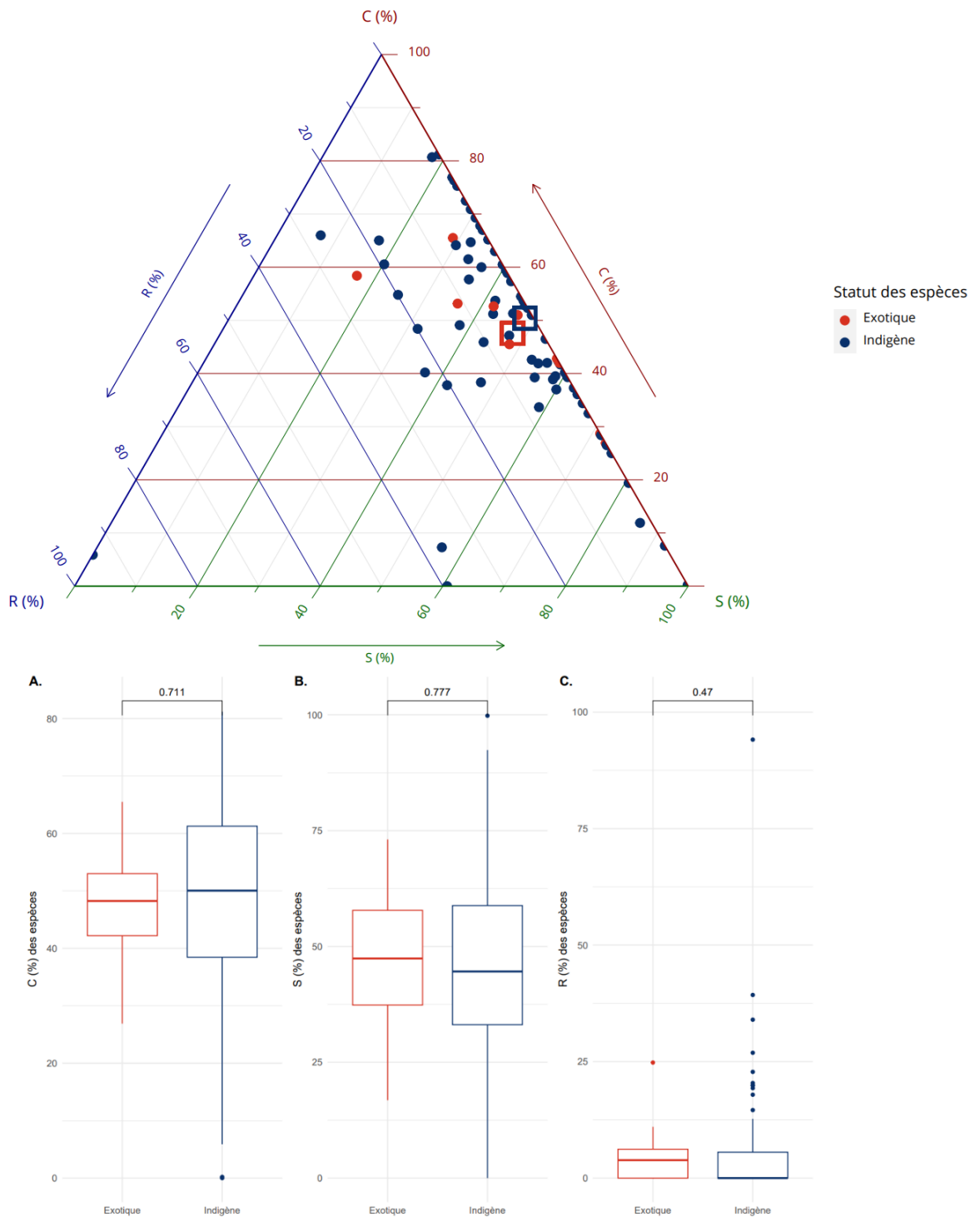
De manière générale, environ 70% des 80 espèces étudiées présentent une stratégie CS (Fig. 6). La comparaison des scores C, S ou R entre les espèces indigènes et exotiques ne dévoile pas de différence significative entre les deux groupes. Leurs centroïdes dans l'espace CSR se confondent largement (Fig. 6). Parmi les exotiques, quatre espèces qui se trouvent uniquement au niveau de la mer ont une stratégie dominante C ( $C > 51\%$ ) : *Adenantha pavonina*, *Aleurites moluccanus*, *Artocarpus heterophyllus* et *Mangifera indica* (Tableau 2). Plus en altitude, toutes les espèces exotiques sont davantage adaptées au stress ( $S > C$  et R), à l'exception de *Rubus alceifolius* ( $S < C$ ). L'espèce

exotique la plus abondante au sein du plan d'échantillonnage (présente entre 0 et 900 m), *Psidium cattleyanum*, possède une stratégie mixte SC (Tableau 2).

**Tableau 2 :** Scores CSR des 10 espèces exotiques avec leur stratégie écologique dominante, les altitudes auxquelles l'espèce a été échantillonnée et son abondance relative à l'altitude considérée (parcelles "Bord de sentier" et "Hors sentier" confondues).

Espèces exotiques	Score C:S:R %	Classe de stratégie écologique	Altitude (m)	Abondance relative (%)
<i>Adenanthera pavonina</i>	58 : 17 : 25 %	C/CSR	0	38
<i>Aleurites moluccanus</i>	65 : 29 : 6 %	C/CS	0	5
<i>Artocarpus heterophyllus</i>	53 : 36 : 11 %	CS/CSR	0	2
<i>Mangifera indica</i>	51 : 47 : 2 %	CS	0	23
<i>Syzygium jambos</i>	42 : 58 : 0 %	CS	0	3
<i>Litsea glutinosa</i>	27 : 73 : 0 %	S/CS	300	1
<i>Schinus terebinthifolia</i>	45 : 48 : 6 %	CS	300	1
<i>Ardisia crenata</i>	29 : 71 : 0 %	S/CS	900	1
<i>Rubus alceifolius</i>	53 : 42 : 5 %	CS	900	5
<i>Psidium cattleyanum</i>	43 : 57 : 0 %	CS	0; 300; 600; 900	16; 18; 8; 10

Au sein des espèces indigènes, la majorité (environ 70%) présente un compromis entre les stratégies C et S (scores allant de 30 à 70%) (Fig. 6). Certaines espèces sortent néanmoins de cette zone du triangles CSR. Au niveau de l'axe R, l'espèce *Hubertia tomentosa* possède le score maximal de 94%. Les espèces *Erica reunionensis*, *Hypericum lanceolatum* et *Gymnanthemum fimbriiferum* présentent, respectivement, des scores élevés de 39, 34 et 27%. Sur l'axe S, *Phyllica nitida* est l'unique espèce présentant un score de 100%, suivie par *Eugenia buxifolia* (92%), *Hubertia ambavilla* (86%) et *Acacia heterophylla* (81%). Au contraire, certaines espèces ont des scores S inférieurs à 20% comme, par exemple, *Gymnanthemum fimbriiferum* (0%), *Hubertia tomentosa* (7%) ainsi que *Ficus mauritiana* et *Adenanthera pavonina* (17%). L'axe C révèle quant à lui deux espèces particulièrement compétitives : *Badula borbonica* et *Polyscias repanda* (81% dans les deux cas).



**Figure 6 :** Comparaison entre les stratégies CSR des espèces indigènes et exotiques. Au-dessus : diagramme à trois dimensions montrant les valeurs des stratégies des espèces indigènes (cercles bleus,  $n = 70$ ) et exotiques (cercles rouges,  $n = 10$ ) et leur médiane respective (carrés bleu et rouge). Les axes C (rouge), S (vert) et R (en bleu) représentent respectivement les valeurs de scores C, S et R de chaque espèce. En dessous : Boîtes à moustaches des valeurs de score C (A.), S (B.) et R (C.) des espèces indigènes (bleu) et exotiques (rouge). Les résultats d'un test non-paramétrique de Wilcoxon-Mann-Whitney de comparaison de moyennes sont indiqués.

## 4 Discussion

Le premier objectif de l'étude était de s'assurer de la fiabilité de la méthode StrateFy dans un contexte local insulaire à gradients environnementaux contrastés. Pour cela, les moyennes des scores CSR de chaque communauté, c'est-à-dire au sein de chaque parcelle d'échantillonnage, ont été calculées, pondérées et reliées à une variable environnementale. Deux des corrélations attendues, soit, l'augmentation des scores C des communautés avec la surface terrière du peuplement forestier et l'augmentation des scores S des communautés avec l'altitude ont été validées (Fig. 3, 4). L'augmentation des scores R en parcelles "Bord de sentier" par rapport aux parcelles "Hors sentier" n'a, quant à elle, pas été confirmée (Fig. 5). Le second objectif de l'étude était de comparer les stratégies écologiques CSR des espèces indigènes et exotiques. Nos résultats tendent à montrer une similarité entre les compromis CSR des espèces indigènes et exotiques (Hypothèse 2, Tableau 1). La majorité des espèces, indépendamment de leur origine, déploie en effet une stratégie CS sur notre site d'étude (Fig. 6).

### 4.1 Validation partielle des scores CSR attribués par "StrateFy" aux arbres de La Réunion

L'utilisation de la surface terrière, mesure du recouvrement des arbres à hauteur de poitrine, permet théoriquement d'évaluer indirectement l'intensité de la compétition pour les ressources (e.g. espace, lumière, nutriments) sur une parcelle donnée (Kunstler et al., 2016). L'augmentation significative de la stratégie C en fonction de la surface terrière (Fig. 3) permet donc de valider les scores C attribués par la méthode "StrateFy". Les valeurs de C des communautés sont relativement élevées, assez peu variables et tendent vers une asymptote (Fig. 3). Cela peut s'expliquer par le fait que les écosystèmes tropicaux forestiers sont relativement stables et productifs, conditions propices à une compétition chez la plupart des espèces ligneuses (Grime and Pierce, 2012; Pierce et al., 2017).

L'évolution des scores S des communautés a été étudiée en fonction du gradient altitudinal. D'après les données de Météo-France, les températures moyennes annuelles sont d'environ 24°C au niveau de la mer, diminuent linéairement avec l'altitude et atteignent environ 12°C aux abords du Piton de La Fournaise (Météo-France, 2022). Les données recueillies, sur deux mois, par les capteurs de température et d'humidité relative placés à chaque altitude confirment cette tendance (Annexe 7). La température a déjà été identifiée comme un facteur environnemental influençant fortement les stratégies écologiques des plantes (Rosenfield et al., 2019). De manière générale, les résultats de l'étude montrent une augmentation significative, d'allure polynomiale, des scores S des communautés avec l'altitude (Fig. 4), validant l'attendu de la théorie de Grime (Grime, 2001, 1977). Les scores S attribués par "StrateFy" aux espèces échantillonnées semblent donc appropriés. Cette



augmentation de la tolérance au stress des communautés n'est pas totalement linéaire, peut-être en raison des nombreux phénomènes qui interviennent dans la structuration d'une communauté végétale, comme des effets de sites (e.g. histoire, événements ponctuels) ou d'interactions entre espèces (e.g. facilitation, symbioses) (Chesson et al., 2004; Grime and Pierce, 2012). D'autres facteurs de stress, plus localisés, peuvent aussi jouer un rôle sur le gradient étudié, comme l'exposition aux embruns au niveau de la mer, au vent pour certaines parcelles sur crête ou l'insolation importante à haute altitude qui peut expliquer la réduction de l'humidité relative observée à partir de 1800 m (Annexe 7).

La différence attendue des scores R entre les parcelles "Bord de sentier" et "Hors sentier" n'a pas été confirmée pour les strates arborescentes et arborées considérées. Les sentiers de randonnées ont déjà été reconnus comme des zones de propagation d'espèces exotiques, par l'ouverture du milieu et l'apport de graines par les randonneurs (Liedtke et al., 2020). A La Réunion, 83% des espèces exotiques s'établissaient en bord de sentiers de forêt humide de basse altitude (Baret and Strasberg, 2005). Cependant, ceux utilisés dans cette étude restent faiblement perturbés, surtout au-delà de 900 m (Baret et al., 2006 ; Strasberg et al., 2005), peu larges, limitant la fracturation de l'habitat, et assez peu empruntés, expliquant peut-être les faibles scores R des communautés. De plus, des espèces d'intérêt agricole ou forestier sont majoritairement retrouvées sur les parcelles du niveau de la mer (*Mangifera indica*, *Aleurites moluccanus*, *Artocarpus heterophyllus*), parcelles qui pourraient avoir été historiquement cultivées. L'absence d'espèces ligneuses exotiques retrouvées au-delà de 900 m témoigne également de la bonne préservation des milieux naturels et peut contribuer à la difficulté de capturer l'ampleur des stratégies R de la flore exotique réunionnaise. En effet, de nombreuses espèces exotiques apparaissent être de simples passagères des pressions humaines alors qu'une minorité d'entre elles est capable de s'immiscer dans les écosystèmes non-perturbés (MacDougall and Turkington, 2005). De plus, il aurait sûrement été avantageux, pour évaluer la stratégie R, de mesurer d'autres traits fonctionnels liés à la reproduction qui n'ont pas été inclus dans l'analyse de Pierce et al. (2017), comme le nombre et la viabilité des graines produites (Hodgson et al., 1999).

#### 4.2 Les arbres indigènes et exotiques de La Réunion partagent les mêmes stratégies écologiques CSR

La comparaison des stratégies écologiques CSR entre espèces exotiques et indigènes n'a montré aucune différence significative (Fig. 6). Ce résultat tend à réfuter les hypothèses d'invasion induisant une différence de stratégies écologiques (Tableau 1). Au regard des stratégies CSR, l'hypothèse de "Limiting similarity", prédisant une divergence, au moins sur l'un des axes CSR, entre espèces indigènes et exotiques ne semble pas s'appliquer sur notre site d'étude (Tableau 1). En effet, certaines lectures multi-échelles montrent le rôle de la différenciation de niches, et donc la divergence fonctionnelle à l'échelle régionale plutôt que locale, où le rôle du filtrage environnemental, et donc

une convergence des traits fonctionnels semble s'appliquer davantage (Gross et al., 2013; Tecco et al., 2013).

De plus, les espèces exotiques n'apparaissent pas plus compétitives que les espèces indigènes (Fig. 6.A), contrairement à ce qui a été observé en milieu tempéré (Dalle Fratte et al., 2019). Les hypothèses “*Global competition*” et “*Evolution of increased competitive ability*” ne semblent pas s'appliquer à la mesure de la compétitivité au sein du lieu d'étude. Ces hypothèses ont souvent été utilisées pour expliquer le fort degré d'invasion des îles océaniques (Pyšek and Richardson, 2006), les espèces insulaires étant souvent considérées comme peu compétitives par rapport aux espèces continentales en raison de leur histoire évolutive isolée (MacArthur et al., 1972). Cependant, comme le montrent Barton et Fortunel (2023), il ne semble pas exister de tendance dominante qui prouve l'infériorité compétitive des espèces indigènes insulaires par rapport aux exotiques continentales (Barton and Fortunel, 2023). La mesure de la compétitivité générée par “*StrateFy*” est basée sur un trait unique de capacité d'interception de la lumière (LA, Díaz et al., 2016), corrélé à la hauteur de canopée et d'autres traits liés à la reproduction (masse et volume des graines) (Pierce et al., 2017). Or, la méta-analyse de van Kleunen et al. (2010) montre que les plantes exotiques envahissantes ne présentent pas de valeurs plus fortes pour l'allocation à la taille des feuilles, contrairement à de nombreux autres traits liés à la performance. Les valeurs de surface foliaire sont en effet relativement similaires entre espèces exotiques et indigènes (Annexe 8). D'autres traits potentiellement avantageux pour la compétition qui n'ont pas été considérés dans l'approche “*StrateFy*” peuvent expliquer le caractère envahissant de certaines espèces exotiques (Hulme and Bernard-Verdier, 2018). Les traits liés à la reproduction et à la dispersion semblent jouer un rôle fondamental dans le succès des espèces exotiques échantillonnées. Par exemple, la capacité importante de reproduction (associée à un âge de reproduction précoce, un large nombre de graines produites et/ou une production continue de fleurs et de fruits) est reconnue chez de nombreuses espèces comme *Schinus terebinthifolia*, *Adenanthera pavonina* ou encore *Ardisia crenata* (Panetta and Mckee, 1997; Yang et al., 2009). Aussi, la production massive de fruits charnus attractifs permet une dispersion préférentielle par les frugivores (oiseaux notamment) (Gleditsch and Carlo, 2011), nettement visible chez *Psidium cattleianum*, ce qui diminue également le potentiel de dissémination des espèces indigènes (Spotswood et al., 2012).

La majorité des espèces, indépendamment de leur origine, converge vers une stratégie CS sur notre site d'étude (Fig. 6). Ce résultat soutient les prédictions d'un filtrage environnemental abiotique des espèces, conduisant à une similitude fonctionnelle entre les exotiques et indigènes (Weiher et al., 1998). De manière plus générale, cela appuie la vision de Davis et al. (2011) et Thompson and Davis (2011) qu'il n'existe pas de différence fondamentale, d'un point de vue fonctionnel, entre espèces indigènes et exotiques. L'étude de Rojas-Sandoval et al. (2022) arrive à un constat équivalent, de

partage de l'espace fonctionnel CS entre les espèces exotiques et indigènes dans des écosystèmes tropicaux similaires (forêts mésophiles et hygrophiles). De plus, les données globales de Pierce et al. (2017) confirment la prédominance d'une stratégie médiane CS des espèces ligneuses au sein des forêts tropicales.

Néanmoins, la convergence des stratégies écologiques CSR entre espèces indigènes et exotiques peut dissimuler des différences que l'approche "StrateFy" ne parvient pas à capturer. L'utilisation de trois traits morphologiques de feuilles est utile et attractive pour appréhender et comparer une large gamme de plantes le long de gradients environnementaux (Pierce et al., 2017). Cependant, la considération de différents types de traits fonctionnels indépendants (i.e non-corrélés) et reliés à différents organes s'avère souvent importante pour une évaluation plus réaliste des stratégies face aux pressions environnementales (Laughlin, 2014; Rosado and Mattos, 2017). Par exemple, la reproduction clonale est courante chez les espèces exotiques identifiées (e.g. *Psidium cattleianum*, *Rubus alceifolius*, *Schinus terebinthifolia*, *Litsea glutinosa*, *Ardisia crenata*) et participe probablement à leur succès. En conditions contrôlées (Chine), les plantes clonales envahissantes se sont montrées plus compétitives pour la monopolisation d'azote que les plantes clonales indigènes (Wang et al., 2019). De même, des caractéristiques allélopathiques ou "nouvelles armes" sont également partagées par plusieurs espèces exotiques échantillonnées sur notre site d'étude (e.g. *Psidium cattleianum*, *Schinus terebinthifolia*), limitant ainsi le recrutement des espèces indigènes (Chapla and Campos, 2010; Morgan and Overholt, 2005). Ces répulsifs biochimiques produits par les feuilles, les fruits ou les racines pourraient être une explication du succès d'une partie de ces espèces exotiques (Callaway and Ridenour, 2004). Aussi, des mutualismes comme des associations avec des organismes du sol (Clerissi et al., 2023), pourraient aussi faciliter l'installation de certaines plantes exotiques échantillonnées, comme par exemple la formation de mycorhizes facilitant l'acquisition des ressources chez *Ardisia crenata* (Bray et al., 2003).

Enfin, la comparaison des espèces indigènes et exotiques ne montre aucune différence de tolérance au stress (Fig. 6.B). Les espèces exotiques ont été échantillonnées aux altitudes les plus basses (0-900 m) où d'autres stress que celui lié au froid s'appliquent sûrement. De plus, les espèces indigènes échantillonnées abondantes à haute altitude ne présentent pas des valeurs extrêmes de S comme, par exemple, *Erica reunionensis* et *Hypericum lanceolatum* (Fig. 6). Les stratégies déployées par les espèces indigènes sont majoritairement intermédiaires SR ou SC, et ce sur l'ensemble du gradient altitudinal.

Bien que le site d'étude présente de nombreux atouts pour réaliser ce type d'étude (e.g. gradient altitudinal fort sur une faible échelle spatiale avec une pluviométrie homogène), l'échantillonnage de 10 espèces exotiques ligneuses n'a sûrement pas permis d'accéder à une vision

complète des stratégies écologiques de la flore exotique de l'île. En effet, la zone d'étude est dominée par des forêts très humides (pluviométrie d'environ 6000-7000 mm/an) potentiellement moins favorables à de nombreuses espèces hautement envahissantes à La Réunion (Baret et al., 2006). Répéter cette étude sur un même gradient altitudinal mais, cette fois-ci, sur la côte sous le vent (nord-ouest), permettrait d'élargir la gamme d'habitats (forêts semi-xérophiles et mésophiles) et de perturbation humaine considérée. Ce type d'étude complémentaire permettrait ainsi de comparer un nombre plus important d'espèces exotiques et de tester la portée des résultats de notre étude. La répétition du même protocole sur d'autres sites de l'île permettrait également de considérer plus finement les variations intra-spécifiques potentielles des feuilles au sein de différentes espèces. En effet, la variation écotypique et la plasticité phénotypique de certains traits peuvent jouer un rôle primordial sur la survie des individus au sein d'environnements changeants (Hulme and Bernard-Verdier, 2018; Shipley et al., 2016). Aussi, la présente étude n'a considéré que les espèces ligneuses. L'intégration de la strate herbacée qui inclut de nombreuses espèces exotiques problématiques, appartenant par exemple aux Poaceae et Begoniaceae (Baret et al., 2006; Macdonald et al., 1991) permettrait une analyse complémentaire centrée sur les différences de stratégies écologiques (R notamment) entre les formes de vie (Guo et al., 2019).

## 5 Conclusion

L'étude des stratégies écologiques CSR (Compétition, tolérance au Stress, Rudérale) des plantes (Grime, 1974) offre une approche multidimensionnelle des traits fonctionnels, plus intégrative pour comprendre les mécanismes d'invasion biologique. "StrateFy" est un outil pragmatique qui attribue des scores CSR aux différentes espèces à partir de trois traits foliaires facilement mesurables : la surface foliaire (LA), la surface foliaire spécifique (SLA) et le contenu en matière sèche de la feuille (LDMC) (Pierce et al., 2017). Le premier objectif de cette étude était de tester la robustesse de cet outil pour prédire l'évolution attendue des stratégies CSR dans un contexte local, sur l'île de La Réunion. Les peuplements échantillonnés avaient effectivement des stratégies C et S associées à la surface terrière (mesure de l'intensité de la compétition sur une parcelle) et à l'altitude (mesure d'un stress lié au froid), respectivement. La variable de perturbation anthropique (routes et sentiers de randonnée), dont la gamme de variation était sans doute trop faible, n'a pas permis d'observer de stratégies R liées aux conditions de bord de sentier. Nous avons ensuite montré que l'espace adaptatif CSR est occupé de manière similaire par les espèces indigènes et exotiques, ne soutenant pas l'hypothèse d'une plus forte compétitivité des espèces exotiques. D'autres hypothèses d'invasion biologique, n'entrant pas dans le cadre théorique du triangle CSR de Grime, peuvent potentiellement expliquer le succès des espèces exotiques échantillonnées, comme *Psidium cattleianum* (e.g. production importante de fruits, reproduction clonale, allélopathie). Des recherches complémentaires,

dans d'autres écosystèmes de l'île de La Réunion et sur les plantes non-ligneuses, sont nécessaires pour affiner les conclusions de l'existence de stratégies écologiques similaires entre plantes indigènes et exotiques.

## 6 Références bibliographiques

- Alpert, P., 2006. The advantages and disadvantages of being introduced. *Biol. Invasions* 8, 1523–1534. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-5844-z>
- Araujo da Costa, H. de J., Gurgel, E.S.C., Amaral, D.D. do, Vasconcelos, L.V., Rebelo, L.G.B., Teodoro, G.S., 2020. CSR ecological strategies, functional traits and trade-offs of woody species in Amazon sandplain forest. *Flora* 273, 151710. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151710>
- Baret, S., Rouget, M., Richardson, D.M., Lavergne, C., Egoh, B., Dupont, J., Strasberg, D., 2006. Current distribution and potential extent of the most invasive alien plant species on La Reunion (Indian Ocean, Mascarene islands). *Austral Ecol.* 31, 747–758. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2006.01636.x>
- Baret, S., Strasberg, D., 2005. Les effets de l'ouverture de sentiers sur l'invasion des zones protégées de l'île de la Réunion (archipel des Mascareignes, océan Indien) par des espèces végétales exotiques. *Rev. Ecol. Terre Vie* 60, 325–332.
- Barton, K.E., Fortunel, C., 2023. Island plant functional syndromes and competition with invasive species. *J. Biogeogr.* jbi.14568. <https://doi.org/10.1111/jbi.14568>
- Bellard, C., Genovesi, P., Jeschke, J.M., 2016. Global patterns in threats to vertebrates by biological invasions. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 283, 20152454. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2454>
- Blossey, B., Notzold, R., 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: A Hypothesis. *J. Ecol.* 83, 887. <https://doi.org/10.2307/2261425>
- Bray, S.R., Kitajima, K., Sylvia, D.M., 2003. Mycorrhizae differentially alter growth, physiology and competitive ability of an invasive shrub. *Ecol. Appl.* 13, 565–574. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)013\[0565:MDAGPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0565:MDAGPA]2.0.CO;2)
- Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J.P.W., Almond, R.E.A., Baillie, J.E.M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K.E., Carr, G.M., Chanson, J., Chenery, A.M., Csirke, J., Davidson, N.C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., Galloway,

- J.N., Genovesi, P., Gregory, R.D., Hockings, M., Kapos, V., Lamarque, J.-F., Leverington, F., Loh, J., McGeoch, M.A., McRae, L., Minasyan, A., Morcillo, M.H., Oldfield, T.E.E., Pauly, D., Quader, S., Revenga, C., Sauer, J.R., Skolnik, B., Spear, D., Stanwell-Smith, D., Stuart, S.N., Symes, A., Tierney, M., Tyrrell, T.D., Vié, J.-C., Watson, R., 2010. Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science* 328, 1164–1168. <https://doi.org/10.1126/science.1187512>
- Caccianiga, M., Luzzaro, A., Pierce, S., Ceriani, R.M., Cerabolini, B., 2006. The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. *Oikos* 112, 10–20. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14107.x>
- Cadet, T., 1977. La végétation de l'île de La Réunion: étude phyto-écologique et phyto-sociologique.
- Callaway, R., Newingham, B., Zabinski, C.A., Mahall, B.E., 2001. Compensatory growth and competitive ability of an invasive weed are enhanced by soil fungi and native neighbours. *Ecol. Lett.* 4, 429–433. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00251.x>
- Callaway, R.M., Aschehoug, E.T., 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: A Mechanism for Exotic Invasion. *Science* 290, 521–523. <https://doi.org/10.1126/science.290.5491.521>
- Callaway, R.M., Ridenour, W.M., 2004. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Front. Ecol. Environ.* 2, 436–443. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0436:NWISAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0436:NWISAT]2.0.CO;2)
- Carlquist, S., 1966. The biota of long-distance dispersal. I. Principles of dispersal and evolution. *Q. Rev. Biol.* 41, 247–270. <https://doi.org/10.1086/405054>
- CBNM, 2017. Index de la flore vasculaire de la Réunion (Trachéophytes): statuts, menaces et protections. [WWW Document]. *Conserv. Bot. Natl. Mascarin*. URL <https://mascarine.cbnm.org/index.php/flore/index-de-la-flore> (accessed 6.11.23).
- Chapla, T.E., Campos, J.B., 2010. Allelopathic evidence in exotic guava (*Psidium guajava* L.). *Braz. Arch. Biol. Technol.* 53, 1359–1362. <https://doi.org/10.1590/S1516-89132010000600012>
- Chesson, P., Gebauer, R.L.E., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K., Ernest, M.S.K., Sher, A., Novoplansky, A., Weltzin, J.F., 2004. Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia* 141, 236–253. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1551-1>

- Clerissi, C., Chaïb, S., Raviglione, D., Espiau, B., Bertrand, C., Meyer, J.-Y., 2023. Metabarcoding and metabolomics reveal the effect of the invasive alien tree *Miconia calvescens* DC. on soil diversity on the tropical island of Mo'orea (French Polynesia). *Microorganisms* 11, 832. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11040832>
- Dalle Fratte, M., Bolpagni, R., Brusa, G., Caccianiga, M., Pierce, S., Zanzottera, M., Cerabolini, B.E.L., 2019. Alien plant species invade by occupying similar functional spaces to native species. *Flora* 257, 151419. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.151419>
- Davis, M.A., Chew, M.K., Hobbs, R.J., Lugo, A.E., Ewel, J.J., Vermeij, G.J., Brown, J.H., Rosenzweig, M.L., Gardener, M.R., Carroll, S.P., Thompson, K., Pickett, S.T.A., Stromberg, J.C., Tredici, P.D., Suding, K.N., Ehrenfeld, J.G., Philip Grime, J., Mascaro, J., Briggs, J.C., 2011. Don't judge species on their origins. *Nature* 474, 153–154. <https://doi.org/10.1038/474153a>
- DEAL, 2023. Liste espèces flore - Espèces Invasives Réunion [WWW Document]. URL <https://www.especiesinvasives.re/focus/article/liste-especies-flore> (accessed 6.7.23).
- Diagne, C., Leroy, B., Vaissière, A.-C., Gozlan, R.E., Roiz, D., Jarić, I., Salles, J.-M., Bradshaw, C.J.A., Courchamp, F., 2021. High and rising economic costs of biological invasions worldwide. *Nature* 592, 571–576. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03405-6>
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J.H.C., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Colin Prentice, I., Garnier, E., Bönisch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P.B., Moles, A.T., Dickie, J., Gillison, A.N., Zanne, A.E., Chave, J., Joseph Wright, S., Sheremet'ev, S.N., Jactel, H., Baraloto, C., Cerabolini, B., Pierce, S., Shipley, B., Kirkup, D., Casanoves, F., Joswig, J.S., Günther, A., Falczuk, V., Rüger, N., Mahecha, M.D., Gorné, L.D., 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529, 167–171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Dudley, N., 1994. Guidelines for applying protected area management categories. IUCN, Switzerland.
- Gallien, L., Münkemüller, T., Albert, C.H., Boulangeat, I., Thuiller, W., 2010. Predicting potential distributions of invasive species: where to go from here?: Predicting potential distributions of invasive species. *Divers. Distrib.* 16, 331–342. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00652.x>

- Gleditsch, J.M., Carlo, T.A., 2011. Fruit quantity of invasive shrubs predicts the abundance of common native avian frugivores in central Pennsylvania: Invasive shrub abundance predicts bird abundance. *Divers. Distrib.* 17, 244–253. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00733.x>
- Grime, J.P., 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*, Second edn. ed. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.* 111, 1169–1194. <https://doi.org/10.1086/283244>
- Grime, J.P., 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250, 26–31. <https://doi.org/10.1038/250026a0>
- Grime, J.P., Pierce, S., 2012. *The evolutionary strategies that shape ecosystems*. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Grinnell, J., 1917. The niche-relationships of the California thrasher. *The Auk* 34, 427–433. <https://doi.org/10.2307/4072271>
- Gross, N., Börger, L., Duncan, R.P., Hulme, P.E., 2013. Functional differences between alien and native species: do biotic interactions determine the functional structure of highly invaded grasslands? *Funct. Ecol.* 27, 1262–1272. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12120>
- Guo, K., Pyšek, P., Chytrý, M., Divišek, J., Lososová, Z., van Kleunen, M., Pierce, S., Guo, W., 2022. Ruderals naturalize, competitors invade: Varying roles of plant adaptive strategies along the invasion continuum. *Funct. Ecol.* 36, 2469–2479. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14145>
- Guo, W., van Kleunen, M., Pierce, S., Dawson, W., Essl, F., Kreft, H., Maurel, N., Pergl, J., Seebens, H., Weigelt, P., Pyšek, P., 2019. Domestic gardens play a dominant role in selecting alien species with adaptive strategies that facilitate naturalization. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 28, 628–639. <https://doi.org/10.1111/geb.12882>
- Guo, W.-Y., van Kleunen, M., Winter, M., Weigelt, P., Stein, A., Pierce, S., Pergl, J., Moser, D., Maurel, N., Lenzner, B., Kreft, H., Essl, F., Dawson, W., Pyšek, P., 2018. The role of adaptive strategies in plant naturalization. *Ecol. Lett.* 21, 1380–1389. <https://doi.org/10.1111/ele.13104>



- Hamilton, N.E., Ferry, M., 2018. ggtern: Ternary Diagrams Using ggplot2. *J. Stat. Softw.* 87. <https://doi.org/10.18637/jss.v087.c03>
- Han, X., Huang, J., Zang, R., 2021. Shifts in ecological strategy spectra of typical forest vegetation types across four climatic zones. *Sci. Rep.* 11, 14127. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-93722-7>
- Hodgson, J.G., Wilson, P.J., Hunt, R., Grime, J.P., Thompson, K., 1999. Allocating C-S-R plant functional types: A soft approach to a hard problem. *Oikos* 85, 282. <https://doi.org/10.2307/3546494>
- Hulme, P.E., Bernard-Verdier, M., 2018. Comparing traits of native and alien plants: Can we do better? *Funct. Ecol.* 32, 117–125. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12982>
- Kunstler, G., Falster, D., Coomes, D.A., Hui, F., Kooyman, R.M., Laughlin, D.C., Poorter, L., Vanderwel, M., Vieilledent, G., Wright, S.J., Aiba, M., Baraloto, C., Caspersen, J., Cornelissen, J.H.C., Gourlet-Fleury, S., Hanewinkel, M., Herault, B., Kattge, J., Kurokawa, H., Onoda, Y., Peñuelas, J., Poorter, H., Uriarte, M., Richardson, S., Ruiz-Benito, P., Sun, I.-F., Ståhl, G., Swenson, N.G., Thompson, J., Westerlund, B., Wirth, C., Zavala, M.A., Zeng, H., Zimmerman, J.K., Zimmermann, N.E., Westoby, M., 2016. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature* 529, 204–207. <https://doi.org/10.1038/nature16476>
- Lambdon, P.W., Lloret, F., Hulme, P.E., 2008. Do alien plants on Mediterranean islands tend to invade different niches from native species? *Biol. Invasions* 10, 703–716. <https://doi.org/10.1007/s10530-007-9163-4>
- Laughlin, D.C., 2014. The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. *J. Ecol.* 102, 186–193. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12187>
- Leishman, M.R., Thomson, V.P., Cooke, J., 2010. Native and exotic invasive plants have fundamentally similar carbon capture strategies: Leaf trait relationships of natives and exotic invasives. *J. Ecol.* 98, 28–42. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01608.x>
- Li, Y., Shipley, B., 2017. An experimental test of CSR theory using a globally calibrated ordination method. *PLOS ONE* 12, e0175404. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175404>
- Liedtke, R., Barros, A., Essl, F., Lembrechts, J.J., Wedegärtner, R.E.M., Pauchard, A., Dullinger, S., 2020. Hiking trails as conduits for the spread of non-native species in mountain areas. *Biol.*

Invasions 22, 1121–1134. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02165-9>

- Lockwood, J., Hoopes, M., Marchetti, M., 2013. *Invasion Ecology*, 2nd ed. Wiley-Blackwell Publ.
- MacArthur, R., Levins, R., 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am. Nat.* 101, 377–385. <https://doi.org/10.1086/282505>
- MacArthur, R.H., Diamond, J.M., Karr, J.R., 1972. Density compensation in island faunas. *Ecology* 53, 330–342. <https://doi.org/10.2307/1934090>
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.
- Macdonald, I.A.W., Thébaud, C., Strahm, W.A., Strasberg, D., 1991. Effects of alien plant invasions on native vegetation remnants on La Réunion (Mascarene Islands, Indian Ocean). *Environ. Conserv.* 18, 51–61. <https://doi.org/10.1017/S0376892900021305>
- MacDougall, A.S., Turkington, R., 2005. Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology* 86, 42–55. <https://doi.org/10.1890/04-0669>
- May, R.-L., Warner, S., Wingler, A., 2017. Classification of intra-specific variation in plant functional strategies reveals adaptation to climate. *Ann. Bot.* 119, 1343–1352. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx031>
- Météo-France, 2022. Pluviométrie et températures à La Réunion par Météo-France [WWW Document]. URL <https://meteofrance.re/fr/climat/pluviometrie-et-temperatures-la-reunion> (accessed 2.10.23).
- Meyerson, L.A., Mooney, H.A., 2007. Invasive alien species in an era of globalization. *Front. Ecol. Environ.* 5, 199–208. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2007\)5\[199:IASIAE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2007)5[199:IASIAE]2.0.CO;2)
- Morgan, E.C., Overholt, W.A., 2005. Potential allelopathic effects of Brazilian pepper (*Schinus terebinthifolius* Raddi, Anacardiaceae) aqueous extract on germination and growth of selected Florida native plants<sup>1</sup>. *J. Torrey Bot. Soc.* 132, 11–15. [https://doi.org/10.3159/1095-5674\(2005\)132\[11:PAEOBP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3159/1095-5674(2005)132[11:PAEOBP]2.0.CO;2)
- Ordonez, A., Wright, I.J., Olf, H., 2010. Functional differences between native and alien species: a global-scale comparison: Functional differences of native and alien plants. *Funct. Ecol.* 24, 1353–1361. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01739.x>
- Panetta, F.D., Mckee, J., 1997. Recruitment of the invasive ornamental, *Schinus terebinthifolius*, is

dependent upon frugivores. *Austral Ecol.* 22, 432–438. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1997.tb00694.x>

Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C., 2016. Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 64, 715. [https://doi.org/10.1071/BT12225\\_CO](https://doi.org/10.1071/BT12225_CO)

Pierce, S., Bottinelli, A., Bassani, I., Ceriani, R.M., Cerabolini, B.E.L., 2014. How well do seed production traits correlate with leaf traits, whole-plant traits and plant ecological strategies? *Plant Ecol.* 215, 1351–1359. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0392-1>

Pierce, S., Brusa, G., Vagge, I., Cerabolini, B.E.L., 2013. Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Funct. Ecol.* 27, 1002–1010. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12095>

Pierce, S., Luzzaro, A., Caccianiga, M., Ceriani, R.M., Cerabolini, B., 2007. Disturbance is the principal  $\alpha$ -scale filter determining niche differentiation, coexistence and biodiversity in an alpine community. *J. Ecol.* 95, 698–706. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01242.x>

Pierce, S., Negreiros, D., Cerabolini, B.E.L., Kattge, J., Díaz, S., Kleyer, M., Shipley, B., Wright, S.J., Soudzilovskaia, N.A., Onipchenko, V.G., van Bodegom, P.M., Frenette-Dussault, C., Weiher, E., Pinho, B.X., Cornelissen, J.H.C., Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Wilson, P.J., Buffa, G., Nyakunga, O.C., Reich, P.B., Caccianiga, M., Mangili, F., Ceriani, R.M., Luzzaro, A., Brusa, G., Siefert, A., Barbosa, N.P.U., Chapin III, F.S., Cornwell, W.K., Fang, J., Fernandes, G.W., Garnier, E., Le Stradic, S., Peñuelas, J., Melo, F.P.L., Slaviero, A., Tabarelli, M., Tampucci, D., 2017. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Funct. Ecol.* 31, 444–457. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12722>

Pouteau, R., Hulme, P.E., Duncan, R.P., 2015. Widespread native and alien plant species occupy different habitats. *Ecography* 38, 462–471. <https://doi.org/10.1111/ecog.00963>

Pyšek, P., Richardson, D.M., 2007. Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we

- stand?, in: Nentwig, W. (Ed.), *Biological Invasions, Ecological Studies*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 97–125. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2_7)
- Pyšek, P., Richardson, D.M., 2006. The biogeography of naturalization in alien plants. *J. Biogeogr.* 33, 2040–2050. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01578.x>
- R Core Team (2023). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ripple, W.J., Wolf, C., Newsome, T.M., Galetti, M., Alamgir, M., Crist, E., Mahmoud, M.I., Laurance, W.F., 15,364 scientist signatories from 184 countries, 2017. World scientists' warning to humanity: A second notice. *BioScience* 67, 1026–1028. <https://doi.org/10.1093/biosci/bix125>
- Rojas-Sandoval, J., Ackerman, J.D., Marcano-Vega, H., Willig, M.R., 2022. Alien species affect the abundance and richness of native species in tropical forests: The role of adaptive strategies. *Ecosphere* 13. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4291>
- Rosado, B.H.P., Mattos, E.A., 2017. On the relative importance of CSR ecological strategies and integrative traits to explain species dominance at local scales. *Funct. Ecol.* 31, 1969–1974. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12894>
- Rosenfield, M.F., Müller, S.C., Overbeck, G.E., 2019. Short gradient, but distinct plant strategies: The CSR scheme applied to subtropical forests. *J. Veg. Sci.* 30, 984–993. <https://doi.org/10.1111/jvs.12787>
- Schrader, J., Wright, I.J., Kreft, H., Westoby, M., 2021. A roadmap to plant functional island biogeography. *Biol. Rev.* 96, 2851–2870. <https://doi.org/10.1111/brv.12782>
- Seebens, H., Blackburn, T.M., Dyer, E.E., Genovesi, P., Hulme, P.E., Jeschke, J.M., Pagad, S., Pyšek, P., Winter, M., Arianoutsou, M., Bacher, S., Blasius, B., Brundu, G., Capinha, C., Celesti-Grapow, L., Dawson, W., Dullinger, S., Fuentes, N., Jäger, H., Kartesz, J., Kenis, M., Kreft, H., Kühn, I., Lenzner, B., Liebhold, A., Mosena, A., Moser, D., Nishino, M., Pearman, D., Pergl, J., Rabitsch, W., Rojas-Sandoval, J., Roques, A., Rorke, S., Rossinelli, S., Roy, H.E., Scalera, R., Schindler, S., Štajerová, K., Tokarska-Guzik, B., van Kleunen, M., Walker, K., Weigelt, P., Yamanaka, T., Essl, F., 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nat. Commun.* 8, 14435. <https://doi.org/10.1038/ncomms14435>
- Sher, A.A., Hyatt, L.A., 1999. The disturbed resource-flux invasion matrix: a new framework for

patterns of plant invasion. *Biol. Invasions* 1, 107–114.  
<https://doi.org/10.1023/A:1010050420466>

Shipley, B., De Bello, F., Cornelissen, J.H.C., Laliberté, E., Laughlin, D.C., Reich, P.B., 2016. Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia* 180, 923–931.  
<https://doi.org/10.1007/s00442-016-3549-x>

Simberloff, D., 2009. The role of propagule pressure in biological invasions. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40, 81–102. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120304>

Spotswood, E.N., Meyer, J.-Y., Bartolome, J.W., 2012. An invasive tree alters the structure of seed dispersal networks between birds and plants in French Polynesia: Invasive tree alters seed dispersal networks. *J. Biogeogr.* 39, 2007–2020. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02688.x>

Strasberg, D., Rouget, M., Richardson, D.M., Baret, S., Dupont, J., Cowling, R.M., 2005. An assessment of habitat diversity and transformation on La Réunion island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a basis for identifying broad-scale conservation priorities. *Biodivers. Conserv.* 14, 3015–3032. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-0258-2>

Tecco, P.A., Urcelay, C., Díaz, S., Cabido, M., Pérez-Harguindeguy, N., 2013. Contrasting functional trait syndromes underlay woody alien success in the same ecosystem: Contrasting syndromes among coexisting aliens. *Austral Ecol.* 38, 443–451.  
<https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2012.02428.x>

Thompson, K., Davis, M.A., 2011. Why research on traits of invasive plants tells us very little. *Trends Ecol. Evol.* 26, 155–156. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.007>

van Kleunen, M., Dawson, W., Essl, F., Pergl, J., Winter, M., Weber, E., Kreft, H., Weigelt, P., Kartesz, J., Nishino, M., Antonova, L.A., Barcelona, J.F., Cabezas, F.J., Cárdenas, D., Cárdenas-Toro, J., Castaño, N., Chacón, E., Chatelain, C., Ebel, A.L., Figueiredo, E., Fuentes, N., Groom, Q.J., Henderson, L., Inderjit, Kupriyanov, A., Masciadri, S., Meerman, J., Morozova, O., Moser, D., Nickrent, D.L., Patzelt, A., Pelsner, P.B., Baptiste, M.P., Poopath, M., Schulze, M., Seebens, H., Shu, W., Thomas, J., Velayos, M., Wieringa, J.J., Pyšek, P., 2015. Global exchange and accumulation of non-native plants. *Nature* 525, 100–103. <https://doi.org/10.1038/nature14910>

van Kleunen, M., Dawson, W., Schlaepfer, D., Jeschke, J.M., Fischer, M., 2010a. Are invaders

different? A conceptual framework of comparative approaches for assessing determinants of invasiveness: Comparisons on determinants of invasiveness. *Ecol. Lett.* no-no. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01503.x>

van Kleunen, M., Weber, E., Fischer, M., 2010b. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecol. Lett.* 13, 235–245. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01418.x>

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>

Vitousek, P.M., 1990. Biological invasions and ecosystem processes: Towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57, 7. <https://doi.org/10.2307/3565731>

Wang, Y.-J., Chen, D., Yan, R., Yu, F.-H., van Kleunen, M., 2019. Invasive alien clonal plants are competitively superior over co-occurring native clonal plants. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 40, 125484. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.125484>

Weiher, E., Clarke, G.D.P., Keddy, P.A., 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* 81, 309. <https://doi.org/10.2307/3547051>

Weiher, E., Keddy, P., 1999. Ecological assembly rules : Perspectives, advances, retreats. *Camb. Univ.* 251.

Wen, Y., Chen, C., He, B., Lu, X., 2022. CSR Ecological strategies and functional traits of the co-existing species along the succession in the tropical lowland rain forest. *Forests* 13, 1272. <https://doi.org/10.3390/f13081272>

Whittaker, R.J., Fernandez-Palacios, J.M., 2007. *Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation*. OUP Oxford.

Whittaker, R.J., Fernández-Palacios, J.M., Matthews, T.J., Borregaard, M.K., Triantis, K.A., 2017. Island biogeography: Taking the long view of nature’s laboratories. *Science* 357, eaam8326. <https://doi.org/10.1126/science.aam8326>

Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J.,

Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., Villar, R., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>

Yang, Q.-H., Ye, W.-H., Wang, Z.-M., Yin, X.-J., 2009. Seed germination physiology of *Ardisia crenata* var. *bicolor*. *Seed Sci. Technol.* 37, 291–302. <https://doi.org/10.15258/sst.2009.37.2.04>

Zeballos, S.R., Giorgis, M.A., Cingolani, A.M., Cabido, M., Whitworth-Hulse, J.I., Gurvich, D.E., 2014. Do alien and native tree species from Central Argentina differ in their water transport strategy?: Water Transport in Alien and Native Trees. *Austral Ecol.* 39, 984–991. <https://doi.org/10.1111/aec.12171>

## 7 Sommaire des annexes

<b>Annexe 1</b> : Informations relatives aux espèces rencontrées sur l'ensemble du plan d'échantillonnage. .....	36
<b>Annexe 2</b> : Gamme d'altitude sur laquelle chaque espèce ( $n = 80$ ) est présente au sein des parcelles d'échantillonnage .....	39
<b>Annexe 3</b> : Processus de collecte des feuilles pour l'analyse de traits fonctionnels .....	40
<b>Annexe 4</b> : Les différentes étapes de l'analyse des feuilles au laboratoire .....	41
<b>Annexe 5</b> : Boîte à moustache des trois traits fonctionnels foliaires mesurés sur le terrain en fonction de l'altitude et de la modalité "Hors sentier"/"Bord de sentier".....	42
<b>Annexe 6</b> : Photo de chacune des 16 parcelles mises en place pour cette étude.....	43
<b>Annexe 7</b> : Données des capteurs météorologiques MadgeTech positionnés à chaque altitude (tous les 300 m) sur une période de deux mois (du 9 mars 2023 au 9 mai 2023).....	45
<b>Annexe 8</b> : Boîte à moustache des trois traits fonctionnels foliaires des espèces indigènes et exotiques mesurés sur le terrain .....	46



**Annexe 1** : Informations relatives aux espèces rencontrées sur l'ensemble du plan d'échantillonnage. Les abréviations pour les statuts UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature, Dudley, 1994) signifient : NA = *No attributed*, DD = *Data Deficient*, LC = *Least Concern*, NT = *Near Threatened*, VU = *Vulnerable*, EN = *Endangered*. Celles utilisées pour l'endémicité indiquent : E = Exotique, I = Indigène, OI = Endémique régionale, M = Endémique Mascareignes et R = Endémique Réunion.

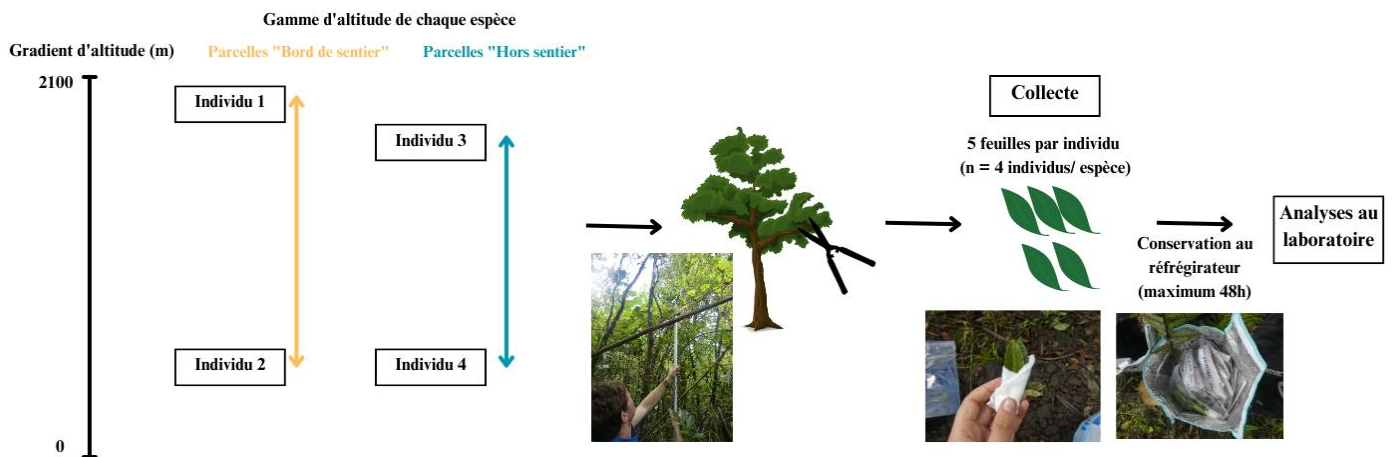
Code espèce	Nom scientifique	Nom vernaculaire	Famille botanique	Statut UICN Réunion	Espèce protégée	Endémicité
ACACRI	<i>Acanthophoenix crinita</i>	Palmiste rouge	Arecaceae	VU		R
ACAHET	<i>Acacia heterophylla</i>	Tamarin des hauts	Fabaceae	LC		R
ADEPAV	<i>Adenanthera pavonina</i>	Bois noir rouge	Fabaceae	NA		E
AGASAL	<i>Agarista salicifolia</i>	Bois de rempart	Ericaceae	LC		I
ALEMOL	<i>Aleurites moluccanus</i>	Bancoul	Euphorbiaceae	NA		E
ANTBOR	<i>Antirhea borbonica</i>	Bois d'osto	Rubiaceae	LC		OI
ANTMAD	<i>Antidesma madagascariense</i>	Bois de cabri blanc	Phyllanthaceae	LC		OI
APHTHE	<i>Aphloia theiformis</i>	Change-écorce	Aphloiaceae	LC		I
APODIM	<i>Apodytes dimidiata</i>	Peau gris	Metteniusaceae	VU		I
ARDCRE	<i>Ardisia crenata</i>	Bois de Noël	Primulaceae	NA		E
ARTHET	<i>Artocarpus heterophyllus</i>	Jacquier	Moraceae	NA		E
BADBOR	<i>Badula borbonica</i>	Bois de savon	Primulaceae	LC	X	R
BERBOR	<i>Bertiera borbonica</i>	Bois d'oiseau	Rubiaceae	DD	X	R
CALTAC	<i>Calophyllum tacamahaca</i>	Takamaka	Calophyllaceae	LC		M
CASCOR	<i>Casearia coriacea</i>	Bois de cabri	Salicaceae	LC		M
CHACOR	<i>Chassalia corallioides</i>	Bois de corail	Rubiaceae	LC		R
CHAGAE	<i>Chassalia gaertneroides</i>	Bois de merle	Rubiaceae	LC		R
CLAGLA	<i>Claoxylon glandulosum</i>	Gros bois d'oiseaux	Euphorbiaceae	LC		R
CLAPAR	<i>Claoxylon parviflorum</i>	Bois d'oiseaux	Euphorbiaceae	LC		M
CNEGLA	<i>Cnestis glabra</i>	Mafatambo	Connaraceae	LC		OI
COFMAU	<i>Coffea mauritiana</i>	Café marron	Rubiaceae	LC		M
CORINT	<i>Cordemoya integrifolia</i>	Bois de perroquet	Euphorbiaceae	LC		M
CORMAU	<i>Cordyline mauritiana</i>	Canne maronne	Asparagaceae	LC		M
CYABOR	<i>Cyathea borbonica</i>	Fanjan mâle	Cyatheaceae	LC		M
CYAEXC	<i>Cyathea excelsa</i>	Fanjan femelle	Cyatheaceae	LC		M
CYAGLA	<i>Cyathea glauca</i>	Fanjan femelle	Cyatheaceae	LC		R

DOMCIL	<i>Dombeya ciliata</i>	Mahot blanc	Malvaceae	LC		R
DOMELE	<i>Dombeya elegans</i>	Mahot rose	Malvaceae	LC	X	R
DOMFIC	<i>Dombeya ficulnea</i>	Mahot	Malvaceae	LC		R
DOMPUN	<i>Dombeya punctata</i>	Mahot ponctué	Malvaceae	LC		R
DOMREC	<i>Dombeya reclinata</i>	Mahot rouge	Malvaceae	LC		R
DORAPE	<i>Doratoxylon apetalum</i>	Bois de gaulette	Sapindaceae	LC		OI
DRAREF	<i>Dracaena reflexa</i>	Bois de chandelle	Asparagaceae	LC		OI
ERIREU	<i>Erica reunionensis</i>	Branle vert	Ericaceae	LC		R
ERYLAU	<i>Erythroxylum laurifolium</i>	Bois de rongue	Erythroxylaceae	LC		M
EUGBUX	<i>Eugenia buxifolia</i>	Bois de nêfles	Myrtaceae	LC		R
FICLAT	<i>Ficus lateriflora</i>	Figuier blanc	Moraceae	LC		M
FICMAU	<i>Ficus mauritiana</i>	Figue marron	Moraceae	LC		M
FORRAC	<i>Forgesia racemosa</i>	Bois de Laurent- Martin	Escalloniaceae	LC		R
GAEVAG	<i>Gaertnera vaginata</i>	Losto café	Rubiaceae	LC		R
GENBOR	<i>Geniostoma borbonicum</i>	Bois de piment	Loganiaceae	LC		M
GYMFIM	<i>Gymnanthemum fimbriifolium</i>	Bois de source	Asteraceae	LC		R
HOMPAN	<i>Homalium paniculatum</i>	Corce blanc	Salicaceae	LC		M
HUBAMB	<i>Hubertia ambavilla</i>	Ambaville	Asteraceae	LC		M
HUBTOM	<i>Hubertia tomentosa</i>	Ambaville blanc	Asteraceae	LC		R
HYPLAN	<i>Hypericum lanceolatum</i>	Fleur jaune	Hypericaceae	LC		OI
LABCAL	<i>Labourdonnaisia calophylloides</i>	Petit natte	Sapotaceae	LC		M
LITGLU	<i>Litsea glutinosa</i>	Avocat marron	Lauraceae	NA		E
MANIND	<i>Mangifera indica</i>	Manguier	Anacardiaceae	NA		E
MELBOR	<i>Melicope borbonica</i>	Catafaye	Rutaceae	LC		R
MELOBT	<i>Melicope obtusifolia</i>	Gros patte poule	Rutaceae	LC		M
MEMCON	<i>Memecylon confusum</i>	Melastomataceae	Bois de balai	LC		R
MIMBAL	<i>Mimusops balata</i>	Grand natte	Sapotaceae	LC		M
MOLALT	<i>Molinaea alternifolia</i>	Tan Georges	Sapindaceae	LC		M
MONOVA	<i>Monimia ovalifolia</i>	Mapou à petites feuilles	Monimiaceae	LC		M
MONROT	<i>Monimia rotundifolia</i>	Mapou à grandes feuilles	Monimiaceae	LC		R
NORBRO	<i>Noronhia broomeana</i>	Bois de coeur bleu	Oleaceae	LC		M
NUXVER	<i>Nuxia verticillata</i>	Bois maigre	Stilbaceae	LC		M
OCOBT	<i>Ocotea obtusata</i>	Cannelle marron	Lauraceae	LC		M
PANMON	<i>Pandanus montanus</i>	Pimpin	Pandanaceae	LC		R

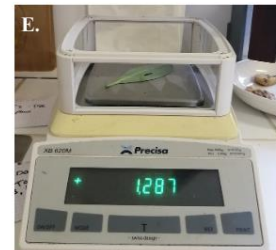
PANUTI	<i>Pandanus utilis</i>	Vacoi	Pandanaceae	LC		I
PHYNIT	<i>Phylica nitida</i>	Ambaville	Rhamnaceae	LC		M
PHYPHI	<i>Phyllanthus phillyreifolius</i>	Faux bois de demoiselle	Phyllanthaceae	LC		M
PITSEN	<i>Pittosporum senacia</i>	Bois de joli coeur	Pittosporaceae	LC		OI
POLSES	<i>Polyscias cf. sessiliflora</i>	Polyscias à fleurs sessiles	Araliaceae	EN	X	R
POLREP	<i>Polyscias repanda</i>	Bois de banane	Araliaceae	LC		R
PSICAT	<i>Psidium cattleianum</i>	Goyavier	Myrtaceae	NA		E
RUBALC	<i>Rubus alceifolius</i>	Raisin marron	Rosaceae	NA		E
SCHTER	<i>Schinus terebinthifolia</i>	Faux poivrier	Anacardiaceae	NA		E
SIDBOR	<i>Sideroxylon borbonicum</i>	Bois de fer bâtard	Sapotaceae	LC		R
SOPDEN	<i>Sophora denudata</i>	Petit tamarin des hauts	Fabaceae	EN	X	R
SYZBOR	<i>Syzygium borbonicum</i>	Bois de pomme blanc	Myrtaceae	EN	X	R
SYZCOR	<i>Syzygium cordemoyi</i>	Bois de pomme	Myrtaceae	LC		R
SYZCYM	<i>Syzygium cymosum</i>	Bois de pomme rouge	Myrtaceae	LC		M
SYZJAM	<i>Syzygium jambos</i>	Jamrosat	Myrtaceae	NA		E
TABMAU	<i>Tabernaemontana mauritiana</i>	Bois de lait	Apocynaceae	NT		M
TAMELL	<i>Tambourissa elliptica</i>	Bois de bombarde	Monimiaceae	LC		R
TUROVA	<i>Turraea ovata</i>	Petit quivi	Meliaceae	VU		M
WEITIN	<i>Weinmannia tinctoria</i>	Tan rouge	Cunoniaceae	LC		M
XYLRIC	<i>Xylopiia richardii</i>	Bois de banane	Annonaceae	LC	X	M



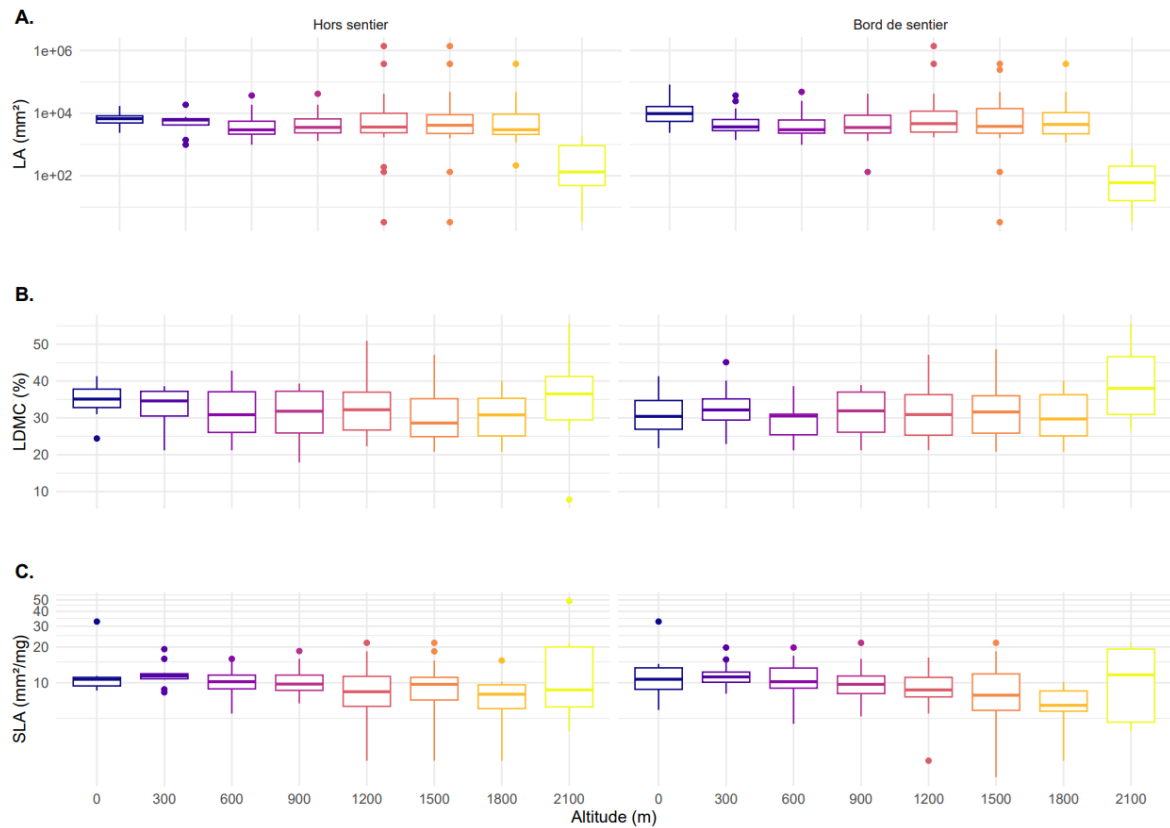
**Annexe 3 :** Processus de collecte des feuilles pour l'analyse de traits fonctionnels. Pour chaque espèce, le choix des quatre individus à collecter s'appuie sur les gammes d'altitude où l'espèce est présente, en parcelles de "Bord de sentier" et en parcelles "Hors sentier". La plupart du temps, la collecte des feuilles est réalisée avec un échenilloir afin d'atteindre au mieux la canopée. Les cinq feuilles prélevées sur chaque individu sont disposées dans un coton humide pour éviter leur déshydratation puis dans un sachet annoté et transportées dans une glacière.















**Annexe 4 :** Les différentes étapes de l'analyse des feuilles au laboratoire. A. Les feuilles, ici de l'arbuste endémique *Chassalia corallioides* (Rubiaceae), sont numérotées afin de les reconnaître individuellement pendant toute la phase d'analyse. Elles sont disposées dans un sachet papier annoté pour leur passage en étuve. B. Une palme du palmier endémique *Acanthophoenix crinita* destinée à l'analyse de sa surface sous Gimp. C, D. Appareil Li-3050C utilisé pour la mesure des surfaces foliaires. E. Balance de précision utilisée pour peser chaque feuille fraîche puis sèche. F. Etuve programmée à 60°C pour déshydrater les feuilles avant la pesée de masse sèche (48h minimum de temps de séchage).



**Annexe 5 :** Boîte à moustache des trois traits fonctionnels foliaires mesurés sur le terrain en fonction de l'altitude et de la modalité "Hors sentier"/"Bord de sentier". A. Surface foliaire (LA) ; B. Teneur en matière sèche de la feuille (LDMC) ; C. Surface foliaire spécifique (SLA).



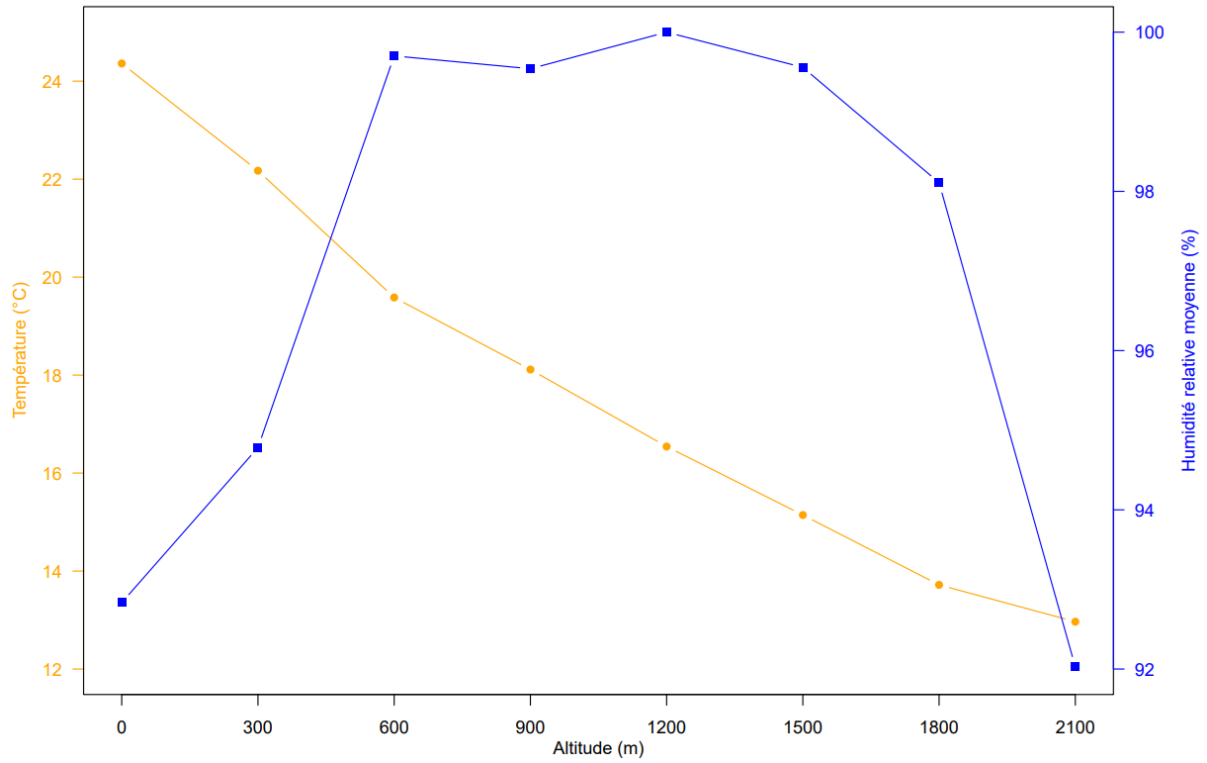
**Annexe 6 :** Photo de chacune des 16 parcelles mises en place pour cette étude.

Altitude (m)	Bord de sentier	Hors sentier
0		
300		
600		
900		
1200		
1500		

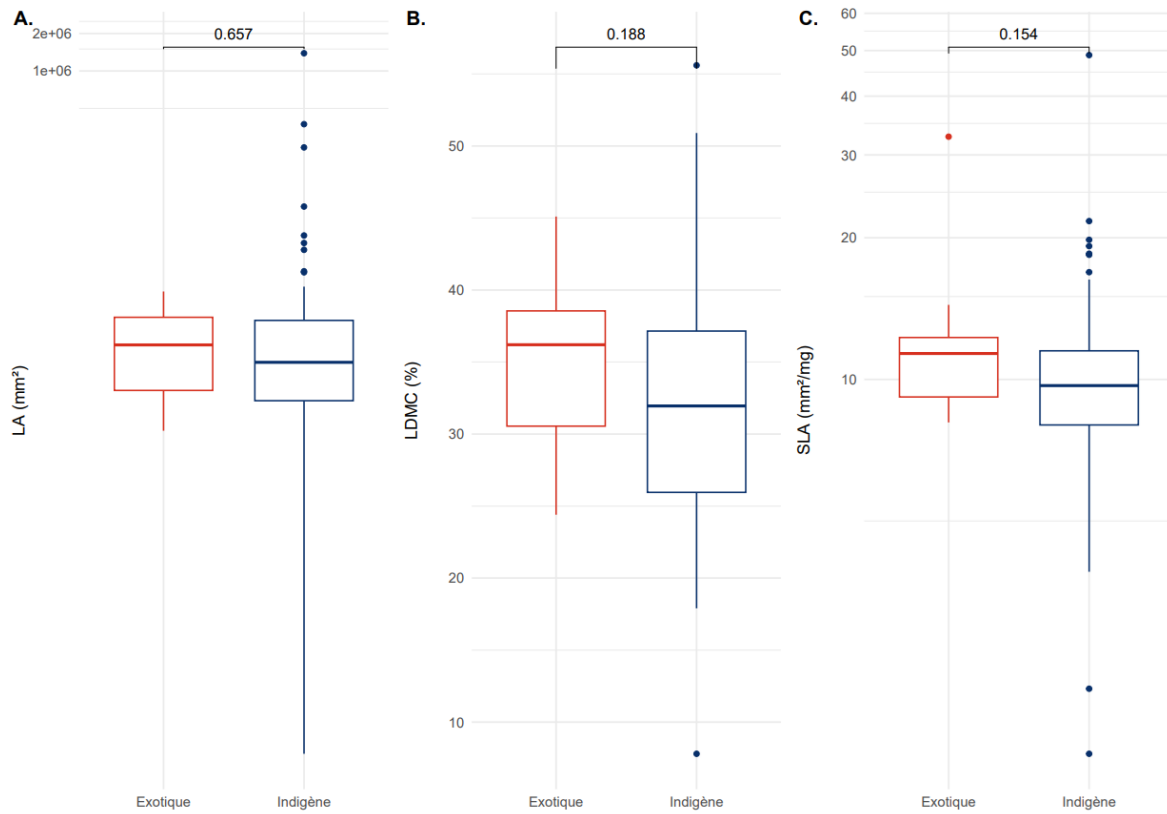


<b>1800</b>		
<b>2100</b>		

**Annexe 7 :** Données des capteurs météorologiques MadgeTech positionnés à chaque altitude (tous les 300 m) sur une période de deux mois (du 9 mars 2023 au 9 mai 2023). Les deux ordonnées représentent, à gauche, la moyenne des températures enregistrées sur un pas de temps horaire et, à droite, l'humidité relative moyenne en fonction de l'altitude.



**Annexe 8 :** Boîte à moustache des trois traits fonctionnels foliaires des espèces indigènes (bleu) et exotiques (rouge) mesurés sur le terrain. A. Surface foliaire (LA) ; B. Teneur en matière sèche de la feuille (LDMC) ; C. Surface foliaire spécifique (SLA). Les résultats d'un test non-paramétrique de Wilcoxon-Mann-Whitney de comparaison de moyennes sont indiqués.



## 8 Résumé

La compréhension des mécanismes d'invasion biologique est un enjeu central pour la conservation, surtout dans les milieux insulaires qui sont particulièrement impactés. De nombreuses hypothèses bien établies ont été proposées pour expliquer le succès des espèces exotiques (e.g. supériorité compétitive). Ces hypothèses ont souvent été testées en comparant la niche écologique ou les traits fonctionnels isolés des espèces exotiques et indigènes, mais rares sont les études considérant les stratégies écologiques. Cette étude vise à comparer les stratégies écologiques CSR (Compétition, tolérance au Stress, Rudéralité) des arbres exotiques et indigènes de l'île de La Réunion. Sur un gradient altitudinal de 2100 m, 16 parcelles de 100 m<sup>2</sup> (huit en bord de sentier et huit hors sentier) ont été décrites. Trois traits fonctionnels ont été mesurés sur 1093 feuilles appartenant à 237 individus au sein de ces parcelles : la surface foliaire, la surface foliaire spécifique et le contenu en matière sèche. Grâce à l'approche "StrateFy", ces traits ont permis d'attribuer un score CSR à chacune des 80 espèces ligneuses répertoriées (70 indigènes et 10 exotiques). Le score C augmentait avec la surface terrière des parcelles et le score S avec l'altitude mais le score R n'était pas plus élevé en bord de sentier, ce qui n'a permis de valider que partiellement l'approche "StrateFy". Les arbres exotiques et indigènes possédaient tous deux des stratégies écologiques similaires à dominante CS. Nos résultats ne soutiennent donc pas l'hypothèse selon laquelle le succès des espèces exotiques s'expliquerait par une supériorité compétitive. En revanche, la convergence des stratégies entre arbres exotiques et indigènes corrobore la théorie des filtres environnementaux et, plus globalement, l'idée selon laquelle il n'existerait pas de différence fondamentale entre ces deux "groupes". Néanmoins, d'autres différences sortant du cadre conceptuel CSR peuvent aussi expliquer le succès des espèces exotiques, comme la production massive de fruits charnus et l'allélopathie comme observées chez *Psidium cattleianum* et *Schinus terebinthifolia*. Des recherches complémentaires, dans des habitats plus secs et plus envahis de l'île de La Réunion et sur les plantes non-ligneuses, pourraient affiner nos conclusions quant à l'existence de stratégies écologiques similaires entre plantes indigènes et exotiques.

**Mots clés :** écologie fonctionnelle, gradient altitudinal, invasions biologiques, île de La Réunion, triangle CSR de Grime

## 9 Abstract

Understanding the mechanisms of biological invasion is a key challenge for conservation, especially in island environments, which are particularly impacted. Many well-established hypotheses have been put forward to explain the success of non-native species (e.g. competitive superiority). These hypotheses have often been tested by comparing the ecological niches or isolated functional traits of non-native and native species, but few studies have considered ecological strategies. The aim of this study is to compare the CSR (Competition, Stress tolerance, Ruderality) ecological strategies of non-native and native trees on the island of Reunion. A total of 16 plot inventories of 100 m<sup>2</sup> (eight trail-side and eight off-trail) were described across a 2,100 m elevational gradient. Three functional traits were measured on 1093 leaves belonging to 237 individuals within these plots: leaf area, specific leaf area and leaf dry matter content. Using the “StrateFy” approach, these traits were used to assign a CSR score to each of the 80 woody species inventoried (70 native and 10 non-native). The C-score increased with plot basal area and the S-score with elevation, but the R-score was not higher at the trail-side, which only partially validated the “StrateFy” approach. Both non-native and native trees had similar CS-dominant ecological strategies. Therefore, our results do not support the hypothesis that the success of non-native species can be explained by competitive superiority. Instead, the convergence of strategies between non-native and native trees corroborates the theory of environmental filters and, more generally, the idea that there are no fundamental differences between those two "groups". Nevertheless, other differences falling outside the CSR conceptual framework may also explain the success of non-native species, such as the massive production of fleshy fruits and allelopathy observed in *Psidium cattleianum* and *Schinus terebinthifolia*. Further research in drier habitats in Reunion and on non-woody plants could refine our conclusions on the existence of similar ecological strategies between non-native and native plants.

**Key-words :** biological invasion, functional ecology, elevational gradient, Reunion island, Grime’s CSR triangle