



**HAL**  
open science

# Écologie des semences pour la reconquête de la biodiversité insulaire tropicale : étude de quatre espèces indigènes et de trois espèces endémiques de La Réunion dans différents étages de végétation

Maëva Naze

► **To cite this version:**

Maëva Naze. Écologie des semences pour la reconquête de la biodiversité insulaire tropicale : étude de quatre espèces indigènes et de trois espèces endémiques de La Réunion dans différents étages de végétation. Biologie végétale. Université de la Réunion, 2022. Français. NNT : 2022LARE0015 . tel-04146402

**HAL Id: tel-04146402**

**<https://theses.hal.science/tel-04146402v1>**

Submitted on 30 Jun 2023

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

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

# THÈSE

En vue de l'obtention du  
Doctorat de l'Université de La Réunion

## Discipline

Biologie des Populations et Écologie  
Spécialité : Biologie végétale

## Présentée par

Maëva NAZE

## Préparée au sein de l'Unité Mixte de Recherche

Peuplements Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical (UMR 53)

## École Doctorale

Sciences, Technologies et Santé (STS 542)

---

## Écologie des semences pour la reconquête de la biodiversité insulaire tropicale :

### Étude de quatre espèces indigènes et de trois espèces endémiques de La Réunion dans différents étages de végétation

---

Thèse soutenue publiquement le 29 juin 2022 devant le jury composé de :

#### Rapporteurs

Hayat EL MAAROUF-BOUTEAU, Professeure, Sorbonne Université

Bruno FOGLIANI, Maître de conférences HDR, Université de la Nouvelle-Calédonie

#### Examineurs

Bernard REYNAUD, Professeur, Université de La Réunion

Stéphane BARET, Docteur, Chargé de mission au développement écologique, SPL EDDEN

#### Directrice de thèse

Isabelle FOCK-BASTIDE, Professeure, Université de La Réunion



À ceux qui ont disséminé la graine  
qui a permis la germination de ce travail



## Remerciements

---

*« Je puis tout par celui qui me fortifie »* Philippiens 4 : 13

### **Je remercie officiellement :**

- Les membres du jury, Bernard REYNAUD, Bruno FOGLIANI, Hayat EL MAAROUF-BOUTEAU et Stéphane BARET d'avoir accepté de faire partie de mon jury de soutenance de thèse.
- Bernard REYNAUD, directeur de l'Unité Mixte de Recherche Peuplements Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical, d'avoir permis la réalisation de cette thèse, au sein du Pôle de Protection des Plantes.
- Les équipes scientifiques, techniques et administratives du CIRAD Réunion.
- L'Université de La Réunion, notamment l'Ecole Doctorale « Sciences, Technologies et Santé ».
- La Région Réunion, pour son soutien financier dans le cadre de l'Allocation Régionale de Recherche et l'attribution de fonds européens FEDER.

### **Un grand merci à toutes les personnes dans les coulisses de cette thèse :**

- À ma Directrice de thèse, Isabelle FOCK-BASTIDE, qui a toujours été à mes côtés depuis le Master pour me pousser vers les rails de la réussite et l'épanouissement professionnel et personnel. Merci d'avoir fait preuve de patience et de persévérance à mes côtés sur ce long chemin parsemé de crises (Gilets jaunes, confinement, COVID, ...) et d'épreuves de la vie. Maintenant je peux dire que tu fais partie des femmes les plus fortes que je connaisse !
- À mon co-encadrant, Eric RIVIERE, qui a partagé son expérience en écologie des semences. Tu as été l'homme à tout faire de cette thèse (démarches administratives, homme de terrain, expert écologie, ...). Ta bienveillance sera à jamais gravée dans ma mémoire et maintenant dans ce Mémoire de thèse !
- À Stéphanie DAFREVILLE, qui a été présente dès la genèse de cette thèse. Je n'oublierai pas tes valeurs et ta dévotion pour valoriser le savoir-faire réunionnais et toutes les formes de patrimoine (naturel, culturel, ...). Merci également pour ta patience ! Je l'atteste aujourd'hui tu fais partie des personnes les plus passionnées par la génétique des populations et plus largement par la biodiversité à La Réunion.
- Aux Membres de mon Comité de Suivi de thèse, Mathieu ROUGET, Stéphane BARET, Laurence HUMEAU, Pascale BESSE et Thierry JOËT, pour leurs recommandations et encouragements.
- Aux membres de l'équipe 2 de l'UMR PVBMT « Diversité et utilisation des ressources génétiques végétales en milieu tropical » pour leur appui technique, leurs questions et conseils lors des animations scientifiques des réunions d'équipes. Merci en particulier, aux techniciens qui ont participé ponctuellement à mes récoltes et expérimentations de laboratoire : Sylvain LEBON, Jeremy RAMIN et David TEYSSÉDRE.
- Aux autres équipes (techniciens, chercheurs, ingénieurs, ...) pour leur aide, dont spécialement Antoine FRANCK (pour tes photos, qui ont donné un nouveau visage à cette thèse), Hélène DELATTE, Christophe SIMIAND, Joëlle SADEYEN, Karine BOYER, Murielle HOAREAU (pour votre aide précieuse en

génétique, à bientôt pour la valorisation) et Gérard LEBRETON (pour les sorties terrain et surtout ton détecteur oculaire de *Clematis mauritiana*). J'en ai peut-être oublié et m'en excuse d'avance, mais merci aux référents espaces et équipements (notamment, à Emmanuel JOUEN et Jerémy HASCOAT pour leur réactivité), aux VSCs, occupants du 3P pour vos sourires partagés dans les couloirs et au sein des laboratoires. Une pensée aussi à certaines personnes du bâtiment Élevage (UMR SELMET, Qualisud). Clin d'œil spécial au GDS (Olivier pour ses blagues nazes, Nicolas pour ses astuces pratiques, Abalhassani).

- Aux biostatisticiens et ggplotistes qui furent d'une grande aide pour la sortie des résultats. Merci à Frederic CHIROLEU, Anna DOIZY, Thuy Trang CAO et Edith GAROT (pour les jeudis de Maëva et les pauses autour du monde équestre) et Cédric LEPELIER (Docteur en écologie de la germination, pour ton aide sur quelques commandes ggplot).

- Aux « co-locataires » du bâtiment Forêt pour leur gentillesse et coup de main, Claudine AH-PENG Oliver FLORES, vos stagiaires et VSCs avec qui j'ai pu sympathiser.

- Au maire de la commune du Tampon, Monsieur André THIEN AK KOON, pour son enthousiasme et la promotion de ce sujet de thèse réalisé par une tamponnaise. Je remercie à nouveau, Stéphanie DAFREVILLE, qui était également directrice du service environnement, de m'avoir accueillie chaleureusement dans leurs locaux et fait découvrir un monde complexe de la collectivité mais aussi composé de personnes attachées à la bonne réalisation de leur mission. Merci d'avoir permis de valoriser mes travaux dans le cadre du reportage sur le projet ENDEMIEL dans « Terres d'ici » sur Antenne Réunion. Je n'oublie pas les pépiniéristes avec nos échanges très enrichissants. Une mention spéciale à Monsieur PANCHBAYA, pour son aide dans la prospection de récolte de semences !

- Aux personnels de l'ARMEFLHOR, pour leur accueil et leur participation aux bouturages d'*Hypericum lanceolatum* (dont les travaux seront valorisés dans un autre cadre) en particulier Jacques FILLATRE (pour sa gentillesse et les discussions intéressantes sur la multiplication d'espèces indigènes d'intérêt horticole), votre stagiaire Rocaya (ma partenaire d'initiation au bouturage), Sabine (pour le repotage).

- À mon « armée » de stagiaires : Mikael, Déborah, Thomas, Grégoire, Romane, Coraline, Raïssa, Pablo, Océane, Issoufi, Leila, Steven, Lenny, Nora, Tiphaine, Johanne, Axel et Mathieu. Que vous ayez été en stage de Bac pro, de DUT, Licence ou de Master pendant quelques semaines ou quelques mois, merci d'avoir apporté votre pierre à l'édifice !

- Aux personnels de Direction de l'UMR PVBMT et du CIRAD, entre autres, pour votre accompagnement lors de la gestion de cas COVID au sein de nos locaux.

- Aux personnels administratifs car la thèse n'est pas uniquement une histoire technique et scientifique. On a eu besoin de personnels administratifs comme vous, Virginie GACHE, Chantal TERRENTROY, Magalie LECLAIR DE BELLEVUE, Océane DESIRE et Gisèle MOREL (merci pour tes encouragements et nos discussions).

- Un clin d'œil à mes compagnons de voyage, les autres doctorants de l'UMR PVBMT (certains, maintenant docteur(e)s) : Alizée, Anziz (pour ton soutien psychologique), Benoît, Cathucia, Félicien, Gaëlle (x 2), Hasina, Karim, Nicolas, Paola, Pauline, Sébastien (pour ton combat pour les doctorants) et Sohini.

### **Merci aussi aux structures et aux personnes qui ont participé à la formation doctorale :**

- Médiation scientifique de l'Université de La Réunion : Christelle LETELLIER, Lucie VIDAL, Antoine PIGNON, Sylvère PASQUIER pour votre accompagnement lors des expériences de vulgarisation scientifique. Je pense à la Nuit Européenne des Chercheurs et à l'Expérimentarium. Merci aussi à Jeremy QUERENET et Coralie BIGUZZI, venus spécialement pour nous former et nous intégrer au réseau national de l'Expérimentarium. Et surtout merci aux 10 autres doctorants avec qui j'ai partagé cette expérience lors de nos préparations mais aussi le jour J au collège du Guillaume.

- Formations proposées par l'Ecole Doctorale : « Mieux se connaître pour mieux communiquer », par François BATY-SOREL (pour ton expertise et tes encouragements) ; « Bilan des Compétences » par Sylvie LATCHOUMY (merci pour tes « tuyaux » et ton soutien) et les quatre doctorants partenaires de formation (Camille, Jade et Jason) et « English for Academic Research » par Stephan HOUGHTON (a plant enthusiast) et quelques compagnes de formation (Marie-Pierre Marina, Jaimie et Ophélie).

- APLAMEDOM, pour la formation en phyto-aromathérapie appliquée à l'île de La Réunion à l'ACOPROPHAR et pour les échanges au sein du CA de l'APLAMEDOM. Remerciements spéciaux à Claude MARODON, Stéphane SAVRIAMA, Laurent JANCI et Elisabeth SIMON.

- Au CIRAD : pour les formations sur le logiciel R (Frédéric CHIROLEU et Anna DOIZY) et celle sur la rédaction d'article scientifique par Hervé MAISONNEUVE.

### **Une profonde reconnaissance à ma sphère familiale et amicale :**

- Mes amis : Etienne, Maxime, Jean-Patrick (pour tes messages), JB (pour nos discussions, tes dépannages transport et repas), Jules (pour ton soutien et ta bienveillance), Elodie (pour tes encouragements), et tous mes compagnons de randonnées (devenues rares au fil du temps).

- Les membres des ADD de La Réunion : dont Bernard LORION et son épouse, pour leur soutien.

- Ma famille : ma mère et mon père (mes fidèles assistants de terrain quand c'était nécessaire) et ma petite sœur, même à plus de 9 000 kilomètres (merci pour tes messages !)

Je rends également hommage à ma grand-mère maternelle, décédée au cours de cette thèse, merci de m'avoir inculqué les valeurs de la persévérance dans le travail.



## **Avant-propos**

Cette thèse est rédigée en français et en anglais. Les introduction et discussion générales sont en français, ainsi que les résumés introduisant les trois chapitres du manuscrit. Ces derniers sont rédigés en anglais sous forme d'articles scientifiques, ayant vocation à être publiés dans des revues internationales à comité de lecture.

## **Foreword**

This thesis is written in French and English. The introduction and general discussion are in French, as well as the abstracts introducing the three chapters of the manuscript. The latter are written in English in the form of scientific articles for publication in international peer-reviewed journals.

## Table des matières

Remerciements .....	i
Liste des abréviations .....	x
<b>Introduction générale</b> .....	<b>1</b>
<hr/>	
1. Enjeu écologique : reconquérir la biodiversité insulaire tropicale.....	4
1.1 Situation globale dans les îles .....	4
1.2 Focus sur des menaces majeures et étude de cas insulaires .....	5
1.2.1 Transformation des habitats .....	5
1.2.2 Espèces exotiques et envahissantes.....	7
1.2.3 Changement climatique .....	8
1.3 Moyens pour reconquérir la biodiversité.....	8
1.3.1 Végétaliser voire restaurer les zones dégradées face aux transformations d’habitats .....	8
1.3.2 Éviter les espèces exotiques au potentiel invasif.....	10
1.3.3 Privilégier les espèces indigènes et endémiques adaptées au climat local .....	11
1.3.4 Mettre en œuvre des moyens de reconquête par la Recherche-Action.....	11
2. L’écologie des semences, une Recherche-Action en milieu insulaire tropical.....	12
2.1 L’écologie des semences .....	12
2.2 Les semences sur le pied-mère .....	13
2.2.1 Reconnaissance du fruit et de la graine et de leur stade de maturité .....	13
2.2.2 Suivis phénologiques .....	16
2.3 Longévité et comportement à la conservation .....	18
2.3.1 Terminologie et typologie .....	18
2.3.2 Distribution des patterns selon l’approche .....	19
2.4 Germination .....	20
2.4.1 Dormance .....	21
2.4.2 Exigences à la lumière .....	24
3. L’écologie des semences au service de la reconquête de la biodiversité réunionnaise .....	26

3.1 État d'avancement synthétique de la Recherche-Action à La Réunion .....	26
3.2 Multiplication des actions et projets impliquant la plantation d'espèces indigènes et endémiques de La Réunion .....	26
3.3 Contexte de la thèse.....	28
4. Structure et objectifs de la thèse .....	32
4.1 Positionnement global .....	32
4.2 Chapitres et objectifs spécifiques .....	33
Références bibliographiques.....	35
<b>Chapitre 1 : Caractérisation morphologique et physiologique de graines dans la forêt semi-sèche et tropicale humide de basse altitude.....</b>	<b>45</b>
<hr/>	
Résumé de l'étude du chapitre 1 .....	47
1. Introduction.....	49
2. Materials and methods .....	51
2.1 Study site and seed collection.....	51
2.2 Fruit and seed measurements.....	53
2.3 Longevity in three storage conditions for one year .....	55
2.4 Desiccation sensitivity .....	55
2.5. Germination tests in the laboratory and greenhouse.....	55
2.6 Data analyses.....	56
3. Results .....	57
3.1 Fruit and seed characteristics.....	57
3.2 Longevity and storage behaviour .....	58
3.3 Germination in the laboratory and seedling emergence in the greenhouse.....	59
4. Discussion.....	60
4.1 Differences in morphological characteristics .....	60
4.2 Recalcitrant seed with no dormancy.....	62
4.3 Implications for restoration programmes .....	64
References.....	66

**Chapitre 2 : Caractérisation morphologique et physiologique de graines d'une liane indigène de La Réunion en forêt tropicale et dans la végétation subalpine** ..... 71

---

Résumé de l'étude du chapitre 2 ..... 73

1. Introduction..... 75

2. Materials and methods ..... 78

    2.1 Seed collection ..... 78

    2.2 Morphological characterization ..... 79

    2.3 Germination tests..... 80

    2.4 Data analyses..... 80

3. Results ..... 81

    3.1 Seed morphological characteristics..... 81

    3.2 Germination requirements ..... 83

4. Discussion ..... 85

    4.1 Differences in morphological characteristics ..... 85

    4.2 Germination requirements ..... 86

    4.3 Implications for restoration programmes ..... 88

Supplement ..... 89

    Light requirements ..... 89

        Additional materials and methods ..... 89

        Results ..... 89

References..... 91

**Chapitre 3 : Germination et description botanique de cinq espèces emblématiques de la végétation subalpine**..... 97

---

Résumé de l'étude du chapitre 3 ..... 99

1. Introduction..... 103

2. Materials and methods ..... 105

    2.1 Study sites ..... 105

    2.2 Study species and seed collection..... 106

2.3 Germination tests.....	108
2.4 Data analyses.....	112
3. Results .....	112
3.1. Germination at three temperatures in light and in dark .....	112
3.2. Germination of <i>Agarista buxifolia</i> and <i>Erica reunionensis</i> after GA <sub>3</sub> and Smoke Water treatments .....	114
4. Discussion .....	115
4.1 Identification of germination requirements for the five species .....	115
4.2 Germination of <i>Agarista buxifolia</i> and <i>Erica reunionensis</i> after GA <sub>3</sub> and Smoke Water treatments .....	116
4.3 Implications for threat management and conservation .....	118
5. Conclusion .....	119
Supplementary material.....	120
Planches botaniques de cinq espèces du chapitre.....	128
References.....	134
<b>Discussion générale &amp; Perspectives</b> .....	<b>141</b>
<hr/>	
1. Vers une meilleure valorisation scientifique de l'écologie des semences en milieu insulaire tropical .....	144
1.1 Dormance pour 33 espèces indigènes et endémiques de La Réunion .....	145
1.1.1 Bilan global .....	145
1.1.2 Pattern(s) identifié(s).....	147
1.2 Photosensibilité pour 31 espèces indigènes et endémiques de La Réunion .....	147
1.2.1 Bilan global .....	147
1.2.2 Pattern(s) identifié(s).....	149
1.3 Comportement à la conservation pour 11 espèces indigènes et endémiques de La Réunion .	149
1.3.1 Bilan global .....	150
1.3.2 Pattern(s) identifié(s).....	150
1.4 Regards croisés sur les trois bilans .....	151

2. Propositions d'axes d'améliorations méthodologiques pour les futures études .....	152
2.1 L'écologie des semences ne se limite pas à une population à un temps donné .....	152
2.2 L'écologie des semences ne se limite pas aux températures et photopériodes constantes ....	154
2.3 L'écologie des semences ne se limite pas aux semences.....	155
2.3.1 Reconnaissance des stades phénologiques.....	155
2.3.2 Approche pluridisciplinaire : cas de la biologie florale.....	155
3. La Recherche-Action en écologie des semences au service de la reconquête de la biodiversité insulaire tropicale.....	157
3.1 Mieux appréhender les menaces sur la régénération .....	157
3.1.1 Menace n°1 : les invasions biologiques.....	157
3.1.2 Menace n°2 : le changement climatique.....	158
3.2 Optimiser la multiplication d'espèces indigènes et endémiques de La Réunion.....	159
3.3 Diffuser les connaissances sur les semences à un large public.....	160
3.3.1 Proposition n°1 : carpo-séminothèque numérique .....	160
3.3.2 Proposition n°2 : support ludique et pédagogique de médiation scientifique autour des espèces végétales indigènes .....	162
Références bibliographiques .....	164
<b>Annexes</b> .....	171
Annexe 1 : Techniques de levée de dormance.....	173
Annexe 2 : Détails des données des figures 3, 4 et 5 de la discussion générale.....	175
Annexe 3 : Compilation de données des classes de dormance par famille .....	180
Annexe 4 : Données phénologiques sur <i>Hypericum lanceolatum</i> .....	183
Annexe 5 : Évaluation de la présence/absence d'embryon en fonction de la morphologie florale sur <i>Weinmannia tinctoria</i> .....	186
<b>Abstract</b>	
<b>Résumé</b>	

## Liste des abréviations

3P : Pôle de Protection des Plantes

ABA : Acide abscissique

ANSM : Agence Nationale de Sécurité du Médicament et des produits de santé

a.s.l : above sea level, signifiant « au dessus du niveau de la mer »

CBNM : Conservation Botanique National de Mascarin

CDB : Convention sur la Diversité Biologique

CIFRE : Convention Industrielle de Formation par la Recherche

CIRAD : Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement

COREXERUN : COnservation et REstauration de la forêt semi-XErophile de la RéUNion

DAUPI : Démarche Aménagement Urbain et Plantes Indigènes

DEAL : Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement

EFGP : Estimated Final Germination Percentage, signifiant « Pourcentage final estimé de germination »

*e.g.* : exempli gratia, signifiant « par exemple »

EMM : Estimated Marginal Mean, signifiant « Moyennes Marginales Estimées »

*et al.* : et alii, signifiant « et les autres »

FAO : Food and Agriculture Organization of the United Nations, signifiant « Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture »

GA : Gibbérellines

GA<sub>3</sub> : Acide gibbérellique

GLM : Generalized Linear Model, signifiant « Modèle linéaire généralisé »

I : Relatif aux graines intermédiaires

*i.e.* : id est, signifiant « c'est-à-dire »

ITP : Itinéraires Techniques de Production

L : Photosensibilité positive

L = O : Photosensibilité indifférente

L < O : Germination plus importante à l'obscurité

L > O : Germination plus importante à la lumière

LEU REUNION : Laboratoire d'Ecologie Urbaine REUNION

LIFE + : L'Instrument Financier pour l'Environnement

MD : Relatif aux graines à dormance morphologique

MPD : Relatif aux graines à dormance morpho-physiologique

ND : Relatif aux graines non dormantes

O : Photosensibilité négative ou Orthodoxe dans le contexte du comportement à la conservation

ONF : Office National des Forêts

PD : Relatif aux graines à dormance physiologique

PY + PD : Relatif aux graines à dormance combinée (physique + physiologique)

PY : Relatif aux graines à dormance physique

R : Relatif aux graines récalcitrantes

RH : Relative Humidity, signifiant « Humidité Relative »

SE : Standard error, signifiant « erreur type »

SER : Society for Ecological Restoration, signifiant « Société pour la Restauration Ecologique »

subsp. : Sous-espèce

UICN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature

UMR PVBMT : Unité Mixte de Recherche Peuplements Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical

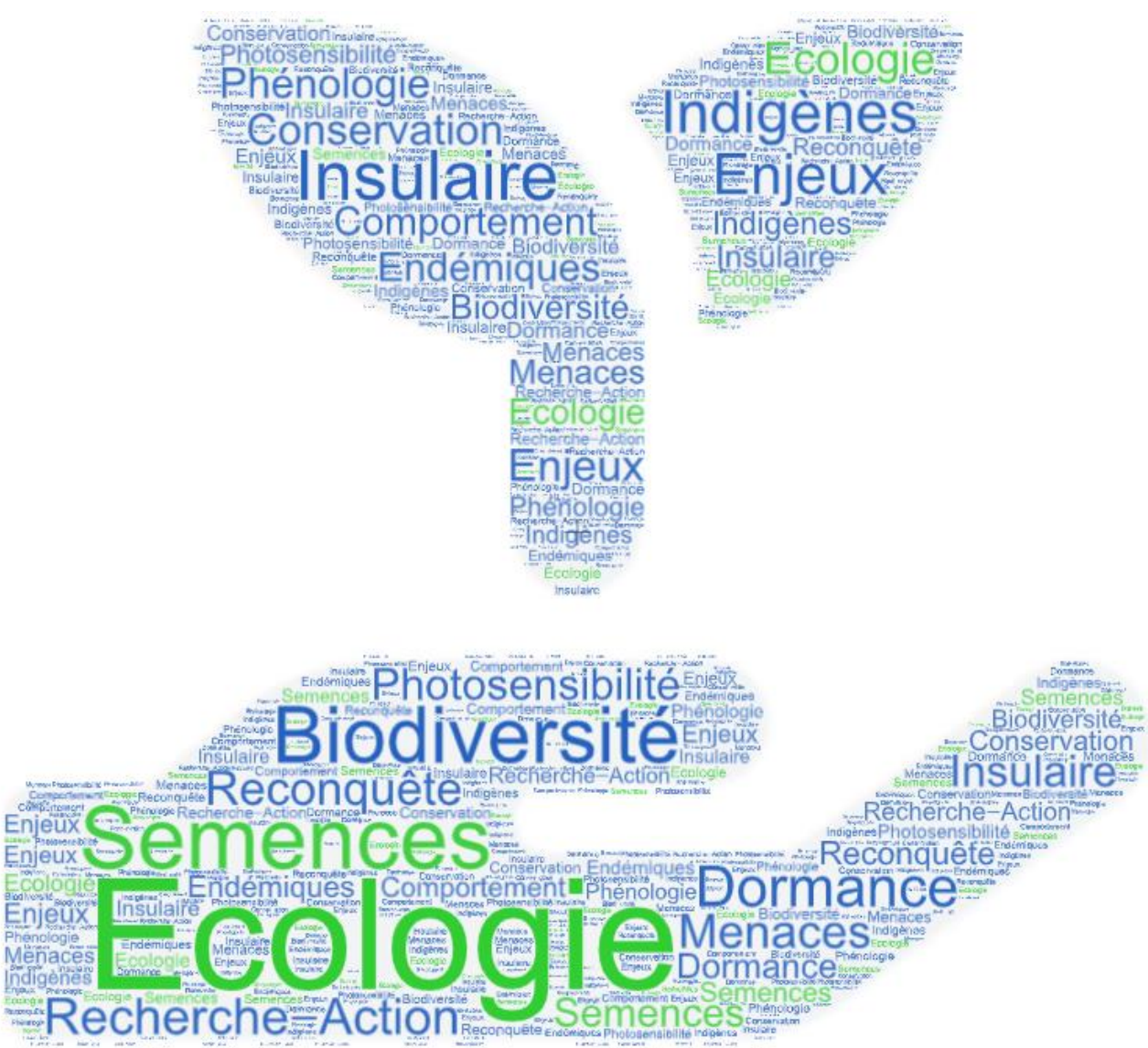
WAS: Week After Sowing, signifiant « Semaine Après Semis »





# Introduction générale

---





**D**ans le monde, les îles ont toujours été l'objet de fascination pour les Hommes, aussi bien pour les artistes qui ont cherché à en reproduire la beauté (e.g. les Marquises, par Gauguin) que pour les scientifiques, en quête de découvertes, dans ces véritables « laboratoires du vivant » (e.g. îles Galapagos, par Darwin). En effet, sur moins de 5% de la surface terrestre, plus de 180 000 îles abritent 20% de la biodiversité mondiale, notamment marquée par un endémisme remarquable (Kier et al., 2009). Ainsi, parmi les 36 points chauds de biodiversité dans le monde, 10 sont constitués par des îles, avec comme caractéristiques la présence de plus de 1500 d'espèces de plantes endémiques et plus de 70% de pertes d'habitats originels (Myers et al., 2000 ; Noss et al., 2015 ; Williams et al., 2011).

**En France, les territoires ultramarins** concentrent près de 80% de la biodiversité nationale, et ceci, dans cinq hotspots de la biodiversité dont quatre en Outre-mer (Gargominy et al., 2013 ; Trouvilliez & Mortier, 2011) :

- La Guadeloupe, la Martinique, Saint-Martin et Saint Barthélemy au sein de l'hotspot des îles des Caraïbes ;
- La Polynésie Française au sein de l'hotspot de la Polynésie-Micronésie ;
- La Nouvelle-Calédonie (hotspot à part entière) ;
- L'île de La Réunion, Mayotte et les îles Éparses au sein de l'hotspot de Madagascar et des îles de l'Océan Indien. Ce dernier hotspot figure parmi les plus menacés par des pressions anthropiques (transformation des habitats originels, climat, ...), et abrite au moins 2% des espèces mondiales (plantes et vertébrés) (Habel et al., 2019 ; Myers et al., 2000).

**Dans l'Océan Indien**, La Réunion fait ainsi partie de ces « porte-drapeaux » d'une biodiversité insulaire tropicale exceptionnelle mais vulnérable. Dans l'archipel des Mascareignes, il s'agit de l'île présentant la surface de végétation indigène originelle la mieux préservée (15% à La Réunion, moins de 2% à Maurice et 0% à Rodrigues) (Fenouillas et al., 2021 ; Thébaud et al., 2009). La biodiversité réunionnaise est aussi mondialement reconnue avec l'inscription de 40% de sa surface, coïncidant avec les limites du cœur de son Parc national, au Patrimoine mondial de l'UNESCO depuis 2010 (UNESCO, 2010). Cette reconnaissance s'est appuyée sur deux critères de sélection : d'une part, la beauté des paysages avec « une diversité de reliefs accidentés, des escarpements impressionnants, des gorges et des bassins boisés » et des caractéristiques géologiques remarquables (pitons, cirques et remparts) et d'autre part, la richesse en biodiversité avec un haut niveau d'endémisme. Plus précisément, 47,5% de la flore spontanée sont indigènes dont 27,8% qui sont endémiques (sur un total de 1 889 espèces) (CBNM, 2021).

Ainsi, La Réunion s'avère être une zone d'études privilégiée, ce site pouvant être qualifié d'observatoire stratégique de la biodiversité insulaire tropicale.

## 1. Enjeu écologique : reconquérir la biodiversité insulaire tropicale

### 1.1 Situation globale dans les îles

Plus de la moitié de la surface de la planète est maintenant considérée comme des anthromes (biomes anthropiques) (Ellis et al., 2010 ; Ellis & Ramankutty, 2008 ; Newbold et al., 2016). Cela intègre quelques îles couvrant moins de 5% de la surface terrestre où vivent 20% de la population mondiale (Kier et al., 2009). Cette influence humaine impacte fortement la biodiversité notamment avec le nombre d'espèces éteintes et menacées par km<sup>2</sup> en milieu insulaire respectivement 30 fois et 14 fois plus élevé par rapport à celui en milieu continental (Tershy et al., 2015).

La transformation des habitats et les invasions biologiques sont considérées comme les plus grandes menaces sur la biodiversité insulaire, auxquelles s'ajoutent d'autres menaces anthropiques identifiées par la liste rouge de l'IUCN (Figure 1) (Caujapé-Castells et al., 2010 ; Russell & Kueffer, 2019 ; Salafsky et al., 2008).

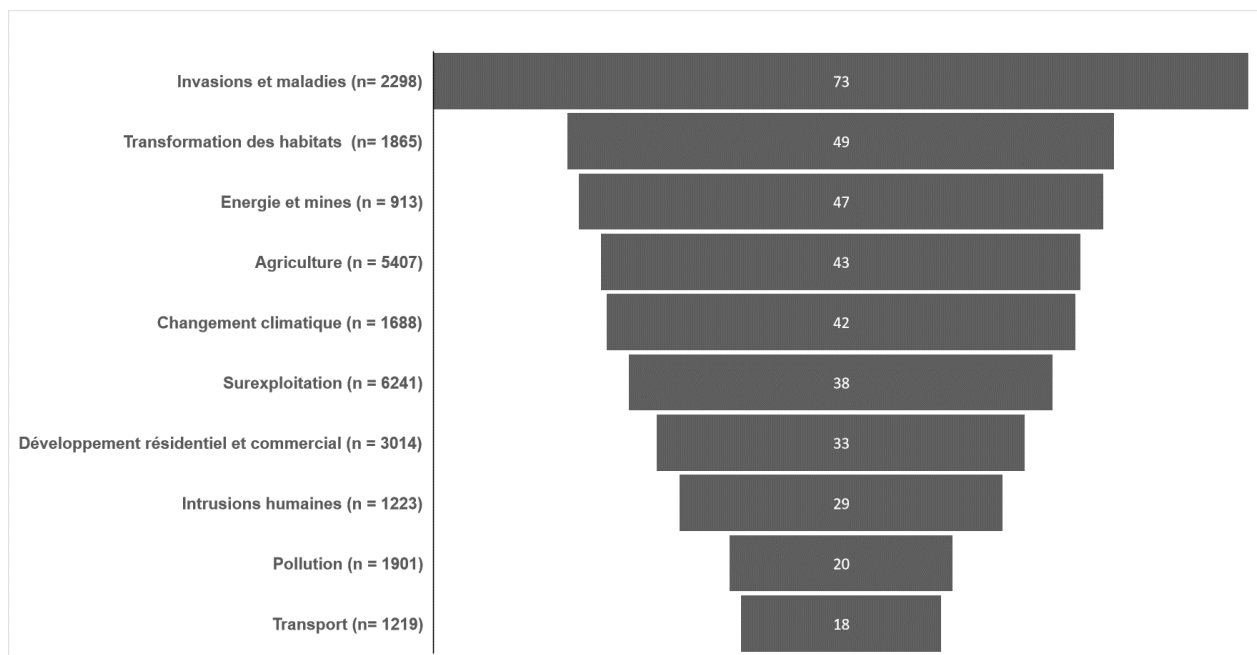


Figure 1 : Proportion d'espèces insulaires impactées par type de menaces considérées par la liste rouge de l'IUCN, adapté de Russell & Kueffer (2019)

Dans leur revue de littérature, Russell & Kueffer (2019) synthétisent globalement l'évolution de l'intensité des différentes menaces au cours de différentes époques historiques et les prévisions futures avec un scénario alternatif de minimisation (Figure 2).

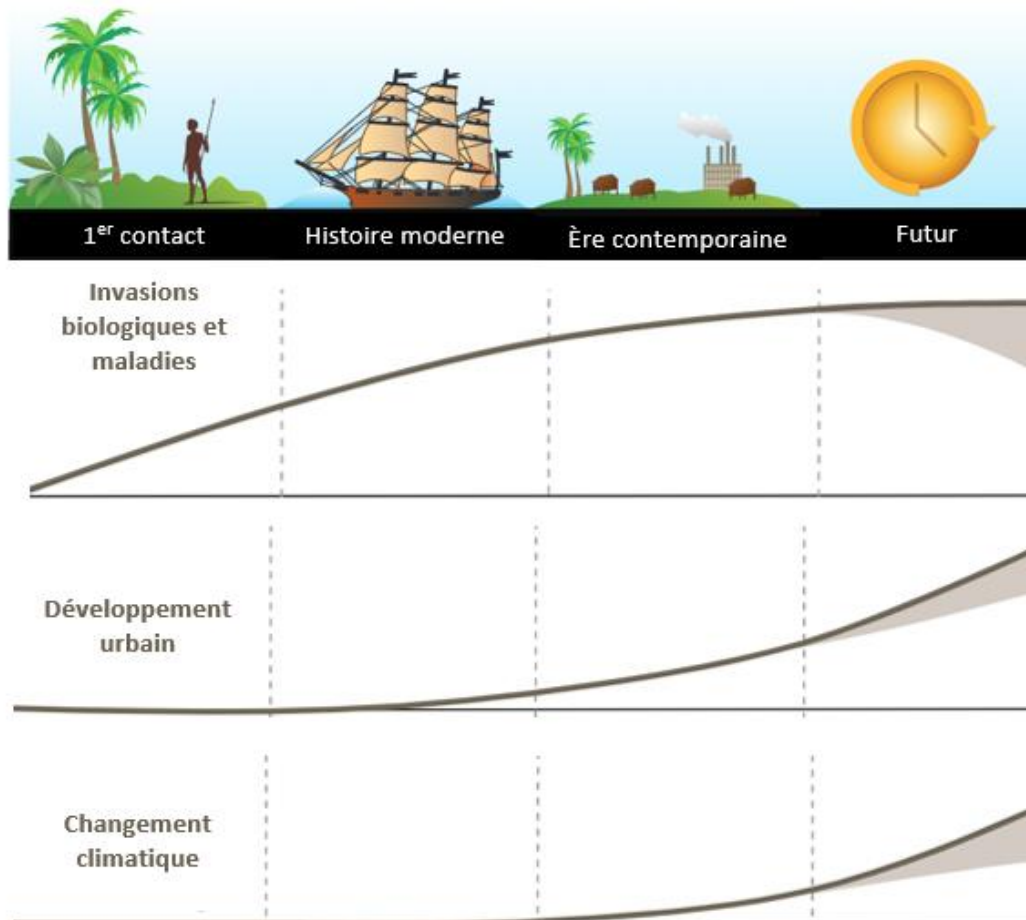


Figure 2 : Évolution du niveau de trois menaces par période historique (les premiers contacts de l'Homme avec la biodiversité, l'histoire moderne (environ 1500 ans après JC avec les découvertes), l'ère contemporaine (20<sup>ème</sup> siècle), et un scénario alternatif de minimisation (en marron clair), adapté de Russell & Kueffer (2019)

## 1.2 Focus sur des menaces majeures et étude de cas insulaires

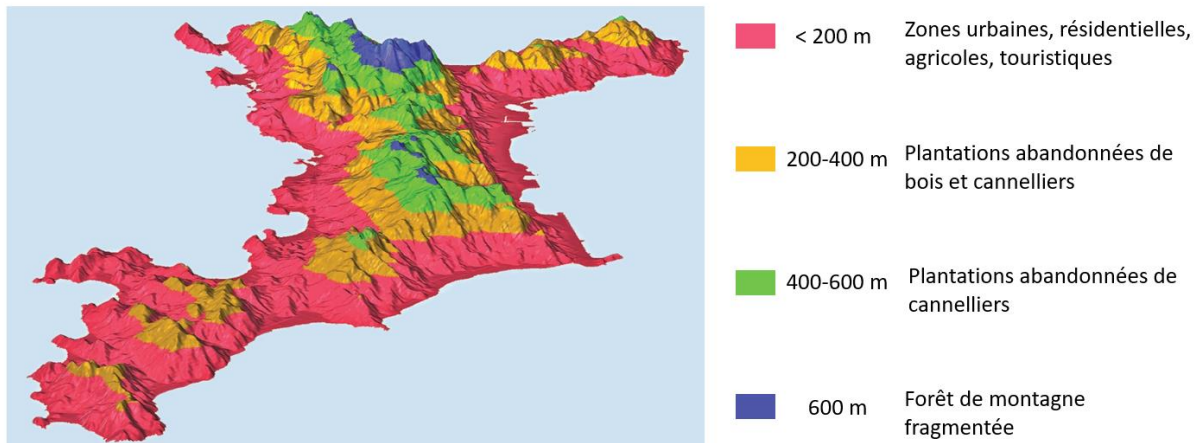
### 1.2.1 Transformation des habitats

D'après la modélisation d'Habel et al. (2019), à court terme, à l'échelle des hotspots, la perte d'habitats serait plus préoccupante pour leur biodiversité que les effets du changement climatique. Madagascar et les îles de l'Océan Indien figurent parmi les hotspots qui seraient les plus impactés par cette transformation d'habitats.

Dans le passé, cette transformation anthropique a été délétère pour les habitats des îles de l'Océan Indien. La Figure 3a illustre le cas de l'île de Mahé (Seychelles) où les zones de basse altitude (< 400 m d'altitude) sont principalement dominées par la présence humaine (zones résidentielles, touristiques et agricoles), suivies de ceintures de 400 à 600 m marquées principalement par des plantations

abandonnées de cannelliers (ancien produit emblématique de l'île) et une forêt humide de montagne de végétation indigène mais également fragmentée par les plantations de cannelliers (Kueffer & Kaiser-Bunbury, 2014).

(a) Ile de Mahé (Seychelles)



(b) Ile de La Réunion

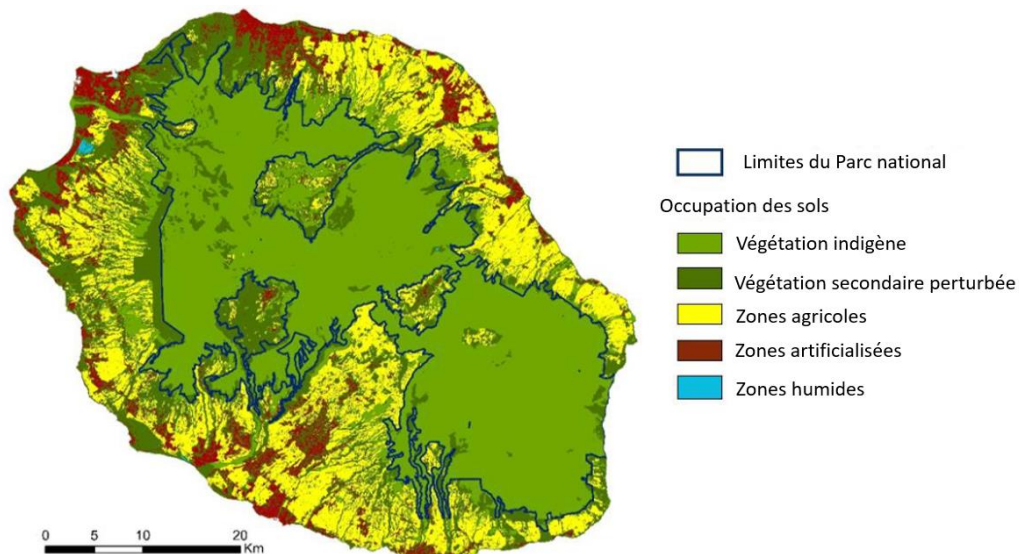


Figure 3 : Transformation des sols en milieu insulaire. (a) Ile de Mahé (Seychelles), traduit et adapté de Kueffer & Kaiser-Bunbury (2014) et (b) Ile de La Réunion, traduit et adapté de Fenouillas et al. (2021)

Au sein de l'archipel des Mascareignes, La Réunion présente manifestement la plus grande surface de végétation indigène originelle considérée comme préservée (15% à La Réunion à la Figure 3b, moins de 2% à Maurice et 0% à Rodrigues) (Fenouillas et al., 2021 ; Strasberg et al., 2005 ; Thébaud et al., 2009). Dans les études de Strasberg et al. (2005) et de Fenouillas (2021), parmi les 19 habitats

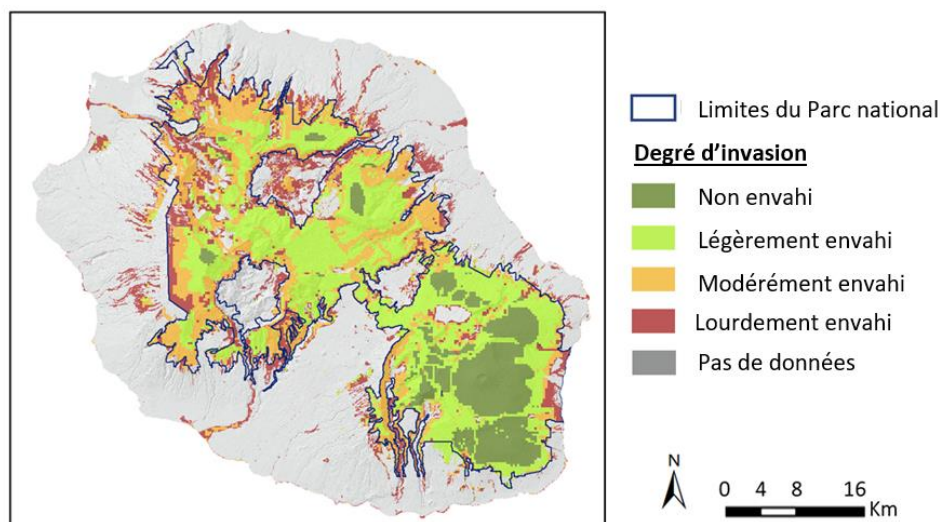
identifiés, ceux de basse altitude ont été particulièrement transformés par les activités agricoles, le développement urbain et les invasions biologiques, notamment dans l'Ouest de l'île (Figure 3b).

Ces pressions anthropiques sur les habitats naturels comme l'étalement urbain sont encore d'actualité, notamment avec l'accroissement démographique et les besoins socio-économiques associés (Bénard, 2012). Tel est le cas des quatre grandes fonctions urbaines « habiter, travailler, se récréer, circuler » définies par Le Corbusier, dans la Charte d'Athènes (1993).

### 1.2.2 Espèces exotiques et envahissantes

Les invasions par les espèces exotiques peuvent également conduire à la transformation des habitats (e.g. Strasberg et al., 2005). Historiquement, les invasions sont même considérées comme la première menace sur la biodiversité insulaire (Russell & Kueffer, 2019).

La zone du Sud-Ouest de l'Océan Indien figure parmi les zones insulaires les plus envahies au monde, notamment aux Seychelles, aux Comores et à La Réunion (Admed-Abdou, 2021). La gestion des espèces exotiques envahissantes dans cette zone reste un enjeu primordial pour la préservation de la biodiversité indigène et endémique (Ahmed-Abdou, 2021 ; Baret, 2002 ; Cybèle, 2018 ; Fenouillas, 2021 ; Macdonald et al., 1991). À La Réunion, 85% des habitats indigènes seraient envahis, dont 38% légèrement, 26% modérément et 22% lourdement, en particulier dans les habitats de basse altitude (habitats côtiers et forêt semi-sèche) (Figure 4, Fenouillas et al., 2021).



La problématique de ces invasions n'est pas uniquement une affaire réservée aux naturalistes et aux gestionnaires de la Nature, mais fait intervenir d'autres acteurs du territoire (monde économique, population, ...) (Cybèle, 2018). Cela peut être illustré par exemple par le cas de *Psidium cattleianum*, appelée Goyavier, une espèce exotique envahissante majeure à La Réunion, qui est même reconnue



parmi les 100 espèces les plus invasives au monde (Lowe et al., 2000 ; Macdonald et al., 1991 ; Tassin et al., 2006). Deux perceptions se croisent autour de cette espèce, d'une part, la reconnaissance de sa menace pour la biodiversité réunionnaise, d'autre part, celle de ses services d'approvisionnement et culturels (intérêt alimentaire/gastronomique des fruits, ébénisterie, fête annuelle du Goyavier, ...) (Minatchy et al., 2017).

### 1.2.3 Changement climatique

Le changement climatique pourrait également amplifier la transformation des habitats et les invasions biologiques, notamment dans les îles (Loope & Giambelluca, 1998 ; Segan et al., 2016). Quelques études insulaires présentent des modélisations des effets du changement climatique sur la perte de la biodiversité. Tel est le cas de ceux de Pouteau et al. (2010), sur l'île de Tahiti (Polynésie Française) où une augmentation de 3,1°C en 2100 entraînerait la disparition de la zone subalpine (milieu rare dans les îles, Juvik et al., 2014), la fragmentation de la forêt de montagne nuage et l'expansion des espèces exotiques envahissantes. À La Réunion, à notre connaissance, il n'y a pas encore de modélisation similaire publiée. Toutefois, des travaux sur le sujet existent avec pour modèles biologiques, les bryophytes et fougères dans la végétation subalpine et en forêt tropicale humide de montagne (*e.g.* Ah-Peng et al., 2014).

## 1.3 Moyens pour reconquérir la biodiversité

Mieux comprendre les menaces sur la biodiversité contribue à mieux appréhender les moyens pour la reconquête de la biodiversité.

### 1.3.1 Végétaliser voire restaurer les zones dégradées face aux transformations d'habitats

Il existe plusieurs trajectoires en vue de reconquérir la biodiversité, dont celles décrites sur la Figure 5 (Bradshaw, 1984 ; Dobson et al., 1997) :

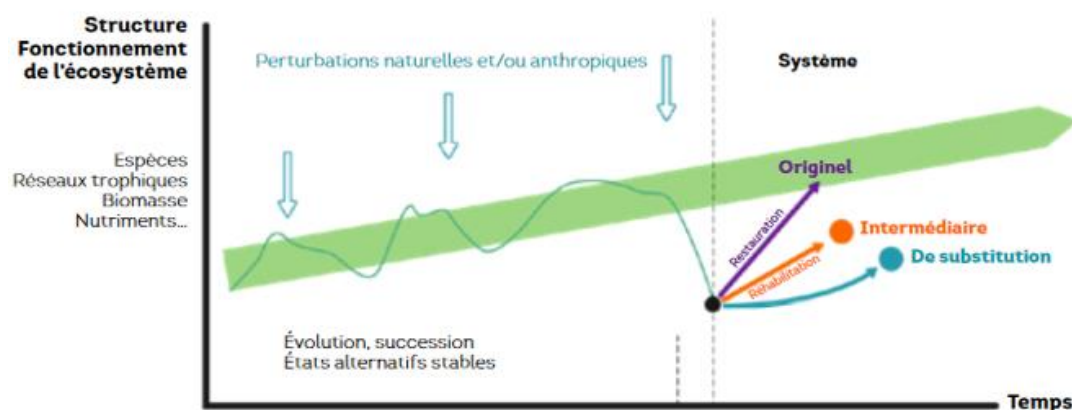


Figure 5 : Trajectoires en fonction de l'état de l'écosystème ciblé (Bradshaw, 1984 ; Dobson et al., 1997 ; Porteret et al., 2017)

- La restauration écologique** présente plusieurs définitions dont celle la plus reconnue qui est « le processus d'assistance au rétablissement d'un écosystème qui a été dégradé, endommagé ou détruit » (SER, 2004). Cette définition fait écho à une autre mentionnée en 1987, qui précise la nature de cette restauration, « Biologically. Structurally. Functionally » (Martin, 2017). Dans la convention sur la Diversité Biologique en 2016, il est également précisé, que la restauration écologique est « un moyen de soutenir la résilience des écosystèmes et de préserver la biodiversité » (CBD, 2016). Martin en 2017 propose de compléter ces définitions en ajoutant les notions de services écosystémiques fournis à l'Homme.

*Par exemple, les programmes LIFE+ COREXERUN (2009-2014) et Forêt sèche (2014-2020) à La Réunion affichent la dénomination de restauration écologique d'une forêt tropicale semi-sèche à la Grande Chaloupe (LIFE+ COREXERUN, 2009 ; LIFE+ Forêt sèche, 2014).*

- La réhabilitation**, se réfère initialement à l'écosystème historique, tout comme pour la restauration écologique, mais les stratégies de réparation et la finalité diffèrent. La réhabilitation vise davantage la réparation des processus, des fonctions essentielles et des services écosystémiques, plutôt que l'intégrité biotique et structurelle par rapport à l'écosystème originel (Le Floc'h & Aronson, 1995 ; L'Huillier et al., 2010).

*Par exemple, le projet « Réhabilitation des écosystèmes insulaires » (Fonds Français pour l'Environnement Mondial) était une action de réhabilitation écologique aux Seychelles ambitionnant l'éradication des espèces exotiques envahissantes et la réintroduction d'espèces endémiques menacées (Asconit Consultants et al., 2010).*

- **La revégétalisation** consiste à la reconstitution d'un couvert végétal d'une zone dénudée due à une dégradation et à une transformation d'origine anthropique et/ou naturelle (cyclones, ...) (L'Huillier et al., 2010).
- **La substitution/le remplacement** consiste à remplacer la couverture végétale préexistante par une autre (L'Huillier et al., 2010).
- Ces deux derniers termes peuvent être également dans certains cas, mis en relation avec **la réaffectation**, qui consiste à attribuer un nouvel usage à la zone dégradée (par exemple, (ré)aménagement agricole, paysager, ...) (Le Floch & Aronson, 1995 ; Porteret et al., 2017)

*Par exemple, le projet ENDEMIEL de la commune du Tampon (projet rattaché à ce travail de thèse) pourrait entre autres être associé aux trois derniers termes en fonction de la zone du projet. Sa description sera abordée plus loin dans cette introduction générale.*

### 1.3.2 Éviter les espèces exotiques au potentiel invasif

Dans le cas d'une opération de revégétalisation, y compris dans le paysage urbain et péri-urbain, l'aménageur peut avoir le choix entre deux grandes catégories d'espèces : celles indigènes et endémiques ou celles exotiques.

L'utilisation des plantes exotiques peut présenter différents avantages, tels qu'une large gamme de choix et de disponibilité d'espèces en pépinière ainsi que leur croissance rapide par rapport à celles indigènes (CIRAD FORÊT, 1993-2000, données non publiées). Néanmoins, leur potentiel invasif est reconnu par la communauté scientifique comme étant le premier facteur de la perte de biodiversité à La Réunion (Bell et al., 2003 ; Macdonald et al., 1991 ; Soubeyran et al., 2014).

Afin d'inciter l'utilisation privilégiée d'espèces d'indigènes et endémiques de La Réunion, la Démarche Aménagement Urbain et Plantes Indigènes est un exemple d'initiative portée par le Conservatoire Botanique National de Mascarin et ses partenaires (Cuidet et al., 2018 ; DAUPI, 2014). Ce projet a pour but d'apporter des outils techniques et scientifiques aux professionnels chargés de la végétalisation des espaces urbains et péri-urbains mais aussi par extension des espaces verts, ruraux et routiers.

Le levier réglementaire peut être également actionné comme l'application de l'arrêté ministériel du 1<sup>er</sup> avril 2019 relatif à la prévention de l'introduction et de la propagation des espèces exotiques envahissantes sur le territoire de La Réunion, qui concerne 153 espèces. Au sein de l'évaluation environnementale de projets (dossier réglementaire), la lutte contre les espèces exotiques envahissantes et le respect de la démarche DAUPI peuvent être également intégrés en tant que mesures d'évitement et de réduction d'impacts de projet sur l'environnement. Tel est le cas du projet

de raccordement électrique EDF de la future unité de production « RunEVA », selon l'avis délibéré de la Mission régionale de La Réunion du 09 novembre 2021 (MRAe Réunion, 2021).

### 1.3.3 Privilégier les espèces indigènes et endémiques adaptées au climat local

Utiliser des espèces indigènes et endémiques, c'est aussi privilégier des espèces globalement plus résistantes aux cyclones ou autres aléas climatiques à La Réunion par rapport aux espèces exotiques (Tassin & Hermet, 1994). C'est aussi, optimiser l'entretien de ces plantations, en limitant l'arrosage, dans des espaces à fortes contraintes, tels que les espaces urbains (LEU REUNION, comm. pers.).

Afin de maximiser le succès de plantations indigènes et endémiques, il est primordial de bien connaître les conditions environnementales du site, dont le climat. Cela conditionne le choix de la palette végétale (Delnatte, 2017). Plus précisément, l'intégration d'espèces indigènes doit tenir compte de ses exigences écologiques vis-à-vis des facteurs climatiques (précipitations, ensoleillement, température, vents, ...) en relation avec les facteurs édaphiques (type de sols, milieu biologique, ...) (Cadet, 1977).

### 1.3.4 Mettre en œuvre des moyens de reconquête par la Recherche-Action

*« Accroître le savoir par l'action et rendre l'action plus efficace par le savoir »*

*(Isabelle Amsallem, Mémento du forestier tropical, Mille et al., 2015)*

La Recherche-Action peut se définir « comme étant à la fois, une recherche impliquée pour former et transformer ; une recherche impliquée pour se former et (se) transformer » (Saint-Luc, 2014). Elle repose sur quatre principes fondamentaux (Mille et al., 2015) :

- (1) Une volonté de changement par des non chercheurs, qui s'associe à l'intention de la recherche par des chercheurs ;
- (2) Un objectif double en faveur de la résolution d'un problème et de l'avancement de la recherche fondamentale ;
- (3) Un travail conjoint des chercheurs et des acteurs de terrain ;
- (4) Un cadre éthique négocié et accepté par tous.

Tel peut être le cas des projets en faveur de la reconquête de la biodiversité. D'un côté, les acteurs de terrain en milieu insulaire tropical se heurtent souvent à des verrous techniques aux étapes de multiplication, de production massive et d'installation des espèces indigènes et endémiques. De l'autre, certains chercheurs font le constat du manque de connaissances fondamentales dans la discipline de l'écologie des semences, en particulier dans les îles (Figure 6).

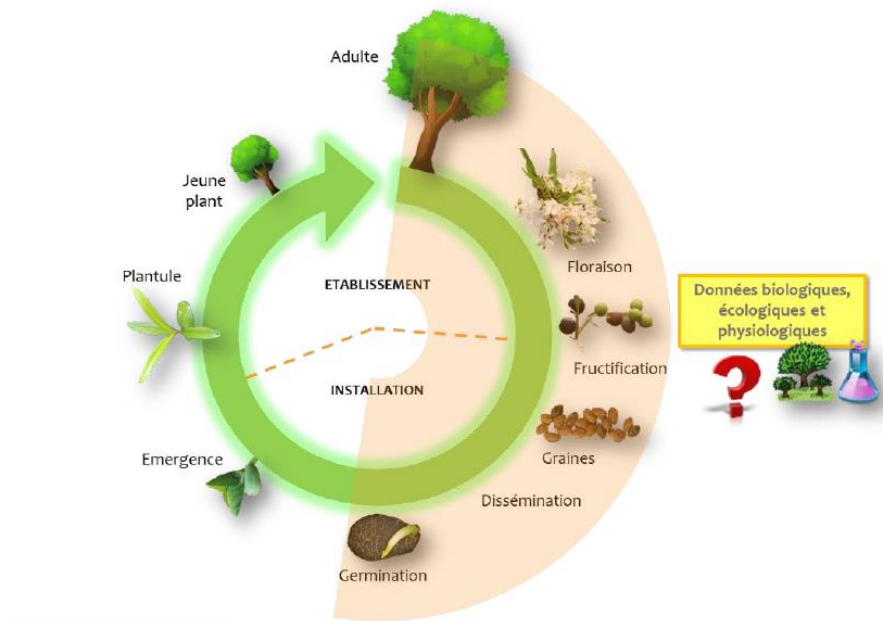


Figure 6 : Cycle de régénération d'espèces indigènes (Leperlier, 2019)

## 2. L'écologie des semences, une Recherche-Action en milieu insulaire tropical

### 2.1 L'écologie des semences

« Ecologie » venant du grec « οἶκος prononcé oikos » (maison) et « λόγος prononcé logos » (discours), se réfère à la science de l'habitat. Haeckel est souvent reconnu comme étant le créateur du terme « écologie » (Debourdeau, 2016) :

« Nous entendons par écologie la science des relations des organismes avec le monde environnant, auquel nous pouvons rattacher toutes « les conditions d'existence » au sens large. [...] » (« Generelle Morphologie der Organismen », Morphologie générale des organismes en allemand, 1966).

« Semence » vient du grec « σπέρμα, prononcé sperma », se définit dans un dictionnaire comme « une graine, ou autre partie d'un végétal, apte à former une plante complète après semis ou enfouissement » (Éditions Larousse, 2002, version web). Dans notre étude, nous nous concentrons plus précisément sur les graines.

De manière conceptuelle, une graine est constituée d'une enveloppe protectrice d'origine maternelle, la testa (formée par les téguments durcis et desséchés), entourant un tissu de réserves nutritives de nature variable (e.g. l'albumen) et l'embryon (Fenner & Thompson, 2005).

*« Une graine contient une plante en miniature (plantule) qui vit au ralenti, protégée par une enveloppe. Elle renferme des réserves de nourriture qui lui permettront de germer si les conditions sont favorables. »*

*La plantule peut alors grandir, et quand elle sera adulte, elle donnera à son tour des graines. » (Cartel, école de botanique, Paris).*

---

**Ainsi, l'écologie des semences, c'est étudier des semences dans leur environnement.**

Le champ d'étude peut être très large, avec plusieurs échelles (espèce, population, moléculaire, ...). Dans notre cas, nous nous focaliserons dans cette partie sur trois « grandes échelles ou phases » :

- (1) Les semences dans son environnement maternel (stades phénologiques, maturité des fruits, ...)** ;
- (2) Les semences dans un environnement artificiel avec une visée de stockage et conservation, post-récolte (comportement à la conservation)** ;
- (3) Les semences lors la germination, phase cruciale dans la régénération des plantes à fleurs (stratégies de germination, dormances, ...).**

Nous nous attacherons, dans la mesure du possible, à apporter des études de cas insulaires tropicaux.

---

## 2.2 Les semences sur le pied-mère

On entend par « environnement maternel », les graines encore associées au pied-mère/individu porte-semences dans leur aire naturelle.

### 2.2.1 Reconnaissance du fruit et de la graine et de leur stade de maturité

Dans certains cas, avant même de pouvoir identifier le stade de maturité, il s'agit d'être capable d'identifier le fruit et la graine. Par exemple, à La Réunion, les données morphologiques de tous les fruits et graines des espèces de l'étage subalpin ne sont pas disponibles (Bossier et al., 1976).

Bien identifier la maturité des graines conditionne le succès de multiplication des espèces indigènes et endémiques (Boutherin & Bron, 2013 ; Hay & Smith, 2003). Une graine peut être considérée comme mature quand elle est apte physiologiquement à germer (en considérant également la présence potentielle d'une dormance). La maturité d'une ou des graine(s) est généralement synchronisée avec celle du fruit (Schmidt, 2000).

Plusieurs indicateurs se distinguent en fonction de l'espèce, à condition de l'avoir identifié (Tableau 1, Baskin & Baskin, 2014 ; Hay & Smith, 2003 ; L'Huillier et al., 2010 ; Sarrailh et al., 2007) :

Tableau 1 : Indicateurs de maturité et étude de cas insulaires

Indicateurs	Exemple d'espèces (localisation)	Statut	Caractéristiques	Références
<b>Changement de couleur</b>	<i>Dodonaea viscosa</i> (L.) Jacq (Figure 7a)	Indigène <i>e.g.</i> Nouvelle-Calédonie, Hawaï, La Réunion	Vert > jaune > rose > pourpre > rouge-brun > <b>marron avec des graines noires</b>	L'Huillier et al., 2010 ; Sarrailh et al., 2007
<b>Texture</b>	<i>Pleioluma sebertii</i> (Pancher) Swenson & Muzinger	Endémique Nouvelle Calédonie	<b>Texture molle</b> à maturité (+ apex du fruit orange voire rouge)	Ititiaty, 2019
<b>Accroissement de la taille des fruits</b>	<i>Ficus lateriflora</i> Vahl (Figure 7b)	Endémique Maurice et Réunion	<b>Accroissement progressif de la taille</b> du fruit accompagné d'un changement de couleur, vert > rouge-brun	Sarrailh et al., 2007
<b>Dispersion des fruits et graines</b>	<i>Mimusops balata</i> (Aubl.) C.F. Gaertn.	Endémique Maurice et Réunion	<b>Dispersion barochore</b> depuis la perte totale de la zoochorie, avec une récolte au sol	Sarrailh et al., 2007

Ces indicateurs ne sont pas indépendants (exemple, la taille des fruits et le changement de couleur). Dans le Tableau 1, les exemples sont séparés à titre illustratif. Ces indicateurs ne sont pas exhaustifs. À cela peuvent s'ajouter d'autres indicateurs tels que la diminution de la teneur en eau dans les graines (Hay & Smith, 2003).

**(a) Changement de couleur chez *Dodonaea viscosa***



**(b) Accroissement de la taille des fruits de *Ficus lateriflora***



Figure 7 : Deux indicateurs de maturité (a) Changement de couleur chez *Dodonaea viscosa* (à gauche, fruits immatures de couleur verte et à droite, fruits matures de couleur marron) et (b) Accroissement de la taille des fruits de *Ficus lateriflora* avec changement progressif de couleur, le troisième fruit à droite correspond au fruit mature (Photos : Antoine FRANCK, CIRAD)



Néanmoins, tous ces indicateurs peuvent être soumis à des variations pour une espèce telles que celles entre populations, entre individus d'une même population, sur un même individu, sur une même infrutescence, et dans le temps (L'Huillier et al., 2010 ; Sarrailh et al., 2007).

### 2.2.2 Suivis phénologiques

Les suivis phénologiques permettent également de suivre ces indicateurs de maturité des graines et des fruits.

Par définition, la phénologie est l'étude de phases de développement périodiques, influencées par l'environnement, dont les variations de température (Fenner, 1998 ; Schwartz, 2013). Plusieurs phénophases peuvent être observées telles que le débourrement (*i.e.* développement des bourgeons végétatifs et floraux), la feuillaison, la floraison, la fructification, la dispersion des graines et la germination (Fenner, 1998). Ces observations sont réalisées sur plusieurs années, avec une analyse en générale en fonction des facteurs climatiques (Chuine et al., 2004). Pour cela, les techniques d'observation tendent à évoluer vers de nouveaux outils technologiques (caméra, analyse d'image satellite, ...) (Jean, 2017 ; Piao et al., 2019)

Les suivis phénologiques permettent de manière non exhaustive de :

- **Mieux comprendre les interactions entre espèces mais aussi à l'échelle des communautés** (Fenner, 1998). Par exemple, Rasoloarijao (2018) a étudié la floraison d'espèces indigènes et endémiques de La Réunion au sein de la forêt humide tropicale de basse altitude de Mare Longue. Ces données sont mises en relation avec le comportement de butinage de l'abeille mellifère, *Apis mellifera unicolor* Latreille.
- **Etudier les patterns climatiques par l'intermédiaire des phénophases en tant que bioindicateurs** (Chuine et al., 2004).

*« Instruisez-vous par une comparaison tirée du figuier. Dès que ses branches deviennent tendres, et que les feuilles poussent, vous connaissez que l'été est proche. » (Bible, évangile de Marc, chapitre 13 verset 28, version Louis Segond 1910)*

Cela est particulièrement pertinent dans un contexte de changement climatique pour l'observation de ses effets sur la biodiversité et son évolution (Cleland et al., 2007 ; Lebourgeois et al., 2006 ; Piao et al., 2019).

- **Dresser des calendriers de récolte de semences en vue de production d'espèces indigènes** (Delnatte, 2017 ; Ititiaty, 2019 ; L'Huillier et al., 2010 ; Sarrailh et al., 2007 ; Zongo, 2010)
- ... et des calendriers de floraisons pour les apiculteurs (Triolo, 2009).

En milieu tropical, il existerait une grande diversité de patterns phénologiques (continus, périodiques) (Newstrom et al., 1994). Les forêts tropicales humides de basse altitude seraient particulièrement concernées.

Des études phénologiques en milieu insulaire tropical sur des espèces indigènes ont été menées par exemple à Hawaï (Berlin et al., 2000), à Madagascar (Bollen & Donati, 2005), en Nouvelle-Calédonie (Derroire et al., 2008 ; Ititiaty, 2019) et à La Réunion (Sarrailh et al., 2007). Toutefois, ces données phénologiques en milieu insulaire restent fragmentaires par rapport au milieu continental (Frankie et al., 1974 ; van Schaik et al., 1993).

Les espèces tropicales insulaires peuvent également être soumises à des variations de patterns phénologiques à plusieurs niveaux (sous-espèce, population, habitats, ...). Tel est le cas d'*Aphloia theiformis*, présente dans le Sud-Est de l'Afrique, à Madagascar, aux Comores, dans l'archipel des Mascareignes et aux Seychelles (Boulet, 2020). Le Tableau 2 montre que la floraison est discontinue pour la sous-espèce aux Seychelles, contrairement aux forêts tropicales à La Réunion. L'espèce dans la forêt semi-sèche réunionnaise présente également une floraison discontinue.

Tableau 2 : Floraison par mois aux Seychelles et à La Réunion

Ile	Étage de végétation	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Seychelles <sup>1</sup>	Forêt de montagne et crête montagneuse (> 500 m)												
La Réunion <sup>2</sup>	Forêt semi-sèche	?	?	+		+			+				?
	Forêt tropicale de montagne		+			+			+				
	Forêt tropicale humide de basse altitude		+			+			+				

<sup>1</sup>*Aphloia theiformis* subsp. *madagascariensis* var *seychellensis* (Hansen & Laboudallon, 2016), <sup>2</sup>*Aphloia theiformis* (Vahl) (Triolo, 2009), les lettres (J à D) désignent les mois de l'année, gris : floraison, + : pic de floraison et ? : pas de données

## 2.3 Longévité et comportement à la conservation

### 2.3.1 Terminologie et typologie

La longévité écologique est l'intervalle entre la maturation des graines, leur dissémination jusqu'à la germination ou la mort dans le sol, sous l'influence de facteurs endogènes et exogènes (Hong & Ellis, 1996 ; Long et al., 2015 ; Ordoñez-Salanueva et al., 2017).

La longévité potentielle est, quant à elle, la durée maximale de la viabilité de graines dans des conditions optimales de stockage (De Vitis et al., 2020 ; Hong & Ellis, 1996).

Cette longévité est conditionnée par des paramètres fondamentaux tels que la température de stockage, la teneur en eau des graines et la proportion en oxygène (Chau et al., 2019 ; Hong & Ellis, 1996 ; Kanazawa et al., 2015 ; Pammenter & Berjak, 1999). Les graines peuvent alors présenter des capacités de conservation différentes, en fonction de leur niveau de tolérance à la dessiccation. Peuvent ainsi exister des graines orthodoxes, récalcitrantes ou intermédiaires (Figure 8, Hong & Ellis, 1996) :

- Une graine orthodoxe possède une tolérance à la dessiccation, jusqu'à de faibles teneurs en eau (2 à 5 %), un stockage possible à de basses températures (jusqu'à -20°C) pendant de longues périodes (plus de 10 ans) (Hong & Ellis, 1996 ; Leperlier, 2019). Les graines répondent également aux normes conventionnelles de banques de semences avec une dessiccation possible à  $15 \pm 3$  % d'humidité relative (RH) et un stockage à  $-18 \pm 3$  °C (FAO, 2014).
- À l'inverse, une graine récalcitrante ne tolère pas une dessiccation entre 30 % et 65% et ne résiste pas aux faibles températures, notamment négatives. La température optimale de conservation est estimée à 15 °C. La longévité est de l'ordre de quelques mois (3 à 6 mois après dispersion) (Hong & Ellis, 1996 ; Pammenter & Berjak, 1999).
- Si une graine ne répond pas aux définitions de graine récalcitrante ou orthodoxe, une troisième catégorie de graine « intermédiaire » peut être considérée (Ellis et al., 1990 ; Luo et al., 2012 ; Mai-Hong et al., 2006). Différents types peuvent être distingués dont les graines à vie courte (perte de viabilité à -18°C entre 1 et 5 ans) ou encore celles sensibles au froid négatif (-18°C) mais pas à celui positif (5°C) (Chau et al., 2019 ; Ellis et al., 1990 ; Hong & Ellis, 1996).

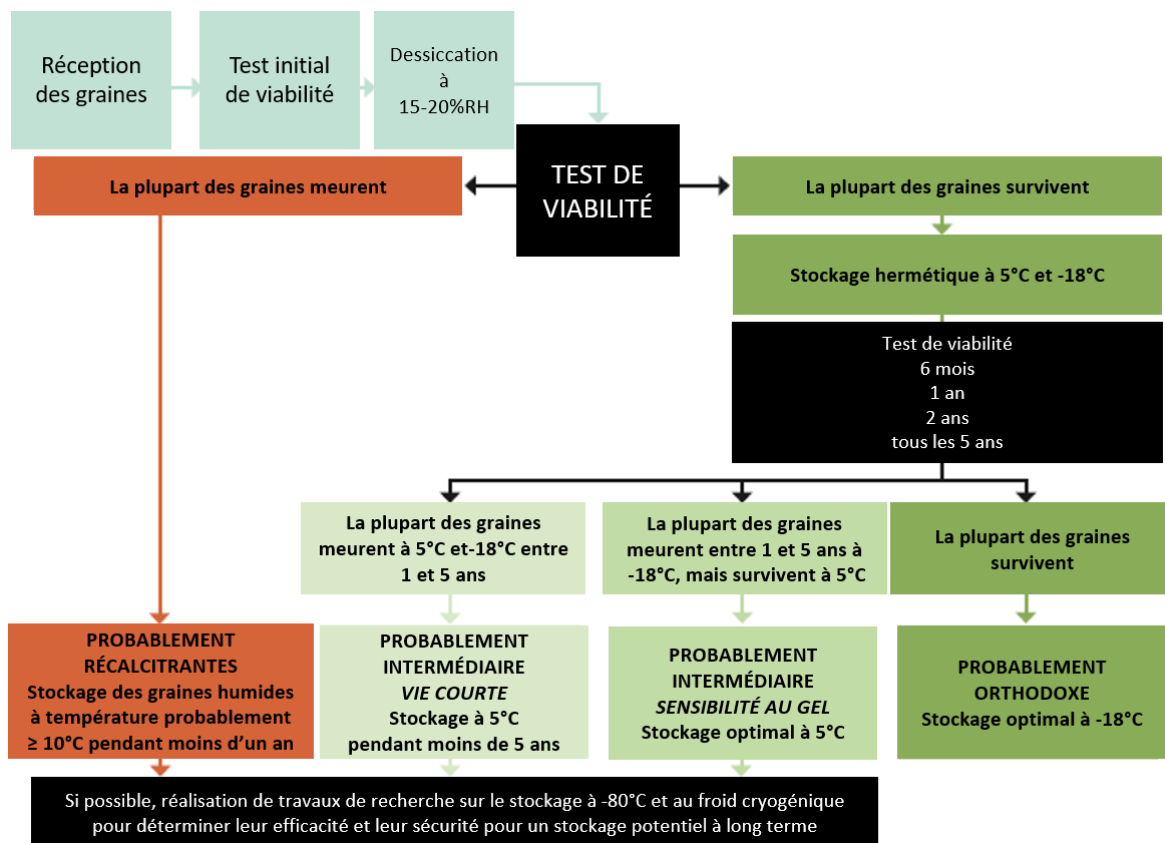


Figure 8 : Protocole de détermination du type de comportement à la conservation, traduit de Chau et al. (2019), De Vitis et al. (2020) et Hong & Ellis (1996)

### 2.3.2 Distribution des patterns selon l'approche

Mieux connaître ce comportement à la conservation revêt d'une importante capitale quant à la conservation des espèces et de leurs semences, en particulier pour celles menacées (De Vitis et al., 2020). Dans le monde, à cause de leur comportement récalcitrant, environ 20% à 40% des espèces menacées (en fonction de la catégorie de la liste rouge IUCN) seraient concernées par l'impossibilité de stockage *ex situ* (Wyse et al., 2018). La question se pose également sur des espèces d'importance économique, comme *Coffea arabica* possédant des graines intermédiaires dont les conditions de stockage doivent être adaptées précisément (Dussert et al., 2012).

L'identification de ce comportement est donc primordiale et peut également s'appuyer sur les différents patterns potentiels de distribution, qui semblent se dessiner :

- Par zone bioclimatique : La majorité des Angiospermes présente des graines orthodoxes, à l'exception d'environ 8% d'entre elles, qui se trouvent en particulier dans les régions tropicales (Tweddle et al., 2003).

- Par habitat : les espèces forestières de zones sèches présenteraient une majorité d'espèces à graines orthodoxes (Khurana & Singh, 2004). Quant à celles des forêts humides, les non-pionnières seraient majoritairement à graines récalcitrantes, contrairement aux pionnières (Baskin & Baskin, 2014 ; Khurana & Singh, 2001 ; Tweddle et al., 2003 ; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1993).

*Par exemple, une étude en Nouvelle-Calédonie sur 407 espèces a montré que ces dernières présentaient majoritairement des graines orthodoxes, en particulier chez les espèces dans le maquis miniers (95% des espèces du milieu) et moins représentées en forêt dense humide (66%) (Ititiaty et al., 2020).*

- Par groupe taxonomique : une famille ou un genre donné présente en général des espèces avec le même comportement à la conservation (Wyse & Dickie, 2018). Néanmoins, des variations de comportement comme le niveau de tolérance à la dessiccation peuvent être observées pour quelques espèces d'un même genre (Hong & Ellis, 1996). Selon Tompsett (1983), les espèces à graines récalcitrantes d'*Araucaria* originaires de Nouvelle-Calédonie seraient plus tolérantes à la dessiccation que celles originaires de l'Amérique du Sud ou de l'Australie.

*Par exemple, une étude sur la longévité ex situ sur 295 espèces indigènes d'Hawaï a identifié quatre familles (Campanulacaceae, Cyperaceae, Rubiaceae et Urticaceae) avec la caractéristique commune d'avoir des graines présentant une sensibilité aux températures négatives avec une mortalité à -18°C, (Chau et al., 2019).*

- Par trait d'histoire de vie : des traits de dispersion seraient associés à un comportement à la conservation.

*Par exemple, en Nouvelle-Calédonie, les travaux d'Ititiaty en 2019 ont montré que sur 70 espèces étudiées, les graines récalcitrantes étaient associées à un trait de dispersion zoochore et à une dormance.*

## 2.4 Germination

Par définition, la germination est une suite d'événements commençant par l'absorption de l'eau par la graine sèche quiescente et se terminant par l'élongation de l'axe embryonnaire (Bewley & Black, 1994). Plus précisément, l'absorption de l'eau par la graine conduisant à la germination se compose de trois phases (Bewley, 1997 ; Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006) :

- La phase I : L'imbibition où l'absorption d'eau est rapide et intense, jusqu'à ce que toutes les cellules soient hydratées (Bewley, 1997 ; Nonogaki et al., 2010).

- La phase II : Après l'imbibition, l'absorption de l'eau est très limitée (phase plateau). L'activité métabolique et respiratoire reprend progressivement (Bewley, 1997).
- La phase III : La reprise de l'absorption de l'eau est accompagnée de l'élongation de l'embryon, due à la multiplication cellulaire et de nouvelles molécules primordiales (protéines, ...). Par la suite, la radicule (structure de l'embryon) pénètre les structures du tégument pour émerger de la graine (Bewley, 1997). Ceci marque la fin de la germination visible.

Différents facteurs peuvent interférer dans ce processus de germination tels que :

- Des facteurs exogènes (liés à l'environnement) : la disponibilité en eau, en azote, en oxygène, la température, et la qualité de la lumière, ... (Dechaine et al., 2009 ; Obroucheva et al., 2017 ; Seo et al., 2009 ; Yan & Chen, 2020).
- Des facteurs endogènes relatifs à la graine : la conformation physique, le patrimoine génétique, la longévité et le comportement à la conservation de la graine, la composition chimique et hormonale, ... (Baskin & Baskin, 2014 ; Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006 ; Lympelopoulos et al., 2018 ; Seo et al., 2009 ; Shu et al., 2015).

#### 2.4.1 Dormance

Quand la germination n'a pas lieu, cela peut être dû à une perte de viabilité ou bien à la présence d'une dormance (Baskin & Baskin, 2014). Une dormance peut être définie comme une condition interne de la graine viable empêchant sa germination dans des conditions d'humidité, thermiques et gazeuses considérées favorables (Benech-Arnold et al., 2000 ; Bewley, 1997). La dormance peut également être une stratégie de réponse face à des conditions environnementales qui pourraient être défavorables à un temps donné et une stratégie de protection pour favoriser la dissémination spatiale (par le vent, les animaux, l'eau, ...), l'installation et l'établissement des plantules (Philippi, 1993 ; Rajon et al., 2009).

Un système de classification de la dormance des graines distingue cinq types de dormances (Baskin & Baskin, 2004). Cette classification peut être subdivisée en trois catégories, les dormances endogènes, exogènes et combinées :

(1) **Parmi les dormances endogènes ou dormances embryonnaires**, il existe :

- (1.1) **La dormance physiologique (PD)** : La germination est empêchée par un mécanisme inhibiteur physiologique. Ce type de dormance est le plus commun chez les Gymnospermes et les grands clades d'Angiospermes (Baskin & Baskin, 2004). Cette dormance présente trois niveaux : profonde, intermédiaire et non profonde.

Il est à noter que la dormance chimique (présence d'inhibiteurs dans le péricarpe et/ou tégument de la graine, *e.g.* ABA, acides phénoliques, tannins, ...) et mécanique (fruit à endocarpe dur) reconnues par Nikolaeva (1969) ont été regroupées dans cette catégorie. Ce choix de Baskin & Baskin (2004) est justifié par le fait que la majorité des espèces concernées présentent ce type d'inhibition au niveau du fruit et/ou du tégument de la graine, mais c'est une dormance physiologique au niveau de l'embryon qui doit être levée pour la germination de la graine.

*Exemple d'espèce insulaire tropicale : Heteropogon contortus, espèce clef des savanes réunionnaises. Une solution d'eau infusée à la fumée permet de lever la dormance et la photosensibilité de l'espèce (Leperlier et al., 2019).*

- (1.2) **La dormance morphologique (MD)** : l'embryon n'a pas atteint son stade final de développement, qui s'achève avec le temps après déconnexion avec la plante mère et dispersion (Baskin & Baskin, 2004 ; Jaganathan, 2020).

*La composante morphologique est représentée dans la partie dormance morpho-physiologique (MPD).*

- (2) **Les dormances exogènes ou dormances tégumentaires** (liées à la surface externe de la graine) sont, quant à elles :

(2.1) **La dormance physique (PY)** : le tégument de la graine ou la paroi du fruit est imperméable à l'eau, par exemple, chez certaines espèces de Malvaceae ou *Ipomoea pes-caprae* (Figure 9), une liane littorale pantropicale (Leperlier, 2019 ; Leperlier et al., 2020).



Figure 9 : Chronoséquence reconstruite d'*Ipomoea pes-caprae*, avec en haut dans le sens inverse d'une aiguille d'une montre, la graine sans traitement (taille moyenne :  $13,04 \pm 0,59$  mm, (Leperlier, 2019)) > la graine scarifiée > la fracture du tégument > l'émergence de la radicule > l'émergence partielle des cotylédons > l'émergence complète des cotylédons (Photos : Antoine FRANCK, CIRAD)

### (3) Les dormances combinées :

(3.1) **La dormance morpho-physiologique (MPD)** : l'embryon n'a pas atteint son stade final de développement. Par ailleurs, une composante physiologique s'ajoute à la dormance de la graine (Baskin & Baskin, 2004 ; Jaganathan, 2020). Il existe neuf niveaux de dormance MPD, divisés en deux grandes catégories : simple et complexe (Baskin & Baskin, 2014). La catégorie simple correspond aux graines, dont l'embryon se développe dans des conditions de stratification dite chaude à une température supérieure ou égale à 15°C. À l'inverse, pour la catégorie complexe, la gamme de température favorable au développement de l'embryon est comprise entre 0 et 10°C (Baskin & Baskin, 2014).

*Exemple d'espèce insulaire tropicale : Amborella trichopoda, espèce endémique de Nouvelle-Calédonie (forêt humide) avec une dormance MPD non profonde simple. Les graines nécessitent une stratification à  $25^{\circ}\text{C} \pm 4^{\circ}\text{C}$  pendant environ 90 jours (Figure 10, Fogliani et al., 2017).*



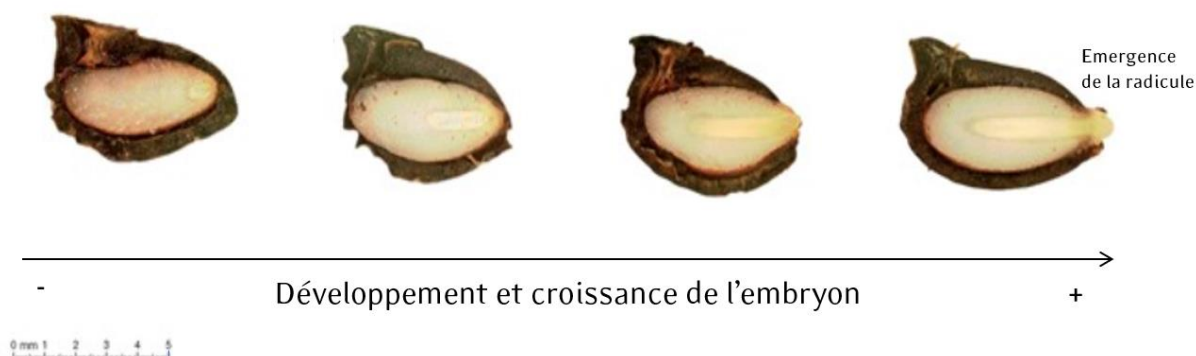


Figure 10 : Croissance et développement de l'embryon jusqu'à la germination sur *Ambrella trichopoda*, adapté de Fogliani et al. (2017)

(3.2) **La dormance combinée (PY + PD)** : les graines présentent un tégument imperméable à l'eau (comme PY) en plus de combiner une dormance physiologique de l'embryon (par exemple, chez *Geranium* et *Trifolium* (trèfles)) (Baskin & Baskin, 2014 ; Baskin & Baskin, 2004).

Selon la dormance, des techniques de levée peuvent être appliquées pour induire la germination, mimant les procédés en milieu naturel (Annexe 1, Kildisheva et al., 2020).

#### 2.4.2 Exigences à la lumière

##### Typologie

Chez certaines espèces, la lumière peut conditionner le processus de germination (Baskin & Baskin, 2014 ; Flores et al., 2011 ; Leperlier et al., 2018). Néanmoins, le moment de son action dans le processus de germination est discuté (Baskin & Baskin, 2014).

Plusieurs niveaux de besoin en lumière aussi appelé « photosensibilité » existent (Tableau 3) :

Tableau 3 : Typologie de photosensibilité et exemples d'espèces

Typologie de sensibilité à la lumière pour la germination		Exemple d'espèces	Références
Exposition	Implication sur la germination		
Lumière (L)	Germination uniquement à la lumière → Photosensibilité positive	<i>Weinmannia tinctoria</i> (Réunion et Maurice)	Derroire et al., 2007

Typologie de sensibilité à la lumière pour la germination		Exemple d'espèces	Références
Exposition	Implication sur la germination		
Obscurité (O)	Germination uniquement à l'obscurité → Photosensibilité négative	Chez certaines herbacées	Morgan & Lunt, 1994 in Baskin & Baskin, 2014
Lumière = Obscurité (L = O)	Germination aussi bien à la lumière qu'à l'obscurité → Photosensibilité indifférente	<i>Canavalia rosea</i> et <i>Ipomoea pes-caprae</i> (littoraux pantropicaux)	Leperlier, 2019
Lumière > Obscurité (L > O)	Germination améliorée à la lumière	<i>Ficus fistulosa</i> (forêt tropicale humide, Asie, e.g. île de Singapour)	Metcalfe, 1996
Lumière < Obscurité (L < O)	Germination améliorée à l'obscurité	<i>Hopea hainanensis</i> (île d'Hainan et Nord du Vietnam)	Wang et al., 2004 in Baskin & Baskin, 2014

Il est à noter que Takaki (2001) propose d'utiliser une classification alternative basée sur les différentes formes de phytochromes (phy), reconnus comme récepteurs majeurs de la lumière. Les phytochromes sont photoconvertibles et présentent deux formes, Pr, la forme inactive absorbant la lumière rouge à un maximum de 660 nm ou Pfr, la forme active absorbant la lumière rouge lointaine à un maximum de 730 nm (Butler et al., 1959 ; Castillon et al., 2007 ; Hartmann, 1966). Ces phytochromes sont également en interaction avec les phytohormones, avec notamment la régulation de l'acide abscissique (ABA) et la biosynthèse des gibbérellines (GAs) pour la germination (Lymeropoulos et al., 2018 ; Seo et al., 2009). La température peut être également un facteur important dans ces interactions (Lymeropoulos et al., 2018 ; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1990).

#### *Cas des graines à photosensibilité positive*

Le niveau d'exigence à la lumière augmente avec la diminution de la masse des graines et de la hauteur des pieds-mères (Flores et al., 2011 ; Milberg et al., 2000). Dans les forêts humides, les graines

requérant de la lumière pour germer pourraient rester viables à l'obscurité pendant de longues périodes jusqu'à l'accès à la lumière (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1993).

Pour les graines à photosensibilité positive, des traitements alternatifs mobilisant des gibbérellines (GA<sub>3</sub>, GA<sub>4</sub> ou GA<sub>7</sub>) ou des extraits de solutions contenant des dérivés de fumées d'origine végétale peuvent améliorer la germination des graines (Staden et al., 1995 ; Todorović et al., 2007).

### 3. L'écologie des semences au service de la reconquête de la biodiversité réunionnaise

**Des lacunes concernant ces processus demeurent encore aujourd'hui « *Germination - Still a mystery* » (Nonogaki et al., 2010), notamment en milieu insulaire tropical, comme à La Réunion.**

#### 3.1 État d'avancement synthétique de la Recherche-Action à La Réunion

À ce jour, les méthodes de multiplication de 87 espèces indigènes ont été publiées par une équipe du CIRAD (Rivière & Schmitt, 2003 ; Sarrailh et al., 2007). Elles ont été complétées par celles des itinéraires techniques de production (ITP) de DAUPI (Cuidet et al., 2018). Ces données sont toutefois incomplètes au niveau du stade optimum de récolte des fruits et des graines, du comportement à la conservation des graines et de leurs stratégies de germination. Des connaissances nouvelles, complémentaires des acquis existants, sont indispensables.

Les premiers travaux académiques ont vu le jour avec ceux de Leperlier en 2019 sur 14 espèces indigènes de La Réunion occupant les zones sèches de basse altitude (littoraux, savanes et forêt semi-sèche). Ils incluent la levée de la dormance physiologique d'*Heteropogon contortus* (Leperlier et al., 2018) et celle physique de quatre espèces de la famille des Malvaceae (Leperlier et al., 2020). Plus globalement, ces travaux ont abouti à l'identification d'un phénomène de dormance sur 12 espèces comprenant sept espèces avec des graines à dormance physique, quatre espèces avec des graines à dormance physiologique à composante mécanique et une espèce herbacée avec des graines à dormance physiologique et à photosensibilité positive.

La continuité de ces travaux s'appuie sur les demandes formulées par les acteurs du territoire (politiques, économiques, population, ...) et des projets en faveur de la biodiversité.

#### 3.2 Multiplication des actions et projets impliquant la plantation d'espèces indigènes et endémiques de La Réunion

Les espèces indigènes suscitent un intérêt grandissant auprès d'acteurs du territoire qui sont amenés à les utiliser pour au moins l'un de ses intérêts : mellifère, médicinal, ornemental et autres. Par exemple, à La Réunion, au 20 avril 2020, 20 espèces indigènes ou endémiques (et 7 autres exotiques) sont inscrites à la Pharmacopée Française (ANSM, 2021 ; Weniger, 2020).

Utiliser des plantes indigènes adaptées aux conditions environnementales locales séduit de plus en plus d'acteurs publics et privés (agriculteurs, apiculteurs, horticulteurs, ...) à La Réunion. On peut citer plusieurs initiatives exemplaires :

- À l'échelle départementale, l'opération « Bwa de Kartié », un axe du Plan départemental « 1 Million d'arbres pour La Réunion » (Département de La Réunion, 2019) ;
- À l'échelle communale, le projet « Latania » porté par la commune de la Possession (Ouest de La Réunion) visant la restauration écologique de la Ravine Balthazar et de ses lataniers rouges (*Lantania lontaroides*) (lapossession.re, 2020) ;  
À cela s'ajoute le projet ENDEMIEL de la commune du Tampon (Sud de La Réunion), lancé en 2019, qui nécessitait des connaissances apportées, en partie, par ce travail de thèse (UMR PVBMT, 2019).

Le projet ENDEMIEL ambitionne de planter massivement des espèces indigènes et endémiques de La Réunion. Son programme comprend (Figure 11) :

- La plantation de plus de 52 000 arbres le long d'un itinéraire routier existant de 36 km allant de 400 m à 1600 m et traversant plusieurs étages de végétation. La palette végétale est composée de plus de 40 espèces indigènes et endémiques d'intérêt mellifère. Ainsi, cette portion sera baptisée « route mellifère ».
- Le long de cette « route mellifère », seront créés des jardins dits « endémiques ». Ils seront des vitrines de quatre habitats naturels, selon la collectivité. Au total, plus de 9000 arbustes et arbres seront plantés, soit plus de 160 espèces indigènes et endémiques représentées.
- L'itinéraire traverse également des haltes stratégiques avec des espaces abritant des espèces indigènes et endémiques de La Réunion (jardin existant Marc Rivière, ...) mais présentant également d'autres vocations (touristiques, culturels, ...).

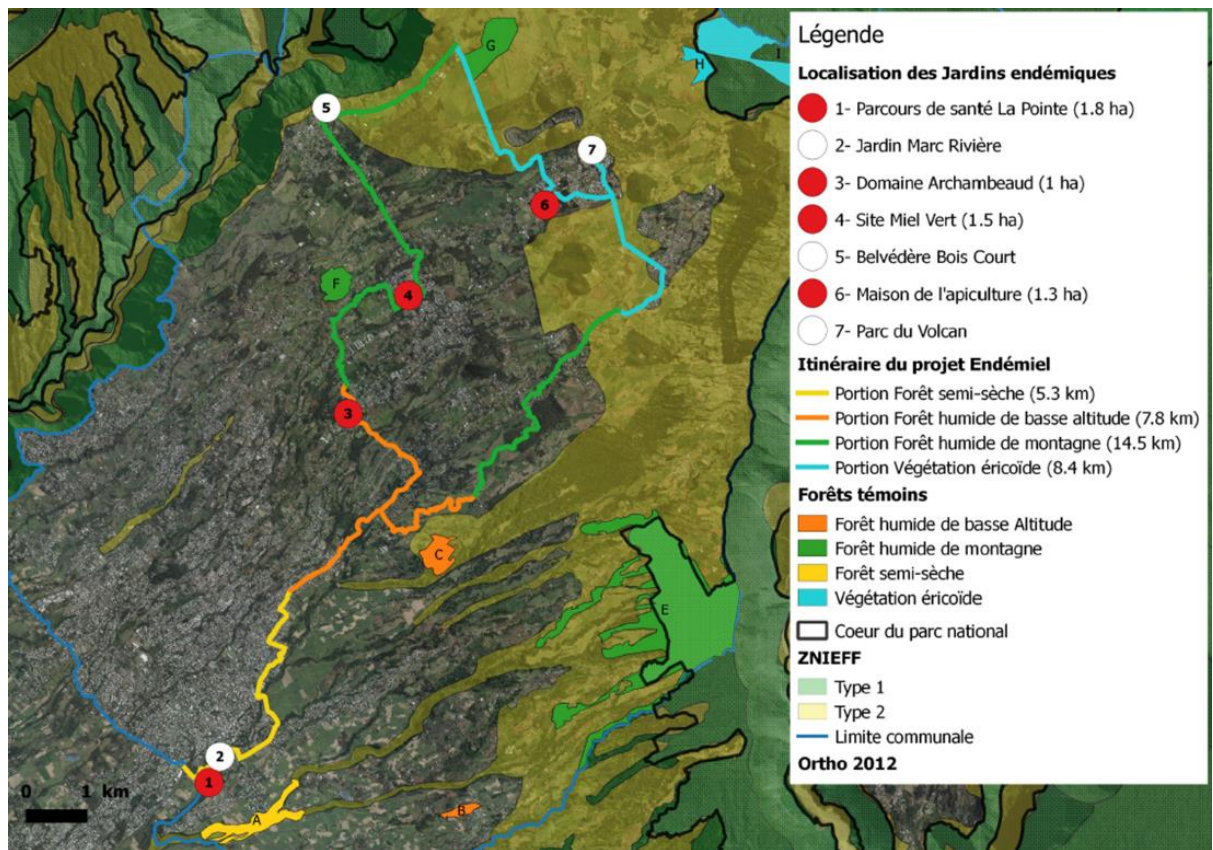


Figure 11 : Emprise du projet ENDEMIEL avec l'itinéraire routier existant et jardins endémiques (conception et réalisation : Stéphanie DAFREVILLE, commune du Tampon, 2019)

### 3.3 Contexte de la thèse

En considérant cet engouement autour des espèces indigènes et endémiques, ce projet de thèse a vu le jour en croisant deux niveaux de réflexions. D'une part, d'un point de vue académique, il s'agit de combler des lacunes de connaissances dans la discipline, d'autre part, de considérer des verrous scientifiques et techniques associés à la multiplication des espèces indigènes et endémiques de La Réunion (Figure 12).

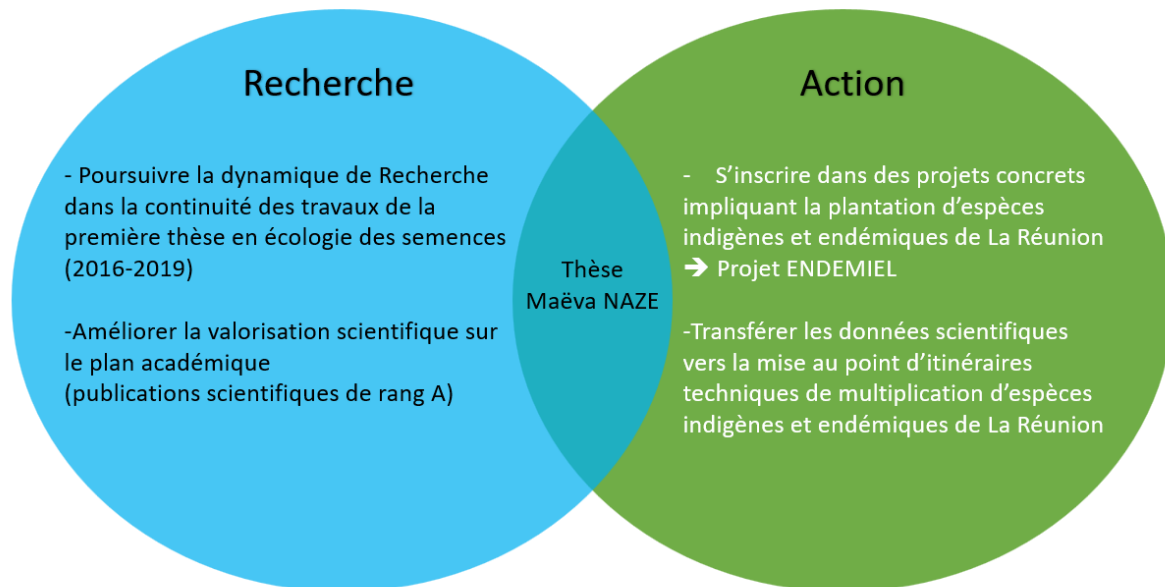


Figure 12 : Composantes de la réflexion pour la construction et la structuration du sujet de thèse

Ainsi, il s'agissait de répondre à quatre axes (Figure 12) :

**AXE 1 : Poursuivre la dynamique de Recherche dans la continuité des travaux de la première thèse en écologie des semences**

La thèse CIFRE de Leperlier (2019) était la première dans cette discipline. Les étages de végétation ciblés étaient les littoraux, les savanes sèches de basse altitude et la forêt semi-sèche.

➔ **Cette thèse poursuit les travaux en écologie des semences de l'UMR PVBMT en explorant les autres étages de végétation. Ce choix a été aussi réalisé en considérant les étages ciblés dans le projet ENDEMIEL (AXE 3 présenté ci-après).**

**AXE 2 : Améliorer la valorisation scientifique sur le plan académique (publications scientifiques de rang A)**

Les travaux de thèse de Leperlier (2019) ont permis de publier pour la première fois à La Réunion, deux publications portant sur les dormances : la première sur la levée de dormance physiologique d'*Heteropogon contortus* (Leperlier et al., 2018) et la deuxième sur la levée de dormance physique de quatre espèces de Malvaceae (Leperlier et al., 2020).

➔ **Ainsi, cette thèse avait pour ambition d'augmenter la connaissance sur les espèces indigènes de La Réunion et par conséquent le nombre très limité de publications dans la discipline à La Réunion. Ainsi, les chapitres seront présentés sous forme d'articles scientifiques.**

### **AXE 3 : S'inscrire dans des projets concrets impliquant la plantation d'espèces indigènes et endémiques de La Réunion**

Le projet ENDEMIEL était le projet principal associé à cette thèse. Dans le cadre de ce projet, la commune du Tampon souhaitait élargir sa palette végétale d'espèces indigènes et endémiques maîtrisées d'un point de vue cultural (minimum de huit nouvelles espèces) pour une production en régie dans ses pépinières communales.

En effet, la multiplication en pépinière de certaines espèces indigènes et endémiques se heurtent à des verrous techniques et scientifiques majeurs, de la récolte des semences jusqu'à l'élevage des plants (Figure 13).

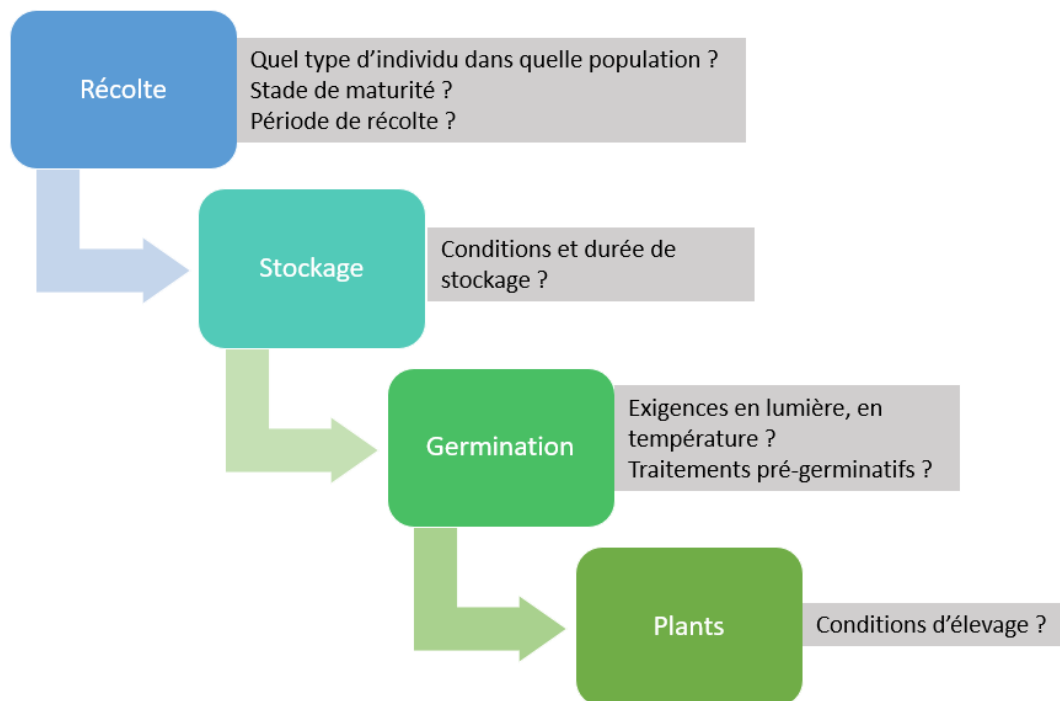


Figure 13 : Principaux verrous rencontrés dans le procédé de multiplication d'espèces indigènes en pépinière

➔ Ces verrous ont inspiré les objectifs de chaque chapitre avec (1) l'acquisition de données morphologiques et de reconnaissance de stade phénologique à l'étape de la récolte et (2) l'acquisition de données physiologiques au niveau du comportement à la conservation pour le stockage des graines et/ou au niveau de la germination et de la levée de plantules.

#### **AXE 4 : Transférer les données scientifiques vers la mise au point d'itinéraires techniques de multiplication d'espèces indigènes et endémiques de La Réunion**

La commune du Tampon a lancé un marché public pour le projet ENDEMIEL en 2019, contenant le lot 2 « développement d'itinéraires techniques de production d'espèces indigènes ou endémiques de La Réunion non maîtrisées culturellement ». La candidature du CIRAD a été retenue pour la réalisation de huit itinéraires techniques sous forme d'un outil numérique interactif à livrer pour mai 2022. Huit autres espèces avec des connaissances partielles étaient également à joindre aux livrables.

**➔ Les ambitions de l'AXE 2 ne permettaient pas de traiter l'ensemble du cortège du projet ENDEMIEL, au même niveau méthodologique. Ainsi, pour le cortège d'espèces retenues de la thèse, les sept espèces ont été sélectionnées selon des critères bien définis tels que la représentativité et le caractère emblématique selon l'étage de végétation, le type biologique (liane, arbre, arbuste, ...) et la disponibilité du matériel biologique.**



## 4. Structure et objectifs de la thèse

### 4.1 Positionnement global

En considérant ces problématiques et l'état des connaissances disponibles, **ce travail de thèse vise à élargir les données biologiques sur un cortège d'espèces indigènes et endémiques de La Réunion le long de l'étagement de la végétation à La Réunion** (Figure 14), hors savanes et littoraux traités dans la thèse de Leperlier (2019).

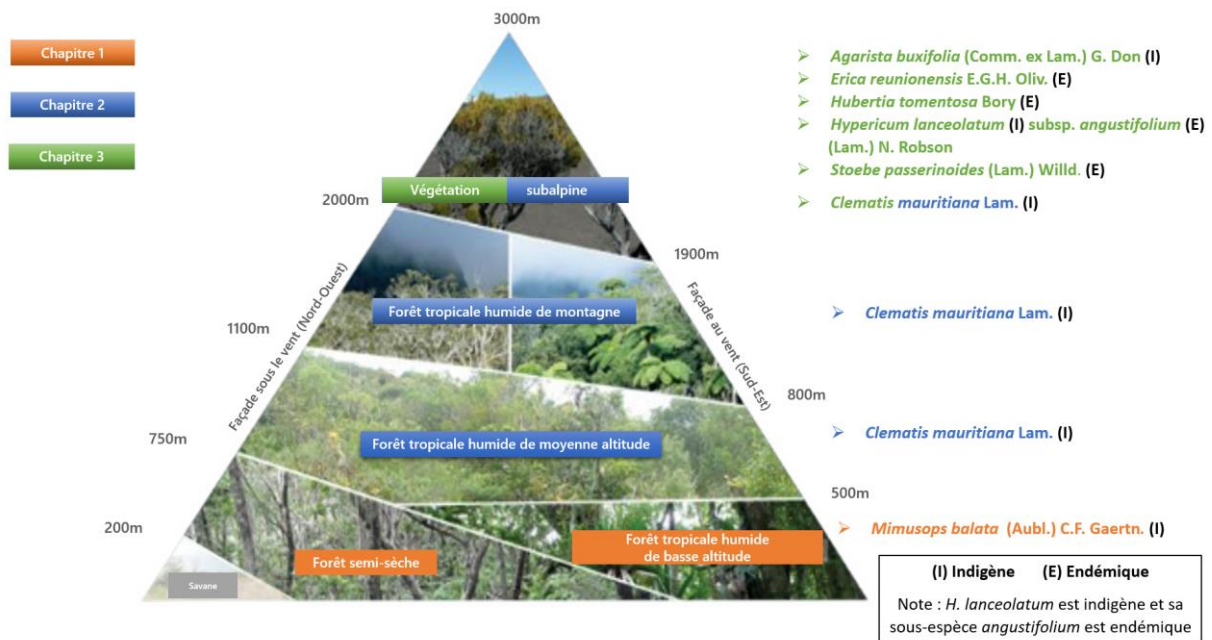


Figure 14 : Positionnement des chapitres au sein des étages de végétation à La Réunion d'après Cadet, (1977), nomenclature de Strasberg et al., (2005) et infographie du Parc national de La Réunion

Par ailleurs, cette thèse s'inscrit dans une démarche de Recherche-Action, dont le fil conducteur s'inspire des étapes d'un itinéraire technique de multiplication d'espèces indigènes à La Réunion (récolte, stockage et germination) en sélectionnant des modèles d'études représentatifs des verrous rencontrés par les acteurs de terrain.

Le travail de recherche présente trois objectifs généraux :

- **Mieux caractériser les stades phénologiques ;**
- **Mieux comprendre le comportement à la conservation des semences ;**
- **Identifier les stratégies de germination.**

## 4.2 Chapitres et objectifs spécifiques

Ce manuscrit de thèse s'articule autour de trois chapitres.

Le **chapitre 1** porte sur des caractéristiques morphologiques et la germination des graines du modèle d'étude *Mimusops balata*, présent à la fois dans la forêt semi-sèche et dans la forêt tropicale humide de basse altitude. L'étude du comportement à la conservation des graines est l'une des expérimentations importantes de ce chapitre.

Les objectifs de ce chapitre 1 sont :

- (1.1) De décrire des caractéristiques morphologiques des fruits et graines de *M. balata* dans la forêt tropicale humide de basse altitude et la forêt semi-sèche ;
- (1.2) D'identifier le comportement à la conservation des graines de l'espèce ;
- (1.3) D'évaluer la présence de dormance en conditions de laboratoire ;
- (1.4) D'évaluer le niveau d'émergence de plantules en conditions semi-contrôlées.

Ce chapitre 1 comporte un article en préparation « Implications of fruit and seed characteristics for restoration of fragmented lowland forests (semi-dry and rainforest) on an oceanic island: a case of study of *Mimusops balata* (Aubl.) C.F. Gaertn. in Reunion Island ».

Le **chapitre 2** traite des caractéristiques morphologiques et la germination des graines d'une liane indigène de La Réunion, *Clematis mauritiana*. Ce modèle permet de réaliser cette étude dans deux contextes écologiquement contrastés : forestiers (forêt tropicale humide de moyenne altitude et forêt de montagne) et en milieu subalpin (végétation subalpine, dont celle sur lapilli).

Les objectifs de ce chapitre 2 sont :

- (2.1) De comparer des caractéristiques morphologiques des graines de *C. mauritiana* dans deux contextes écologiques (forêts tropicales et étage subalpin) ;
- (2.2) De comparer le comportement germinatif en fonction des lots de graines (plusieurs populations et dates de récolte).

Ce chapitre 2 comporte un article en préparation « Seed characteristics and germination in tropical forests and subalpine vegetation: case of study of *Clematis mauritiana* Lam. in Reunion Island ».

Le **chapitre 3** concerne l'étage de végétation dans lequel le niveau de connaissances en écologie des semences est encore très limité. Préalablement, des planches de stades phénologiques ont été réalisées, sur cinq espèces emblématiques de l'étage subalpin (*Agarista buxifolia*, *Erica reunionensis*, *Hubertia tomentosa*, *Hypericum lanceolatum* subsp. *angustifolium* et *Hubertia tomentosa*). Cela concernait en particulier la reconnaissance des fruits et des graines et de leur stade de maturité. Ces

données étaient indispensables pour commencer l'étude sur la germination. Celle-ci se concentre sur l'identification de la dormance et l'évaluation du comportement germinatif à la lumière.

Plus précisément, les objectifs de ce chapitre 3 sont :

- (3.1) D'acquérir des données descriptives des stades phénologiques des cinq espèces ;
- (3.2) D'identifier la présence de dormance et le comportement germinatif à la lumière à trois températures et deux photopériodes pour les cinq espèces de l'étude ;
- (3.3) D'évaluer si des traitements pré-germinatifs se substituent à la lumière pour la germination de graines d'Ericaceae (*A. buxifolia* et *E. reunionensis*).

Ce chapitre comporte un article publié dans *Global Ecology and Conservation* « Seed germination of five species from the subalpine shrubland of a mountainous oceanic island with high conservation value (Reunion Island) ».

À cela s'ajoutent les planches des stades phénologiques évoquées pour l'objectif 3.1.

## Références bibliographiques

- Admed-Abdou, A. (2021). Diversité des écosystèmes terrestres de La Grande Comores et invasion par les plantes introduites : État des lieux, régénération sur coulées de lave et comparaison avec les îles du Sud-Ouest de l'océan Indien [Phdthesis, Université de la Réunion]. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-03374273>
- Ah-Peng, C., Flores, O., Wilding, N., Bardat, J., Marline, L., Hedderson, T. A. J., & Strasberg, D. (2014). Functional Diversity of Subalpine Bryophyte Communities in an Oceanic Island (La Réunion). *Citic, Antarctic, and Alpine Research*, 46(4), 841–851. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-46.4.841>
- ANSM. (2021). La Pharmacopée française—ANSM. Agence nationale de sécurité du médicament et de produits de santé. <https://ansm.sante.fr/documents/referance/pharmacopee/la-pharmacopee-francaise>
- Asconit Consultants, ICS, Rocamora, G., & FFEM. (2010). France—Seychelles. Rehabilitation des Ecosystemes Insulaires. Eradication des espèces exotiques envahissantes et réintroduction d'espèces endémiques menacées. (p. 12). <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.2717.5447>
- Baret, S. (2002). Mécanismes d'invasion de *Rubus alceifolius* à l'île de la Réunion : Interaction entre facteurs écologiques et perturbations naturelles et anthropiques dans la dynamique d'invasion [Phdthesis, Université de la Réunion]. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00646471>
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2014). Seeds: Ecology, biogeography, and, evolution of dormancy and germination. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/C2013-0-00597-X>
- Baskin, J. M., & Baskin, C. C. (2004). A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research*, 14(01), 1–16. <https://doi.org/10.1079/SSR2003150>
- Bell, C. E., Wilen, C. A., & Stanton, A. E. (2003). Invasive plants of horticultural origin. *Hortscience*, 38(1), 14–16.
- Bénard, F. (2012). Formes urbaines et transport en milieu insulaire : L'exemple de La Réunion [La Réunion]. <http://www.theses.fr/2012LARE0020>
- Benech-Arnold, R. L., Sánchez, R. A., Forcella, F., Kruk, B. C., & Ghersa, C. M. (2000). Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. *Field Crops Research*, 67(2), 105–122. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(00\)00087-3](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(00)00087-3)
- Berlin, K. E., Pratt, T. K., Simon, J. C., Kowalsky, J. R., & Hatfield, J. S. (2000). Plant Phenology in a Cloud Forest on the Island of Maui, Hawaii1. *Biotropica*, 32(1), 90–99. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00451.x>
- Bewley, J. (1997). Seed Germination and Dormancy. *The Plant Cell*, 9(7), 1055–1066. <https://doi.org/10.1105/tpc.9.7.1055>
- Bewley, J. D., & Black, M. (1994). Seeds: Physiology of Development and Germination. Springer Science & Business Media.
- Bollen, A., & Donati, G. (2005). Phenology of the Littoral Forest of Sainte Luce, Southeastern Madagascar1. *Biotropica*, 37(1), 32–43. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.04094.x>
- Bosser, J., Cadet, T., Guého, J., & Marais, W. (1976-2005). Flore des Mascareignes (Sugar Industry Research Institute (Mauritius), Institut de Recherche pour le Développement (IRS, Paris), Royal Botanic Gardens (Kew), Vol. 1–24).
- Boullet, V. (2020). *Aphloia theiformis* (Vahl) Benn. - Index taxonomique de la flore vasculaire de La Réunion (ITR) version 2020.1 du 4 dec. 2020). Mascarine Cadetiana - CBNM. [https://mascarine.cbnm.org/index.php/flore/index-de-la-flore/nom?code\\_taxref=705869](https://mascarine.cbnm.org/index.php/flore/index-de-la-flore/nom?code_taxref=705869)

- Boutherin, D., & Bron, G. (2013). *Multiplication des plantes horticoles* (3e éd.). Lavoisier.
- Bradshaw, A. D. (1984). Technology Lecture. Land restoration: Now and in the future. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 223(1230), 1–23. <https://doi.org/10.1098/rspb.1984.0079>
- Butler, W. L., Norris, K. H., Siegelman, H. W., & Hendricks, S. B. (1959). Detection, assay, and preliminary purification of the pigment controlling photoresponsive development of plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 45(12), 1703–1708.
- Cadet, L. J. T. (1977). *La végétation de l'île de la Réunion : Étude phytoécologique et phytosociologique*. Aix-Marseille III.
- Castillon, A., Shen, H., & Huq, E. (2007). Phytochrome Interacting Factors: Central players in phytochrome-mediated light signaling networks. *Trends in Plant Science*, 12(11), 514–521. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2007.10.001>
- Caujapé-Castells, J., Tye, A., Crawford, D. J., Santos-Guerra, A., Sakai, A., Beaver, K., Lobin, W., Vincent Florens, F. B., Moura, M., Jardim, R., Gómes, I., & Kueffer, C. (2010). Conservation of oceanic island floras: Present and future global challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12(2), 107–129. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2009.10.001>
- CBD. (2016). *Ecosystem restoration: Short-term action plan*. XIII/5., 10.
- CBNM. (2021). *Statistiques sur la flore*. Mascarine Cadetiana. <https://mascarine.cbnm.org/index.php/flore/statistiques/statistiques-sur-la-flore>
- Chau, M. M., Chambers, T., Weisenberger, L., Keir, M., Kroessig, T. I., Wolkis, D., Kam, R., & Yoshinaga, A. Y. (2019). Seed freeze sensitivity and ex situ longevity of 295 species in the native Hawaiian flora. *American Journal of Botany*, 106(9), 1248–1270. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1351>
- Chuine, I., Yiou, P., Viovy, N., Seguin, B., Daux, V., & Ladurie, E. L. R. (2004). Grape ripening as a past climate indicator. *Nature*, 432(7015), 289–290. <https://doi.org/10.1038/432289a>
- Cleland, E. E., Chuine, I., Menzel, A., Mooney, H. A., & Schwartz, M. D. (2007). Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(7), 357–365. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.04.003>
- Cuidet, Y., Gigord, L., Josserond, D., Lavergne, C., Mallet, B., & Rochier, T. (2018). *Démarche Aménagements Urbains et Plantes indigènes (DAUPI) : Bilan d'activités 2016-20177*. Rapport technique non publié (p. 92 + annexes). Conservatoire Botanique National et Centre Permanent d'Initiatives pour l'Environnement de Mascarin.
- Cybèle, M. C. (2018). *Une analyse socio-économique de la gestion et du contrôle des plantes envahissantes dans l'archipel des Mascareignes* [Phdthesis, Université de la Réunion]. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-02076447>
- DAUPI. (2014). *Principes et objectifs*. Démarche Aménagement Urbain et Plantes Indigènes. <https://daupi.cbnm.org/index.php/daupi/principes-et-objectifs>
- De Vitis, M., Hay, F. R., Dickie, J. B., Trivedi, C., Choi, J., & Fiegenger, R. (2020). Seed storage: Maintaining seed viability and vigor for restoration use. *Restoration Ecology*, 28(S3), S249–S255. <https://doi.org/10.1111/rec.13174>
- Debourdeau, A. (2016). Aux origines de la pensée écologique : Ernst Haeckel, du naturalisme à la philosophie de l'Oikos. *Revue Française d'Histoire des Idées Politiques*, 44(2), 33–62.
- Dechaine, J. M., Gardner, G., & Weinig, C. (2009). Phytochromes differentially regulate seed germination responses to light quality and temperature cues during seed maturation. *Plant, Cell & Environment*, 32(10), 1297–1309. <https://doi.org/10.1111/J.1365-3040.2009.01998.X>

- Delnatte, C. (2017). Guide de valorisation des plantes locales dans les aménagements aux Antilles. DIRECTION DE L'ENVIRONNEMENT, DE L'AMENAGEMENT ET DU LOGEMENT MARTINIQUE. <https://side.developpement-durable.gouv.fr/Default/doc/SYRACUSE/395198/guide-de-valorisation-des-plantes-locales-dans-les-amenagements-aux-antilles>
- Département de La Réunion. (2019). Bwa de Kartié : Des arbres pour respirer dans les quartiers—2019. <https://www.departement974.fr/actualite/bwa-de-kartie-des-arbres-pour-respirer-dans-les-quartiers-2019>
- Derroire, G., Lagrange, A., & Tassin, J. (2008). Flowering and fruiting phenology in maquis of New Caledonia. *Acta Botanica Gallica*, 155(2), 263–275. <https://doi.org/10.1080/12538078.2008.10516108>
- Derroire, G., Schmitt, L., Rivière, J. N., Sarrailh, J. M., & Tassin, J. (2007). The essential role of tree-fern trunks in the regeneration of *Weinmannia tinctoria* in rain forest on Réunion, Mascarene Archipelago. *Journal of Tropical Ecology*, 23(4), 487–492. <https://doi.org/10.1017/S026646740700418X>
- Dobson, A. P., Bradshaw, A. D., & Baker, A. J. M. (1997). Hopes for the Future: Restoration Ecology and Conservation Biology. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.515>
- Dussert, S., Couturon, E., Engelmann, F., & Joët, T. (2012). Biologie de la conservation des semences de caféiers : Aspects fondamentaux et conséquences pratiques. Une revue. *Cahiers Agricultures*, 21(2–3), 106–114. <https://doi.org/10.1684/agr.2012.0552>
- Éditions Larousse. (2022). Définitions : Semence - Dictionnaire de français Larousse. <https://www.larousse.fr/dictionnaires/francais/semence/71953>
- Ellis, E. C., Klein Goldewijk, K., Siebert, S., Lightman, D., & Ramankutty, N. (2010). Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecology and Biogeography*, 19(5), 589–606. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00540.x>
- Ellis, E. C., & Ramankutty, N. (2008). Putting people in the map: Anthropogenic biomes of the world. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(8), 439–447. <https://doi.org/10.1890/070062>
- Ellis, R. H., Hong, T. D., & Roberts, E. H. (1990). An Intermediate Category of Seed Storage Behaviour? *Journal of Experimental Botany*, 41(9), 1167–1174. <https://doi.org/10.1093/jxb/41.9.1167>
- FAO. (2014). Genesbank Standards for Plant Genetic Resources for Food and Agriculture.
- Fenner, M. (1998). The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1(1), 78–91. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00053>
- Fenner, M., & Thompson, K. (2005). *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press.
- Fenouillas, P. (2021). Identification des enjeux de conservation et priorisation des actions de lutte contre les espèces exotiques envahissantes à La Réunion [Phdthesis, Université de la Réunion]. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-03503037>
- Fenouillas, P., Ah-Peng, C., Amy, E., Bracco, I., Dafreville, S., Gosset, M., Ingrassia, F., Lavergne, C., Lequette, B., Notter, J.-C., Pausé, J.-M., Payet, G., Payet, N., Picot, F., Pougavanon, N., Strasberg, D., Thomas, H., Triolo, J., Turquet, V., & Rouget, M. (2021). Quantifying invasion degree by alien plants species in Reunion Island. *Austral Ecology*, 46(7), 1025–1037. <https://doi.org/10.1111/aec.13048>
- Finch-Savage, W. E., & Leubner-Metzger, G. (2006). Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*, 171(3), 501–523. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01787.x>
- Flores, J., Jurado, E., Chapa-Vargas, L., Ceroni-Stuva, A., Dávila-Aranda, P., Galíndez, G., Gurvich, D., León-Lobos, P., Ordóñez, C., Ortega-Baes, P., Ramírez-Bullón, N., Sandoval, A., Seal, C. E., Ullian, T., & Pritchard, H. W. (2011). Seeds photoblastism and its relationship with some plant

- traits in 136 cacti taxa. *Environmental and Experimental Botany*, 71(1), 79–88. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.10.025>
- Fogliani, B., Gâteblé, G., Villegente, M., Fabre, I., Klein, N., Anger, N., Baskin, C. C., & Scutt, C. P. (2017). The morphophysiological dormancy in *Amborella trichopoda* seeds is a pleiomorphic trait in angiosperms. *Annals of Botany*, 119(4), 581–590. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw244>
- Frankie, G. W., Baker, H. G., & Opler, P. A. (1974). Comparative Phenological Studies of Trees in Tropical Wet and Dry Forests in the Lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, 62(3), 881–919. <https://doi.org/10.2307/2258961>
- Gargominy, O., Bocquet, A., & Le Guen, R. (2013). Biodiversité d’outre-mer. Comité français de l’UICN.
- Habel, J. C., Rasche, L., Schneider, U. A., Engler, J. O., Schmid, E., Rödder, D., Meyer, S. T., Trapp, N., Diego, R. S. del, Eggermont, H., Lens, L., & Stork, N. E. (2019). Final countdown for biodiversity hotspots. *Conservation Letters*, 12(6). <https://doi.org/10.1111/conl.12668>
- Hansen, S. G., & Laboudallon, V. F. (2016). *Flora of the Seychelles: A field guide to selected plants*. Steen G. Hansen & Victorin F. Laboudallon [Selbstverlag].
- Hartmann, K. M. (1966). A General Hypothesis to Interpret ‘High Energy Phenomena’ of Photomorphogenesis on the Basis of Phytochrome. *Photochemistry and Photobiology*, 5(5–6), 349–365. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.1966.tb05937.x>
- Hay, F. R., & Smith, R. D. (2003). Seed maturity: When to collect seeds from wild plants. *Seed Conservation: Turning Science into Practice*. London: Royal Botanic Gardens, Kew, 97–133.
- Hong, T. D., & Ellis, R. H. (1996). *A Protocol to Determine Seed Storage Behaviour*. Bioversity International.
- Ititiaty, Y., Brescia, F., Bordez, L., Gensous, S., McCoy, S., & Fogliani, B. (2020). Implications of seed traits for restoration of ultramafic plant taxa from the Goro plateau in the subtropical hotspot of New Caledonia. *Restoration Ecology*, 28(6), 1505–1516. <https://doi.org/10.1111/rec.13248>
- Ititiaty, Y. F. (2019). *Etude sur la dispersion/germination en lien avec la dynamique des écosystèmes restaurés : Le cas du plateau de Goro en Nouvelle-Calédonie (Issue 2019NCAL0005)* [Theses, Université de la Nouvelle-Calédonie]. <https://hal-unc.archives-ouvertes.fr/tel-03180367>
- Jaganathan, G. K. (2020). Defining correct dormancy class matters: Morphological and morphophysiological dormancy in Arecaceae. *Annals of Forest Science*, 77(4), 100. <https://doi.org/10.1007/s13595-020-01010-7>
- Jean, F. (2017). Suivis de la phénologie en continu à différentes échelles en milieu forestier—Des caméras comme outils d’expertise. *Cahier Des Techniques de l’INRA*, 90, np.
- Juvik, J., Kueffer, C., Juvik, S., & Nagata, S. (2014). Introduction—Losing the High Ground: Rapid Transformation of Tropical Island Alpine and Subalpine Environments. 46(4), 705–708. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-46.4.705>
- Kanazawa, Y., Xia, K., Tan, H., & Suzuki, K. (2015). Seed storage longevity of *Hosta sieboldiana* (Asparagaceae). *South African Journal of Botany*, 98, 6–9. <https://doi.org/10.1016/J.SAJB.2015.01.009>
- Khurana, E., & Singh, J. S. (2001). Ecology of tree seed and seedlings: Implications for tropical forest conservation and restoration. *Current Science*, 80(6), 748–757.
- Khurana, E., & Singh, J. S. (2004). Germination and seedling growth of five tree species from tropical dry forest in relation to water stress: Impact of seed size. *Journal of Tropical Ecology*, 20(4), 385–396. <https://doi.org/10.1017/S026646740400135X>
- Kier, G., Kreft, H., Lee, T. M., Jetz, W., Ibsch, P. L., Nowicki, C., Mutke, J., & Barthlott, W. (2009). A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions.

- Proceedings of the National Academy of Sciences, 106(23), 9322–9327. <https://doi.org/10.1073/pnas.0810306106>
- Kueffer, C., & Kaiser-Bunbury, C. N. (2014). Reconciling conflicting perspectives for biodiversity conservation in the Anthropocene. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12(2), 131–137. <https://doi.org/10.1890/120201>
- lapossession.re. (2020). Projet coup de coeur, Latania, sauvons nos lataniers rouges ! <https://www.lapossession.re/actualites/detail-actualite/news/detail/News/projet-coup-de-coeur-latania-sauvons-nos-lataniers-rouges.html?cHash=9bd790eb172885ad0d701b1936c93789>
- Le Floch, É., & Aronson, J. (1995). Écologie de la restauration. Définition de quelques concepts de base. *Natures Sciences Sociétés*, 3, s29–s35. <https://doi.org/10.1051/nss/199503s029>
- Lebourgeois, F., Differt, J., Chuine, I., Ulrich, E., Cecchini, S., & Lanier, M. (2006). Observations phénologiques des arbres forestiers : Concepts, intérêts et problématiques actuelles. *Rendez-vous Techniques de l'ONF*, 13, 19.
- Leperlier, C. (2019). Données écologiques et physiologiques pour l'utilisation d'espèces indigènes de La Réunion en revégétalisation. Université de La Réunion.
- Leperlier, C., Riviere, J. N. E., Allibert, A., Dessauw, D., Lacroix, S., & Fock-Bastide, I. (2018). Overcoming dormancy and light requirements in seeds of *Heteropogon contortus*, a target species for savanna restoration. *Ecological Engineering*, 122, 10–15. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.07.017>
- Leperlier, C., Rivière, J. N. E., Lacroix, S., & Fock-Bastide, I. (2020). Overcoming germination barriers in four native Malvaceae shrub species of Reunion island to improve restoration in arid habitats. *Global Ecology and Conservation*, 21, e00855. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00855>
- L'Huillier, L., Jaffré, T., & Wulff, A. (2010). Mines et environnement en Nouvelle-Calédonie : Les milieux sur substrats ultramafiques et leur restauration. Éd. IAC.
- LIFE+ COREXERUN. (2009, 2014). LIFE+ COREXERUN | Projet Life, Corexerun, Restauration, Forêt semi-sèche, La Réunion, 974, Parc national. <http://www.lifecorexerun.fr/>
- LIFE+ Forêt sèche. (2014, 2020). Le projet. LIFE+ Forêt Sèche - Parc national de La Réunion. <https://www.foretseche.re/le-projet/>
- Long, R. L., Gorecki, M. J., Renton, M., Scott, J. K., Colville, L., Goggin, D. E., Commander, L. E., Westcott, D. A., Cherry, H., & Finch-Savage, W. E. (2015). The ecophysiology of seed persistence: A mechanistic view of the journey to germination or demise. *Biological Reviews*, 90(1), 31–59. <https://doi.org/10.1111/brv.12095>
- Loope, L. L., & Giambelluca, T. W. (1998). Vulnerability of Island Tropical Montane Cloud Forests to Climate Change, with Special Reference to East Maui, Hawaii. *Climatic Change*, 39(2), 503–517. <https://doi.org/10.1023/A:1005372118420>
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., & De Poorter, M. (2000). 100 Espèces Exotiques Envahissantes parmi les plus néfastes au monde. Une sélection de la Global Invasive Species Database. La Commission de La Sauvegarde Des Espèces (CSE), Invasive Species Specialist Group, Union Internationale Pour La Conservation de La Nature (UICN), Gland, Switzerland, 12 p.
- Luo, Y. L., Lan, Q. Y., Lu, X., Chen, Z. X., & Tan, Y. H. (2012). Storage behaviour and antioxidant activities of *Mimusops elengi* seeds subjected to different drying rates. *Seed Science and Technology*, 40(3), 354–364. <https://doi.org/10.15258/sst.2012.40.3.07>



- Lymperopoulos, P., Msanne, J., & Rabara, R. (2018). Phytochrome and Phytohormones: Working in Tandem for Plant Growth and Development. *Frontiers in Plant Science*, 9. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2018.01037>
- 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). *Environmental Conservation*, 18(1), 51–61. <https://doi.org/10.1017/S0376892900021305>
- Mai-Hong, T., Hong, T. D., Hien, N. T., Hai, H. H., Tung, T. D., Le-Tam, V. T., Ngoc-Tam, B., & Ellis, R. H. (2006). Seed Development, Maturation and Storage Behaviour of *Mimusops elengi* L. *New Forests*, 32(1), 9–19. <https://doi.org/10.1007/s11056-005-3144-1>
- Martin, D. M. (2017). Ecological restoration should be redefined for the twenty-first century. *Restoration Ecology*, 25(5), 668–673. <https://doi.org/10.1111/rec.12554>
- Metcalf, D. J. (1996). Germination of small-seeded tropical rain forest plants exposed to different spectral compositions. *Canadian Journal of Botany*, 74(4). <https://doi.org/10.1139/b96-065>
- Milberg, P., Andersson, L., & Thompson, K. (2000). Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Science Research*, 10(1), 99–104. <https://doi.org/10.1017/s0960258500000118>
- Mille, G., Louppe, D., & Collectif. (2015). *Mémento du forestier tropical*. Editions Quae.
- Minatchy, J., Thomas, H., & Baret, S. (2017). Liens entre la mise en place d’une filière d’utilisation d’une plante exotique envahissante et la conservation des milieux naturels : Cas du goyavier *Psidium cattleianum* Afzel. Ex Sabine à La Réunion (Myrtales : Myrtaceae). *Cahiers scientifiques de l’océan indien occidental*, 8, 29–40.
- Morgan, J.W., Lunt, I.D., 1994. Germination characteristics of eight common grassland and woodland forbs. *Victorian Nat.* 111, 10\_17. In Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2014). *Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/C2013-0-00597-X>
- MRAe Réunion. (2021). Avis délibéré de la Mission Régionale d’Autorité environnementale de La Réunion sur le projet de raccordement électrique EDF de la future unité de production « RunEVA » sur la commune de Saint-Pierre (p. 11) [En application du 3° du I de l’article R.122-6 du code de l’environnement modifié par le décret n°2020-844 du 3 juillet 2020 relatif à l’autorité environnementale]. [http://www.mrae.developpementdurable.gouv.fr/IMG/pdf/avi\\_2021\\_apreu16\\_raccordement\\_edf\\_runeva\\_st\\_pierre.pdf](http://www.mrae.developpementdurable.gouv.fr/IMG/pdf/avi_2021_apreu16_raccordement_edf_runeva_st_pierre.pdf)
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Newbold, T., Hudson, L. N., Arnell, A. P., Contu, S., Palma, A. D., Ferrier, S., Hill, S. L. L., Hoskins, A. J., Lysenko, I., Phillips, H. R. P., Burton, V. J., Chng, C. W. T., Emerson, S., Gao, D., Pask-Hale, G., Hutton, J., Jung, M., Sanchez-Ortiz, K., Simmons, B. I., ... Purvis, A. (2016). Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.aaf2201>
- Newstrom, L. E., Frankie, G. W., & Baker, H. G. (1994). A New Classification for Plant Phenology Based on Flowering Patterns in Lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, 26(2), 141–159. <https://doi.org/10.2307/2388804>
- Nikolaeva, M. G. (1969). *Physiology of Deep Dormancy in Seeds*. Izdatel’stvo. Nauka, Leningrad. C. Translated from Russian by Z. Shapiro, NSF, Washington, DC. Baskin, C. C., & Baskin, J. M.

- (2014). *Seeds: Ecology, Biogeography, and, Evolution of Dormancy and Germination*. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/C2013-0-00597-X>.
- Nonogaki, H., Bassel, G. W., & Bewley, J. D. (2010). Germination—Still a mystery. *Plant Science*, 179(6), 574–581. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.02.010>
- Noss, R. F., Platt, W. J., Sorrie, B. A., Weakley, A. S., Means, D. B., Costanza, J., & Peet, R. K. (2015). How global biodiversity hotspots may go unrecognized: Lessons from the North American Coastal Plain. *Diversity and Distributions*, 21(2), 236–244. <https://doi.org/10.1111/ddi.12278>
- Obroucheva, N. V., Sinkevich, I. A., Lityagina, S. V., & Novikova, G. V. (2017). Water relations in germinating seeds. *Russian Journal of Plant Physiology*, 64(4), 625–633. <https://doi.org/10.1134/S102144371703013X>
- Ordoñez-Salanueva, C. A., Orozco-Segovia, A., Canales-Martínez, M., Seal, C. E., Pritchard, H. W., & Flores-Ortiz, C. M. (2017). Ecological longevity of *Polaskia chende* (Cactaceae) seeds in the soil seed bank, seedling emergence and survival. *Plant Biology*, 19(6), 973–982. <https://doi.org/10.1111/plb.12611>
- Pammenter, N. W., & Berjak, P. (1999). A review of recalcitrant seed physiology in relation to desiccation-tolerance mechanisms. *Seed Science Research*, 9(1), 13–37. <https://doi.org/10.1017/S0960258599000033>
- Philippi, T. (1993). Bet-Hedging Germination of Desert Annuals: Beyond the First Year. *The American Naturalist*, 142(3), 474–487.
- Piao, S., Liu, Q., Chen, A., Janssens, I. A., Fu, Y., Dai, J., Liu, L., Lian, X., Shen, M., & Zhu, X. (2019). Plant phenology and global climate change: Current progresses and challenges. *Global Change Biology*, 25(6), 1922–1940. <https://doi.org/10.1111/gcb.14619>
- Porteret, J., Danancher, D., Pache, G., Pont, B., Grossi, J.-L., & Dick, R. (2017). Guide méthodologique d'utilisation des indicateurs pour le suivi des travaux de restauration. Conservatoire d'Espaces Naturels de la Savoie, Collectif RhoMéO. CPO thématique Trame bleue Espaces et Continuités. <http://www.rhomeo-bao.fr/>
- Pouteau, R., Meyer, J.-Y., Taputuarai, R., & Stoll, B. (2010). La fonte de la biodiversité dans les îles : Modélisation de l'impact du réchauffement global sur la végétation orophile de Tahiti (Polynésie française). *VertigO : La Revue Électronique En Sciences de l'environnement*, 10(3), 0–0.
- Rajon, E., Venner, S., & Menu, F. (2009). Spatially heterogeneous stochasticity and the adaptive diversification of dormancy. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(10), 2094–2103. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01825.x>
- Rasoloarijao, T. M. (2018). *Écologie de l'abeille, Apis mellifera unicolor* Latreille, dans les écosystèmes forestiers naturels de Ranomafana (Madagascar) et Mare Longue (Réunion) : Étude du comportement de butinage et de l'utilisation des ressources florales par approche méliissopalynologique [These de doctorat, La Réunion]. <https://www.theses.fr/2018LARE0043>
- Rivière, J.-N. É., & Schmitt, L. (2003). Multiplication d'espèces forestières indigènes de la Réunion. CIRAD, Région Réunion.
- Russell, J. C., & Kueffer, C. (2019). Island Biodiversity in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources*, 44(1), 31–60. <https://doi.org/10.1146/annurev-enviro-101718-033245>
- Saint-Luc, F. (2014). La recherche-action (p. 27). Institut coopératif de l'école moderne– Pédagogie Freinet. <http://www.icem-pedagogie-freinet.org/node/38509>.

- Salafsky, N., Salzer, D., Stattersfield, A. J., Hilton-Taylor, C., Neugarten, R., Butchart, S. H. M., Collen, B., Cox, N., Master, L. L., O'Connor, S., & Wilkie, D. (2008). A Standard Lexicon for Biodiversity Conservation: Unified Classifications of Threats and Actions. *Conservation Biology*, 22(4), 897–911. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00937.x>
- Sarrailh, J.-M., Baret, S., Riviere, E., & Le Bourgeois, T. (2007). Arbo-Run V.1—Arbres et arbustes indigènes de la forêt réunionnaise : Description et multiplication. CIRAD.
- Schmidt, L. (2000). Guide to Handling of Tropical and Subtropical Forest Seed. Danida Forest Seed Centre.
- Schwartz, M. D. (2013). Introduction. In M. D. Schwartz (Ed.), *Phenology: An Integrative Environmental Science* (pp. 1–5). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-6925-0\\_1](https://doi.org/10.1007/978-94-007-6925-0_1)
- Segan, D. B., Murray, K. A., & Watson, J. E. M. (2016). A global assessment of current and future biodiversity vulnerability to habitat loss–climate change interactions. *Global Ecology and Conservation*, 5, 12–21. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2015.11.002>
- Seo, M., Nambara, E., Choi, G., & Yamaguchi, S. (2009). Interaction of light and hormone signals in germinating seeds. *Plant Mol. Biol.*, 69, 463–472. <https://doi.org/10.1007/s11103-008-9429-y>
- SER. (2004). The SER International Primer on Ecological Restoration (p. 16). Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group. [www.ser.org](http://www.ser.org)
- Shu, K., Meng, Y. J., Shuai, H. W., Liu, W. G., Du, J. B., Liu, J., & Yang, W. Y. (2015). Dormancy and germination: How does the crop seed decide? *Plant Biology*, 17(6), 1104–1112. <https://doi.org/10.1111/plb.12356>
- Soubeyran, Y., Meyer, J.-Y., Lebouvier, M., Thoisy, B. D., Lavergne, C., Urtizberea, F., & Kirchner, F. (2014). Dealing with invasive alien species in the French overseas territories: Results and benefits of a 7-year Initiative. *Biological Invasions*, 17(2), 545–554. <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0766-2>
- Staden, J. V., Jiiger, A. K., & Strydom, A. (1995). Interaction between a plant-derived smoke extract, light and phytohormones on the germination of light-sensitive lettuce seeds. In *Plani Growth Regulation* (Vol. 17, pp. 213–218). Kluwer Academic Publishers.
- 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. *Biodiversity & Conservation*, 14(12), 3015–3032. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-0258-2>
- Takaki, M. (2001). New proposal of classification of seeds based on forms of phytochrome instead of photoblastism. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 13(1), 103–107. <https://doi.org/10.1590/s0103-31312001000100011>
- Tassin, J., & Hermet, M. (1994). Les dégâts du cyclone Hollanda à la Réunion. *BOIS & FORETS DES TROPIQUES*, 240, 29–36. <https://doi.org/10.19182/bft1994.240.a19815>
- Tassin, J., Rivière, J.-N., Cazanove, M., & Bruzzese, E. (2006). Ranking of invasive woody plant species for management on Réunion Island. *Weed Research*, 46(5), 388–403. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2006.00522.x>
- Tershy, B. R., Shen, K.-W., Newton, K. M., Holmes, N. D., & Croll, D. A. (2015). The Importance of Islands for the Protection of Biological and Linguistic Diversity. *BioScience*, 65(6), 592–597. <https://doi.org/10.1093/biosci/biv031>
- Thébaud, C., Strasberg, D., Warren, B. H., & Cheke, A. (2009). Mascarene Islands, Biology. In *Mascarene Islands, Biology* (pp. 612–619). University of California Press. <https://doi.org/10.1525/9780520943728-146>

- Todorović, S., Živković, S., Giba, Z., Grubišić, D., & Mišić, D. (2007). Basic seed germination characteristics of the endemic species *Nepeta rtanjensis* (Lamiaceae). *Plant Species Biology*, 22(3), 205–210. <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2007.00193.x>
- Tompsett, P. B. (1983). Handling and storage of *Agathis* and *Araucaria* seed. *Sylvicultura Ano VIII*. In Hong, T. D., & Ellis, R. H. (1996). *A Protocol to Determine Seed Storage Behaviour*. *Bioersity International*, 30, 290–293.
- Triolo, J. (2009). Miels, ruchers et plantes endémiques dans les forêts publiques (p. 79) [Étude commandée par la DIREN Réunion à l'ONF Réunion par MAPA n° 2009 223 0531 04 06 du 28 juillet 2009.]. Office National des Forêt.
- Trouvilliez, J., & Mortier, F. (2011). Forests in overseas territories—Global implications for biodiversity. *Revue forestière française*, 5. <https://doi.org/10.4267/2042/46103>
- Tweddle, J. C., Dickie, J. B., Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2003). Ecological aspects of seed desiccation sensitivity. *Journal of Ecology*, 91(2), 294–304. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00760.x>
- UMR PVBMT. (2019). Endémiel / Principaux projets—UMR PVBMT. Unité Mixte de Recherche, Peuplements Végétaux et Bioagresseurs En Milieu Tropical. <https://umr-pvbmt.cirad.fr/principaux-projets/endemiel>
- UNESCO. (2010). Déclaration de valeur universelle exceptionnelle des Pitons, Cirques et Remparts de l'île de La Réunion. <http://whc.unesco.org/fr/list/1317/>
- van Schaik, C. P., Terborgh, J. W., & Wright, S. J. (1993). The Phenology of Tropical Forests: Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24(1), 353–377. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.002033>
- Vázquez-Yanes, C., & Orozco-Segovia, A. (1990). Ecological significance of light controlled seed germination in two contrasting tropical habitats. *Oecologia*, 83(2), 171–175. <https://doi.org/10.1007/BF00317748>
- Vázquez-Yanes, C., & Orozco-Segovia, A. (1993). Patterns of Seed Longevity and Germination in the Tropical Rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24(1), 69–87. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.000441>
- Wang, X.F., Zhao, T., Yan, M., Huang, C.J., 2004. In: Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2014). *Seeds: Ecology, biogeography, and, evolution of dormancy and germination*. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/C2013-0-00597-X>
- Weniger, B. (2020). Plantes des départements français d'outre-mer inscrites à la Pharmacopée française. <http://www.ethnopharmacologia.org/wp-content/uploads/2020/04/Plantes-DOM-2020.pdf>
- Williams, K. J., Ford, A., Rosauer, D. F., De Silva, N., Mittermeier, R., Bruce, C., Larsen, F. W., & Margules, C. (2011). Forests of East Australia: The 35th Biodiversity Hotspot. In F. E. Zachos & J. C. Habel (Eds.), *Biodiversity Hotspots: Distribution and Protection of Conservation Priority Areas* (pp. 295–310). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-20992-5\\_16](https://doi.org/10.1007/978-3-642-20992-5_16)
- Wyse, S. V., Dickie, J. B., & Willis, K. J. (2018). Seed banking not an option for many threatened plants. *Nature Plants*, 4(11), 848–850. <https://doi.org/10.1038/s41477-018-0298-3>
- Wyse, S. V., & Dickie, J. B. (2018). Taxonomic affinity, habitat and seed mass strongly predict seed desiccation response: A boosted regression trees analysis based on 17 539 species. *Annals of Botany*, 121(1), 71–83. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx128>
- Yan, A., & Chen, Z. (2020). The Control of Seed Dormancy and Germination by Temperature, Light and Nitrate. *The Botanical Review*, 86(1), 39–75. <https://doi.org/10.1007/s12229-020-09220-4>

Zongo, C. (2010). Données biologiques et physiologiques sur les semences de quelques espèces de milieux ultramafiques néo-calédoniens [Phdthesis, Université de la Nouvelle-Calédonie]. <https://hal-unc.archives-ouvertes.fr/tel-02975933>

# Chapitre 1 : Caractérisation morphologique et physiologique de graines dans la forêt semi-sèche et tropicale humide de basse altitude

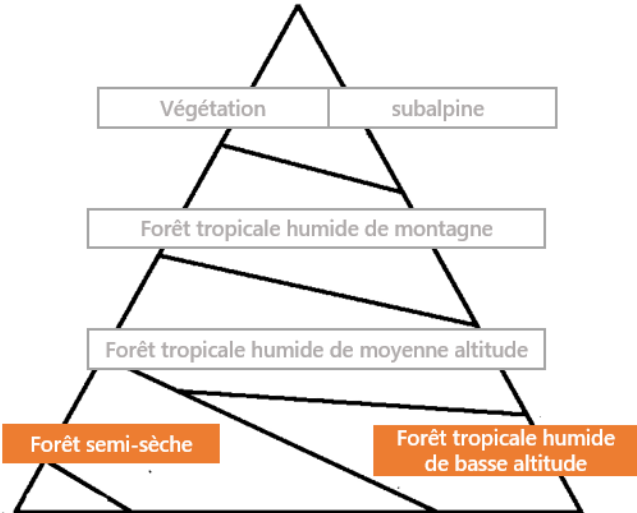
---



Forêt de Mare Longue (A. Franck)



Cap Francis, Grande Chaloupe (A. Franck)





## Résumé de l'étude du chapitre 1

---

**Les forêts tropicales de basse altitude dans les îles ont été particulièrement dégradées** lors de la colonisation humaine, notamment à cause de l'accessibilité des ressources. À La Réunion, deux principaux types de forêts de basse altitude, aux conditions environnementales très contrastées, sont reconnus, la forêt semi-sèche et la forêt tropicale humide de basse altitude. La forêt semi-sèche est la plus dégradée avec une surface de moins de 1% considérée comme présentant une structure forestière. Cette forêt fait actuellement partie des priorités de restauration écologique. Or, ces actions se heurtent à un manque de connaissances sur l'écologie des espèces indigènes et endémiques, y compris l'écologie des semences. Acquérir ces données morphologiques et physiologiques, c'est augmenter le succès de multiplication des jeunes plants en pépinière mais aussi celui de l'installation durable des espèces. Les principaux verrous techniques et scientifiques identifiés sont notamment à des étapes clés de multiplication. Ainsi, se posent les questions de comment récolter les graines et à quel stade de maturité, comment les stocker et comment faire germer les graines pour obtenir des plants.

***Mimusops balata* (Aubl.) C.F. Gaertn** est un modèle d'étude pertinent pour une étude de Recherche-Action en écologie des semences dans les forêts de basse altitude. En effet, *M. balata* est une espèce indigène structurante de la forêt semi-sèche et de la forêt tropicale humide de basse altitude. Trois sites d'étude ont été échantillonnés en 2019 et 2020, en fonction de la disponibilité du matériel biologique. Les deux sites de la forêt tropicale humide de basse altitude ont été Mare Longue et Grand Coude et celui de la forêt semi-sèche a été la Grand Chaloupe.

Les principaux objectifs de ce chapitre 1 ainsi que les résultats majeurs obtenus sont :

### **(1.1) De décrire des caractéristiques morphologiques des fruits et graines de *M. balata* dans la forêt tropicale humide de basse altitude et la forêt semi-sèche**

Huit caractéristiques morphologiques ont été décrites (la longueur, la largeur et la masse des fruits et des graines, le nombre de graines par fruit et l'épaisseur des graines). En 2019, pour les deux sites de la forêt tropicale humide de basse altitude, les fruits de Mare Longue étaient de masse plus importante avec des graines plus nombreuses (aux dimensions plus petites) par rapport à ceux de Grand Coude. En 2019 et 2020, pour Mare Longue, les fruits étaient moins longs mais plus lourds avec plus de graines en 2019, année la moins pluvieuse par rapport aux moyennes annuelles habituelles. En 2020, les fruits de la forêt semi-sèche (Grande Chaloupe) présentaient des dimensions plus importantes que ceux de la forêt tropicale humide de basse altitude, en particulier au niveau de la masse des fruits et du nombre de graines.



De manière générale, au niveau des graines, les dimensions étaient différentes entre tous les lots récoltés et ne sont pas aussi discriminantes que celles observées au niveau du fruit.

**(1.2) D'identifier le comportement à la conservation des graines de l'espèce**

*M. balata* présente des graines récalcitrantes, dont la longévité est comprise entre trois et six mois. La conservation de la viabilité optimale des graines dans le fruit pendant un mois à 6-8°C est également possible.

**(1.3) D'évaluer la présence de dormance en conditions de laboratoire**

Les graines de *M. balata* ne présentent pas de dormance à 25°C à l'obscurité.

**(1.4) D'évaluer le niveau d'émergence de plantules en conditions semi-contrôlées**

Les premières levées de plantules sont observées entre cinq et six semaines, avec un taux d'émergence de plantules pouvant atteindre jusqu'à 66% (en conditions semi-contrôlées à 26°C).

Bilan et Implications pour la Recherche-Action
<ul style="list-style-type: none"><li>• Première espèce indigène à La Réunion décrite avec des graines récalcitrantes</li><li>• Stockage non possible à long terme à température ambiante et à des températures négatives (-18 °C) et limité entre 3 et 6 mois en chambre froide (6-8 °C)</li><li>• Multiplication aisée de l'espèce en pépinière, en vue de plantation pour des opérations de restauration écologique et d'arboretums de semenciers</li></ul>

Implications of fruit and seed characteristics for restoration of fragmented lowland forests  
(semi-dry and rainforest) on an oceanic island: a case of study of *Mimusops balata* (Aubl.) C.F.

Gaertn. on Reunion Island

---

*In preparation*

Maëva NAZE<sup>1,2</sup>, Jean-Noël Eric RIVIERE<sup>2</sup>, Frédéric CHIROLEU<sup>2</sup>, Anna DOIZY<sup>2,3</sup>, Thierry JOET<sup>4</sup>, Isabelle FOCK-BASTIDE<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Université de La Réunion, UMR PVBMT, F-97410 Saint-Pierre, La Réunion, France

<sup>2</sup>CIRAD, UMR PVBMT, F-97410 Saint-Pierre, La Réunion, France

<sup>3</sup>DoAna - Statistiques Réunion, F-97480 Saint-Joseph, La Réunion, France

<sup>4</sup>IRD, UMR DIADE, Montpellier, France

## 1. Introduction

Due to human activities, tropical forests, a global biodiversity reservoir, have lost between 35% and 50% of their original surface area (Myers, 1991; Wright & Muller-Landau, 2006). As well as being more threatened, dry forests are also less studied than tropical rainforests (Dirzo et al., 2011; Sánchez-Azofeifa et al., 2005). In addition, differences in ecological and physiological characteristics are observed in dry forests and rainforests. These differences could be explained by differences in rainfall patterns between the two kinds of forests (Dantas et al., 2020; Woodward & Williams, 1987). In contrast to rainforests, dry forests are characterized by a more pronounced seasonality of rainfall, with up to six months with less than 100 millimetres of rainfall (Dirzo et al., 2011; Olivares & Medina, 1992; Park, 2002). Rainfall is a key factor to consider in seed ecology, especially its ecological and physiological implications, including the success of species recruitment (Khurana & Singh, 2001b; Shukla & Ramakrishnan, 1981).

In rainforests, in terms of fruit typology, species with fleshy fruits are more abundant due to high rainfall and high water availability (Albert et al., 2018; Lorts et al., 2008; Yu et al., 2017). Regarding seed-storage behaviour, the majority of non-pioneer rainforest species have recalcitrant seeds with short longevity (*i.e.* duration of viability), a high moisture content ranging from 35% to 65%, and a desiccation sensitivity (Baskin & Baskin, 2014; Khurana & Singh, 2001a; Tweddle et al., 2003; Vazquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1993). This is not the case for seeds of pioneer species which are not recalcitrant (Tweddle et al., 2003). Moreover, seeds of rainforest plant species have some of the shortest ecological longevities (*i.e.* the mean interval between seed maturation and dissemination, and seed germination or not) compared to other ecosystems (Foster, 1986; Vazquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1993). Therefore, the prevalent strategy for rainforest species is to produce growing seedlings instead of dormant seeds in soil seed banks, to be less vulnerable to parasitism and predation in moist

soils (Duncan, 1977; Vazquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1993). For this reason, no seed dormancy and rapid germination are the more common strategies (estimated at 49%), even if some species (estimated at 25%) have physical dormancy (Baskin & Baskin, 2014; Vazquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1993).

In contrast, in tropical dry forests, the majority of orthodox seeds exhibit physical or physiological dormancy (Khurana & Singh, 2001b; Leperlier et al., 2020). Dormancy allows seeds to wait for favourable environmental conditions for germination, seedling survival and establishment (Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006; Née et al., 2017).

On oceanic islands, rainforests and dry forests have been prone to human disturbance, habitat transformation and climate change (Kueffer & Kaiser-Bunbury, 2014; Strasberg et al., 2005; Thébaud et al., 2009). The islands of the Mascarene Archipelago are examples of the impact of these disturbances, with less than two per cent of the original habitat cover on Mauritius (maximum of 828 m a.s.l.), and no original habitat cover on Rodrigues Island (maximum of 328 m a.s.l.) (Thébaud et al., 2009). Reunion Island is the least damaged island with about 15% of its original habitat cover, considered as free of invasive species (Fenouillas et al., 2021; Strasberg et al., 2005). Reunion Island's lowland forests have also suffered from these degradations, with only 1% of its semi-dry forest and less than 7% of its lowland rainforest remaining. Consequently, these two habitats have been identified as priorities for conservation and research, and are the subject of numerous ecological and genetic diversity studies (e.g. Albert et al., 2018; Cuénin et al., 2019; Dafreville, 2013).

*Mimusops balata* (Aubl.) C.F. Gaertn. (Sapotaceae) is a non-pioneer tree endemic to Reunion Island and Mauritius, and is present in rainforests as well as dry forests. Its distribution is relatively abundant but is fragmented on Reunion Island (Bossier et al., 1976; CBNM, 2022). Furthermore, the species is among the five most abundant floral resources for honeybees (*Apis mellifera unicolor* Latreille) in Mare Longue, a rainforest on Reunion Island (Rasoloarijao, 2018). Because of its keystone role in these forests, *M. balata* is a target species for integration into revegetation and restoration programs. A recent study on ecological restoration showed that the survival of young planted individuals seems to be low (less than 25%) in the first year (Cuenin, 2020). It is therefore necessary to complete our current knowledge of this native species. In particular, the collection of data on the ecology of the seeds is a key step in the production and sustainable use of native species (Kildisheva et al., 2020).

Considering these conservation issues, this study aims to:

- (1) describe the morphological characteristics of fruits and seeds of *M. balata* in rainforests and semi-dry forests.
- (2) identify the storage behaviour of the seeds.
- (3) evaluate the presence of dormancy in the laboratory.
- (4) evaluate seedling-emergence performance in the greenhouse.

## 2. Materials and methods

### 2.1 Study site and seed collection

Transects were made in two lowland rainforests, based on their contrasting altitudes. A transect of 200 m was established in the Mare Longue Forest - ML, (21°21'29.75" S; 55°44'26.76" E, 134 m a.s.l.) and another one at Grand Coude - CO (21°18'37.46" S; 55°37'59.66" E, 942 m a.s.l.), in the south-east of Reunion Island (Strasberg et al., 2005). In addition, a single transect of the same distance was established in the best-preserved, most representative and accessible relic of a semi-dry forest on the island (Strasberg et al., 2005; Fig. 1). This was located at Grande Chaloupe - GC, in the north-west of the island (20°55'41.57" S; 55°23'18.43" E, 566 m a.s.l.). The availability of fruits and seeds was variable depending on the site and the year (Table 1).

Table 1: Fruit and seed lots used for the four experiments. Collection sites were located at Grand Coude (CO), Mare Longue (ML) and Grande Chaloupe (GC) on Reunion Island.

Site	Year	Fruit and seed measurements	Longevity in three storage conditions for one year	Desiccation sensitivity	Germination test
CO	2019	x			
ML	2019	x	x		
	2020	x		x	x
GC	2020	x		x	x

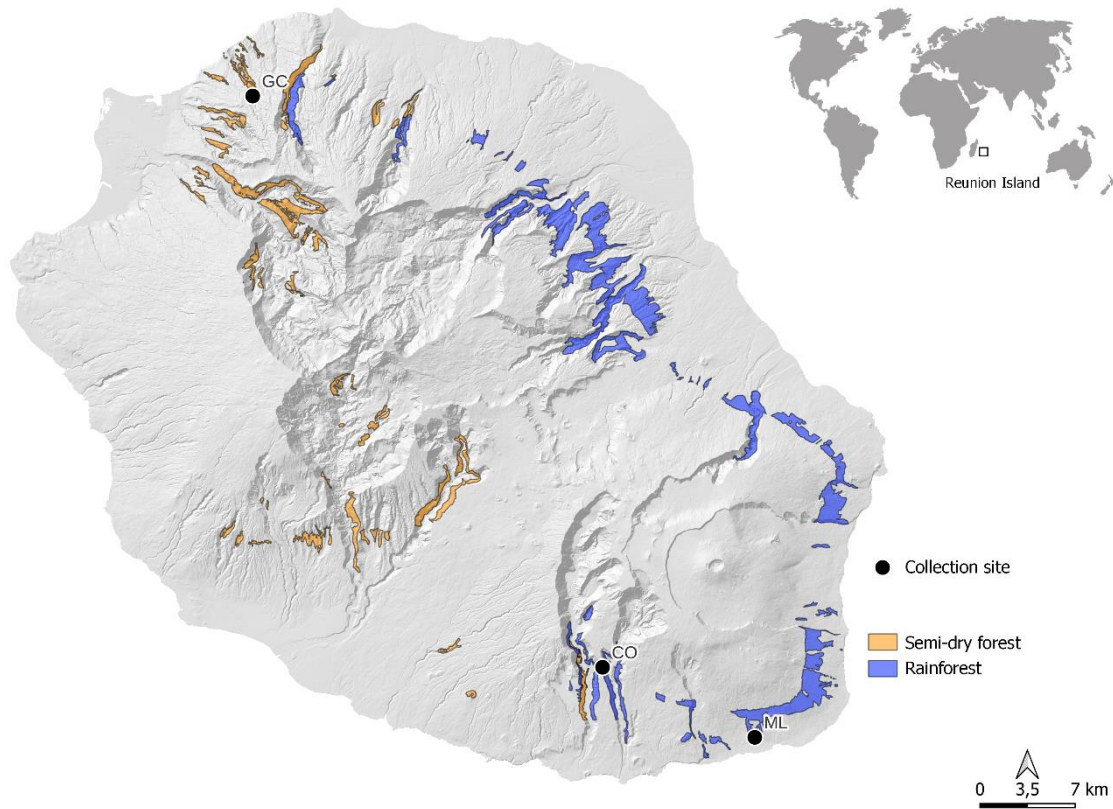


Fig. 1: Collection sites in our study in a semi-dry forest (GC: Grande Chaloupe) and two rainforests (CO: Grand Coude, ML: Mare Longue) on Reunion Island. Map and data from the BD TOPO REUNION IGN-MNT Data Base and “Milieux Naturels Remarquables” (Geographic Information System shape from [administration.carmencarto.fr](http://administration.carmencarto.fr)).

One of the distinguishing characteristics of these sites is their seasonal rainfall patterns, which are highly contrasted (Réchou et al., 2019). ML and CO are located on the wet windward side of the island while GC is on the drier leeward side (Table 2).

Table 2: Rainfall data for each study site (two rainforests, ML: Mare Longue and CO: Grand Coude; and a semi-dry forest, GC: Grande Chaloupe). For ML and CO, data were calculated by Météo France (2022) for the period from 1981 to 2010. For GC, data were calculated by Cuénin (2020) from Météo France data for the period from 1975 to 2015.

Site	Nearest rain gauge station coordinates	Distance between collection site and rain gauge station (km)	Annual average (mm)	Mean number of days with rainfall
ML	21°21'13" S 55°43'35" E	1.5	4260	222.6
CO	21°18'00" S 55°37'42" E	1.2	2860	134.6
GC	20°53'52" S 55°22'27" E	3.9	1504	298

Fifty mature fruits of *M. balata* were randomly hand-collected over an area of at least 20 trees in November 2019 at CO, in December 2019 at ML, and in October 2020 at ML and GC (Fig. 2).

## 2.2 Fruit and seed measurements

Major and minor dimensions (*i.e.* length, width, and for seeds, thickness) of 50 fruits and their seeds were measured using a digital calliper with a precision of 0.1 mm (Fisher Darex) (Fig. 2c and 2e). Fruit and seed mass were measured using a precision balance (readability 1 mg; Precisa, XB 620M).

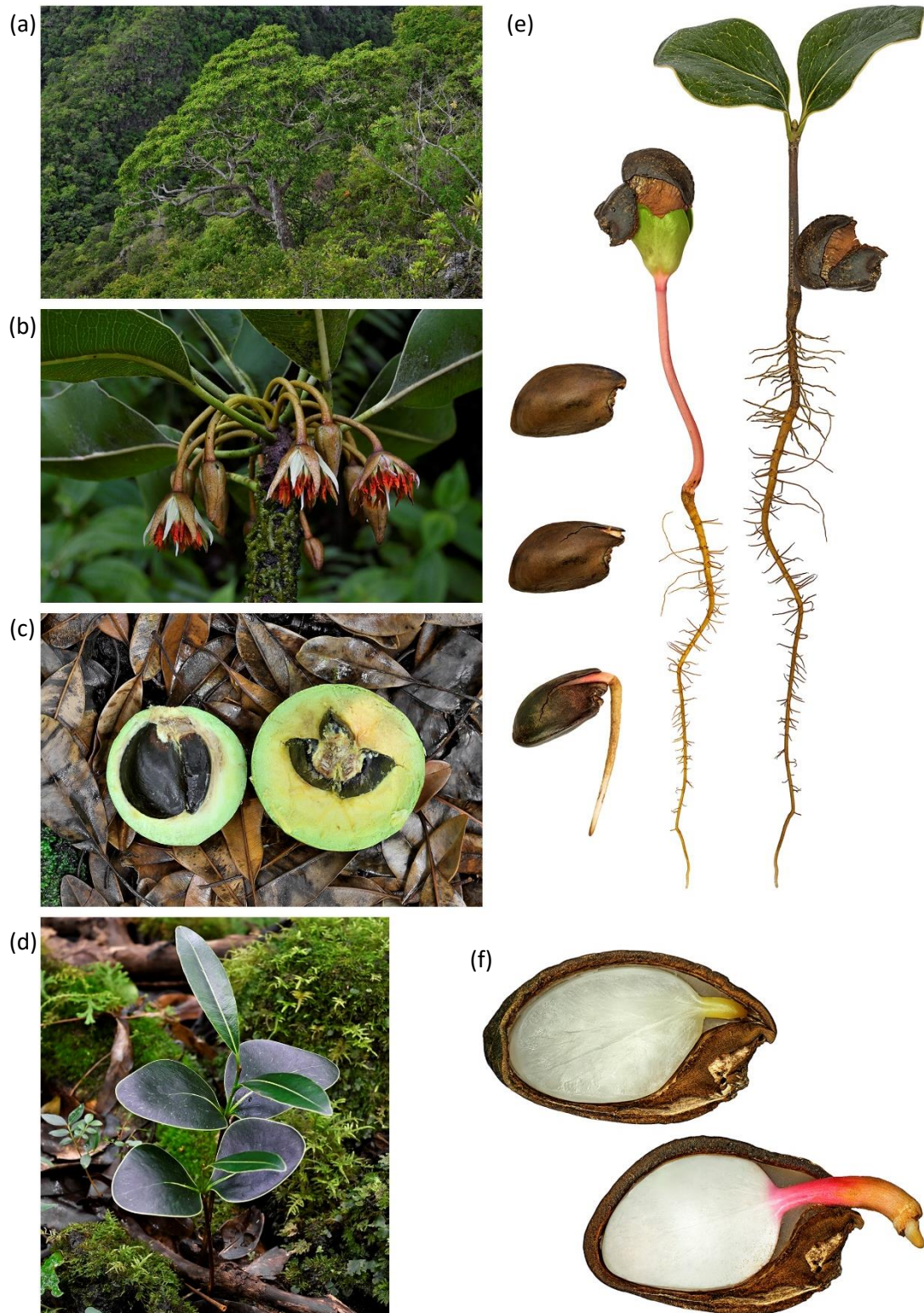


Fig. 2: Description of the study species with estimated dimensions. (a) An individual tree in a semi-dry vegetation zone at GC, Grande Chaloupe (height: 10 m); (b) Flowers and flowers buds (estimated diameter: 15 mm); (c) Opened fruits at Mare Longue in 2022 (estimated width: 50 mm); (d) A seedling at Mare Longue (estimated height: 200 mm); (e) A time series from germination to seedling with cotyledons (estimated longest seed dimension: 37 mm); and (f) An embryo with cotyledons, and the emergence of the radicle (estimated longest seed dimension: 37 mm). Images: Antoine FRANCK, CIRAD (2022).

### 2.3 Longevity in three storage conditions for one year

Fifty fruits collected from ML in November 2019 were stored in a chamber with a controlled temperature of 8°C and a relative humidity (RH) of 60%, for one month. Seeds were then extracted to make three lots of 150 seeds and stored in zip bags (250 x 350 mm; 60µ; Minigrip). The initial viability of the embryos of 50 seeds was evaluated using a Tetrazolium test (2,3,5-Triphenyltetrazolium chloride  $\geq$  95%, Sigma, concentration: 500 ppm; ISTA, 2017, 2021). A dark pink embryo was considered as viable, whereas a white or light pink embryo was considered as unviable. After the viability test, one lot was kept in a chamber with a controlled temperature of 8°C and RH of 60%; a second lot was stored in a freezer at -18°C (unknown RH); a third lot was kept at an ambient room temperature of 26.6°C and RH of 64.2%. Every three months for the following 12 months, 50 seeds per condition were tested with a further viability test (Tetrazolium test).

### 2.4 Desiccation sensitivity

Two lots of 15 seeds from ML and GC collected in 2020 were desiccated to equilibrium with saturated solutions of KOH (9% relative humidity - RH), CH<sub>3</sub>CO<sub>2</sub>K (23% RH), K<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> (45% RH), NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> (62% RH) and KCl (85% RH) (Dussert et al., 2012; Joët et al., 2013). This desiccation process was conducted for one month at 25°C in darkness. A germination test was conducted at the beginning and the end of the desiccation process.

### 2.5. Germination tests in the laboratory and greenhouse

These germination tests were conducted with seeds from GC and ML collected in 2020.

In laboratory conditions, three replicates of 10 seeds were sown in plastic boxes (length: 170 x width: 113 x height: 70 mm) on 125 mL of vermiculite (granulometry of 0-4 mm; water retention capacity of 52.3%, Masso Garden©) which was previously moistened with 50 mL of water for 24 hours. Replicates were placed in environmental chambers, controlled at 25°C in darkness. Germination was detected by the emergence of the radicle (> 1 mm). Seeds were checked weekly for eleven weeks.

In greenhouse conditions (controlled at 26°C), three separate replicates of ten seeds per site were sown in nine litres of TKS® 1 Seed substrate (pH: 5.6, fine structure) in a seed tray (length: 460 x width: 35 x height: 80 mm). These were watered twice a day, using a sprinkler system (7 L/h, 4 bars pressure). Germination was detected by the emergence of the radicle (> 1 mm). Seedlings were detected by the emergence of the cotyledons. Seeds were checked weekly for seven weeks from the fifth week after sowing.



## 2.6 Data analyses

Data analyses were performed using R version 4.1.2 (R Core Team, 2021). Figures were created with the package 'ggplot2' (Wickham, 2016).

To compare fruit and seed characteristics by lot (a site in a given year), means ( $\pm$ se) for each characteristic and the mean number of seeds per fruit were calculated per site and year. Except for the mean number of seeds per fruit, we built a Linear Model for each characteristic per site and year. We evaluated whether data for each characteristic exhibited a normal distribution. If this was not the case, we applied a Box-Cox transformation (Box & Cox, 1964; Fox & Weisberg, 2019). We made pairwise comparisons integrating a Bonferroni-like correction (package 'emmeans', Russel, 2021). For the mean number of seeds per fruit, we used the Wilcoxon test for pairwise comparisons.

To identify seed storage behaviour, percentage viability was calculated as the ratio of the number of viable seeds to the total number of seeds ( $n = 50$ ) for each site and storage time (initially, after three, six, and twelve months), and each temperature. The lower and upper bounds of each viability percentage were evaluated by an exact binomial confidence interval. For the desiccation experiment, the final germination percentage in the fourth week after sowing was calculated as the ratio between the number of germinated seeds and the total number of seeds ( $n = 30$ ) for each desiccation condition before and after the desiccation process (two months). We built a Generalized Linear Model (GLM, 'lme4' package; Bates et al., 2015) on binomial data (with a logit link function), after checking interactions between fixed effects and replicates as a random effect. We used the package 'emmeans' (Russel, 2021) to obtain Estimated Marginal Means (EMMs) for models and corrected Confidence Intervals (95%) to make pairwise comparisons integrating a Bonferroni-like correction. In addition, a seed lot (representing a given time at a site) was recorded as having dormant seeds if the germination percentage, plus the 95% confidence interval determined by the previous model, was inferior to 50% (Baskin & Baskin, 2014; Ng, 1978).

To evaluate the presence or absence of dormancy for each replicate in laboratory conditions, the cumulative germination number for the week after sowing and by site was calculated as above, with an exact binomial confidence interval. The same definition of dormancy was also used (Baskin & Baskin, 2014; Ng, 1978).

To evaluate seedling-emergence performance in greenhouse conditions, the cumulative germination number for the week after sowing and by site, and the confidence interval were calculated as above, followed by the building of a GLM and pairwise comparisons integrating a Bonferroni-like correction considering interactions, where necessary.

### 3. Results

#### 3.1 Fruit and seed characteristics

Differences were observed in fruit and seed characteristics between the different sites (Table 3).

Table 3: Measurements of eight characteristics, including four for fruits and four for seeds, for each site (two rainforests, CO: Grand Coude and ML: Mare Longue; and a semi-dry forest, GC: Grande Chaloupe) and year (2019 and 2020). Pairwise comparisons with a Bonferroni-like correction were made for each characteristic. Means ( $\pm$ se) with the same letter are not significantly different at the 95% level.

Organ	Characteristic	Unit	Rainforests			Semi-dry forest
			CO/2019	ML/2019	ML/2020	GC/2020
Fruits	n	-	50	50	50	50
	Length	mm	52.5 $\pm$ 0.7 <sup>ab</sup>	48.7 $\pm$ 1.4 <sup>a</sup>	53.8 $\pm$ 0.6 <sup>b</sup>	69.0 $\pm$ 0.8 <sup>c</sup>
	Width	mm	45.2 $\pm$ 0.7 <sup>a</sup>	48.1 $\pm$ 1.2 <sup>ab</sup>	49.1 $\pm$ 0.8 <sup>b</sup>	63.7 $\pm$ 1.0 <sup>c</sup>
	Mass	g	51.1 $\pm$ 1.8 <sup>a</sup>	74.9 $\pm$ 3.1 <sup>c</sup>	60.7 $\pm$ 2.8 <sup>b</sup>	131.1 $\pm$ 5.1 <sup>d</sup>
	No. of seeds	-	1.48 $\pm$ 0.08 <sup>a</sup>	2.96 $\pm$ 0.17 <sup>b</sup>	1.78 $\pm$ 0.12 <sup>a</sup>	3.36 $\pm$ 0.17 <sup>b</sup>
Seeds	n	-	74	148	89	168
	Length	mm	38.6 $\pm$ 0.3 <sup>c</sup>	35.6 $\pm$ 0.3 <sup>b</sup>	33.7 $\pm$ 0.3 <sup>a</sup>	39.4 $\pm$ 0.2 <sup>c</sup>
	Width	mm	26.3 $\pm$ 0.4 <sup>b</sup>	22.1 $\pm$ 0.2 <sup>a</sup>	24.9 $\pm$ 0.4 <sup>b</sup>	22.6 $\pm$ 0.2 <sup>a</sup>
	Thickness	mm	16.7 $\pm$ 0.3 <sup>b</sup>	14.1 $\pm$ 0.2 <sup>a</sup>	16.3 $\pm$ 0.3 <sup>b</sup>	14.7 $\pm$ 0.2 <sup>a</sup>
	Mass	g	8.47 $\pm$ 0.15 <sup>d</sup>	5.58 $\pm$ 0.10 <sup>a</sup>	7.59 $\pm$ 0.20 <sup>c</sup>	6.47 $\pm$ 0.07 <sup>b</sup>

In 2019, fruits from the lowland rainforest (ML) were heavier ( $P < 0.0001$ ) than fruits from the higher elevation rainforest (CO) (Table 3). In addition, for fruits harvested from the rainforests, the mean number of seeds per fruit between ML and CO was different ( $P = 3.5e-10$ ), ranging from 1 to 6 for fruits harvested at ML, and from 1 to 3 for fruits harvested at CO (Fig. 3). The mean fruit lengths and widths at ML and CO were not different (respectively,  $P = 0.0826$  and  $P = 0.1200$ ). However, the mean lengths, widths, mass, and thickness of seeds harvested at ML and CO were significantly different ( $P < 0.001$ ; Table 3).

Furthermore, for ML, a lowland rainforest, the fruits in 2019 were shorter ( $P = 0.0042$ ) and heavier ( $P = 0.0013$ ) with more seeds per fruit ( $P < 6.7e-07$ ; Table 3 and Fig. 3) than those in 2020. No difference was detected in the mean fruit width between the two rainforest sites ( $P = 0.8670$ ). Seeds were longer ( $P = 0.0008$ ), narrower, thinner, and less heavy ( $P < 0.0001$ ) in 2019 than in 2020.

In 2020, fruits from the semi-dry forest (GC) were longer, wider and heavier than those from the ML rainforest ( $P < 0.0001$ ; Table 3). For fruits harvested from the semi-dry forest (GC), the number of seeds per fruit ranged from 2 to 7, and from 1 to 4 for fruits harvested from the ML rainforest (Fig. 3). Seeds from GC were longer, narrower (both  $P < 0.0001$ ), thinner ( $P < 0.0006$ ) and lighter (both  $P < 0.0001$ ) than those from ML in 2020.

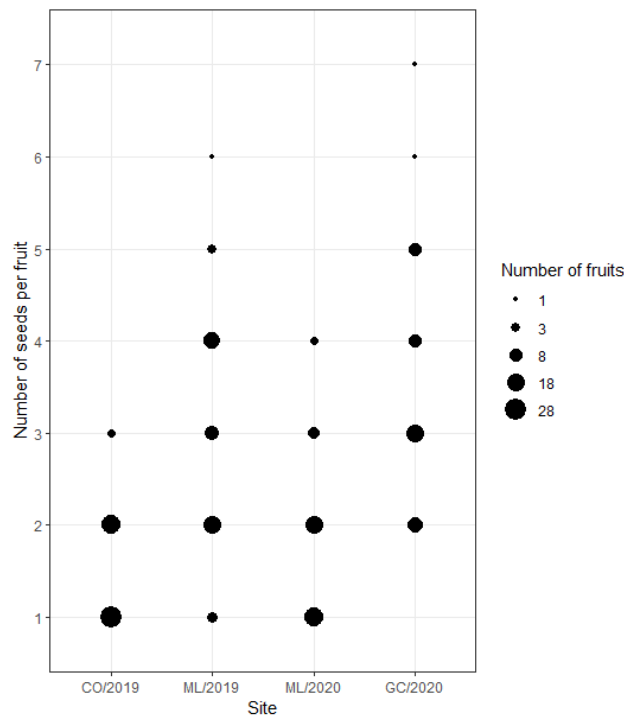


Fig. 3: Distribution of the number of seeds per fruit for each site (two rainforests, CO: Grand Coude and ML: Mare Longue; and a semi-dry forest, GC: Grande Chaloupe) and year (2019 and 2020).

### 3.2 Longevity and storage behaviour

After storage for one month at 8°C in the fruit, seed lots had a viability percentage of 80%, with a binomial upper limit of 90%. After storage of seeds for three months, a viability loss of 52% at 8°C and 76% at 26.6°C were observed. Seeds were no longer viable after three months at -18°C. Non-viable seeds were also observed for all temperatures after storage of six and twelve months.

For the desiccation experiments, before beginning the desiccation process, the final germination percentages of ML (20%) and GC (53%) seeds were different ( $P = 0.0188$ ; Fig. 4). After two months of the desiccation process, all desiccated seeds lost their viability and did not germinate, in contrast to seeds without significant desiccation (maximum seed moisture content of 4%). The final germination percentages of non-desiccated seeds from ML and GC were both 73.3% ( $P = 1$ ). A comparison between

the four modalities (Fig. 4) highlighted that the final germination percentage of 20% for ML (initial test) was different from the three others ( $\geq 53\%$ ;  $P \leq 0.0188$ ).

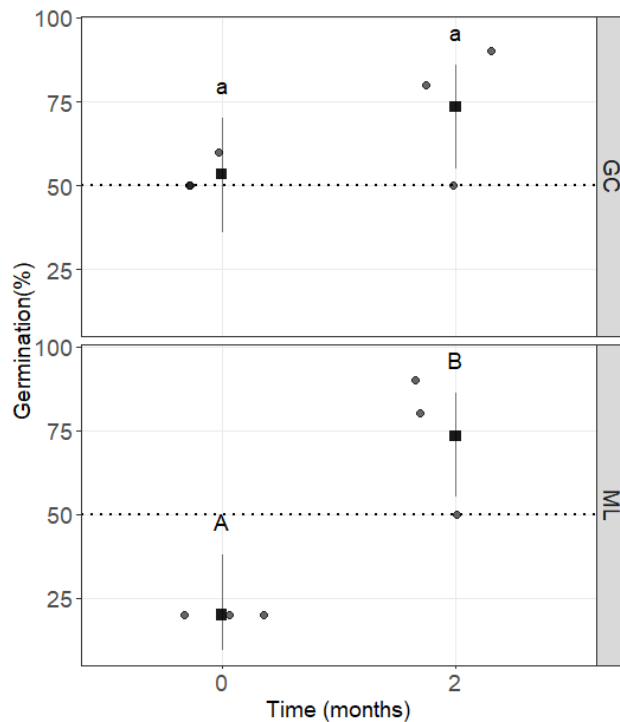


Fig. 4: Mean final germination percentages (black squares), Confidence Intervals (CI in grey lines), observed percentages per replicate (grey points), for two months of seed storage at 25°C for two sites (ML: Mare Longue, a rainforest; and GC: Grande Chaloupe, a semi-dry forest). Mean final germination percentages and CI are adjusted by models. Pairwise comparisons with a Bonferroni-like correction were made for each site (lower-case letters for GC and upper-case letters for ML). Means with the same letter are not significantly different at the 95% level. The black dotted line represents the 50%-threshold used to define dormancy in the data analyses (Baskin & Baskin, 2014; Ng, 1978).

### 3.3 Germination in the laboratory and seedling emergence in the greenhouse

In the laboratory, the cumulative germination percentage of 50%, considering the upper bound, was reached for GC from the fourth week after sowing with 53.3%, and for ML from the tenth week with 53.0% (value of the upper bound) and the eleventh week with 62.6% (value of the upper bound, Fig. 5a).

In the greenhouse, the first seedling emergence was observed in the fifth week after sowing for ML (corresponding to our first observation week) and in the sixth week for GC (Fig. 5b). The GLM did not highlight a statistically significant effect of 'site' ( $\text{Pr}(>\text{Chisq}) = 0.4538$ ), 'week after sowing' ( $\text{Pr}(>\text{Chisq}) = 0.1162$ ) and their interaction ( $\text{Pr}(>\text{Chisq}) = 0.4144$ ) on the seedling-emergence percentage.

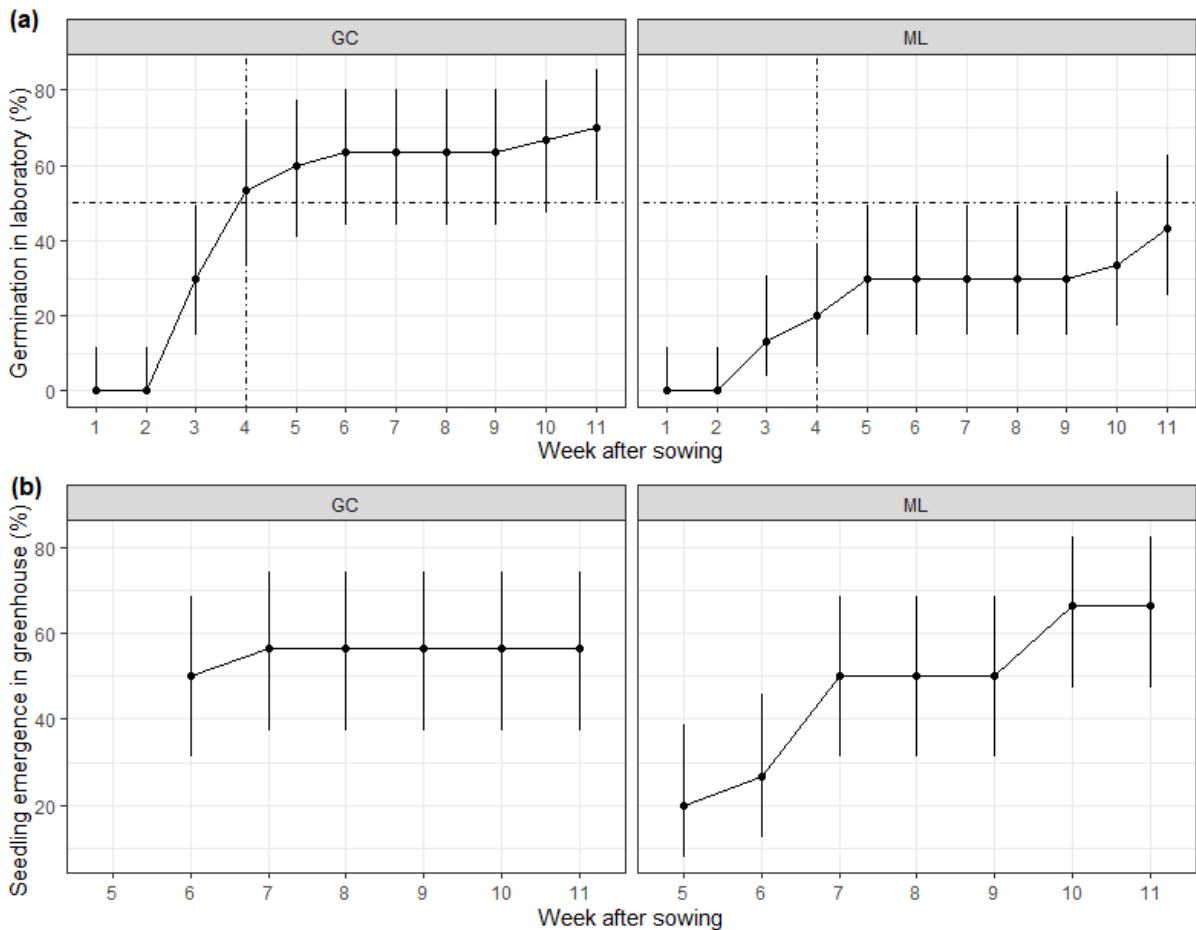


Fig. 5: Percentages (black circles) for two experiments with Confidence Intervals (black lines; calculated by an exact binomial test) for two sites (ML: Mare Longue, a rainforest; and GC: Grande Chaloupe, a semi-dry forest). The black dotted line represents the 50%-threshold used to define dormancy in the data analyses (Baskin & Baskin, 2014; Ng, 1978). (a) The final global percentage represents germination in laboratory conditions (25°C) up to eleven weeks after sowing. (b) The cumulative germination percentage represents seedling emergence in greenhouse conditions (26°C) between the fifth and the eleventh week after sowing.

## 4. Discussion

### 4.1 Differences in morphological characteristics

The family Sapotaceae is well-known for the complexity of its taxonomy due to morphological heterogeneity (Alves-Araújo et al., 2020; Havran et al., 2021). In addition, the increasing use of molecular tools has complemented classical botanical approaches (Anderberg & Swenson, 2003; Christe et al., 2021; Dafreville, 2013). Of course, the description of new species is always essential to complete the existing data. For example, only recently, three species of *Capurodendron* (Gautier & Naciri, 2018) and two species of *Mimusops* (Randrianaivo, 2013) were reported in Madagascar. In addition, more complete descriptions are also necessary for previously recorded species. In our study, our data have allowed a more complete description of *Mimusops balata* in the Mascarene Flora of Reunion Island, Mauritius and Rodrigues (Bossier et al., 1976). To date, no precise data have been provided on the fruits and seeds of *M. balata* recovered from rainforests or semi-dry forests. The fruits

from the semi-dry forest are longer ( $\approx 7$  cm), and wider ( $\approx 6$  cm) than those from the rainforests (with a length  $\leq 5$  cm and a width  $\leq 5$  cm). The fruit dimensions for both vegetation zones are in agreement with the diameter of between 5 and 7 cm described for the species in the Flora (Bossier et al., 1976). New data is now available, namely the mass of the fruits, which is very variable according to the collection batch. We also note that the fruits from the semi-dry forest (131.1 g for the Grande-Chaloupe (GC) site in 2020) are up to twice as heavy as those from the rainforests (51.1 g for the Grand-Coude (CO) site in 2019; and 60.7 g for the Mare Longue (ML) site). The number of seeds per fruit could contribute to this difference in mass. In addition, the number of seeds per fruit could thus more specifically characterize the origin of the harvests. This would be a notable difference between the rainforest and the semi-dry forest. Indeed, the number of seeds per fruit varies from 2 to 7 for fruits from the semi-dry forest, and from 1 to 4 for those from the rainforest (Table 2). This character was also noted in the flora of the Mascarene Islands, which indicates that the number of seeds per fruit is very variable on Reunion Island, most often from four to six and with a minimum of two and a maximum of seven (Bossier et al., 1976). This compares with one or two seeds per fruit in Mauritius. In contrast, seed length ( $\approx 3$ -4 cm) and width ( $\approx 2$ -3 cm) were not distinguishing characteristics between the sites. Our observations are consistent with the Mascarene Flora data (Bossier et al., 1976). This work also adds to the previously acquired data on the mass of the seeds, which varies from 6.5 g to 8.5 g. Seed thickness is estimated at a unique value of about 1.5 mm. It would be interesting to complete this description of *M. batata* by focusing on the shape of the fruits which seem to be different according to the sites (Sarraiilh and Riviere, pers comm.). For instance, Bani-Aameur et al. (1999) propose a typology of six fruit shapes (narrowly ellipsoid, ellipsoid pointed, ellipsoid, obovate, high-spheroid and spheroid) for *Argania spinosa* (Sapotaceae), also known as argan and famous for its economic value. In their digital tool describing 183 native species of Reunion Island, Sarraiilh et al. (2007) show an image of *M. balata* fruits with three of the previously mentioned forms (obovate, spheroid, and high-spheroid).

Morphological characters, including fruit and seed maturation, are determined by genetics, environment, and genetics x environment (Baskin & Baskin, 2014; Luzuriaga et al., 2006). Initial analyses of genetic data on *M. balata* seem to suggest potentially distinct genetic structures, including at least one group in the semi-dry area in the north-west and another in the higher rainfall area in the south-east of Reunion Island (Dafreville, unpublished data). Rainfall patterns are also an important environmental factor which differentiates these two groups. More precisely, the high rainfall area in the south-east of Reunion Island, including ML and CO, is located on the wet windward side of the island, with up to 7 mm/day, while the semi-dry area in the north-west, including GC, is located on the extremely dry leeward side of the island, with  $< 1$  mm/day (Réchou et al., 2019). In the case of *M.*

*balata*, the species seems to be sensitive to environmental changes. In particular, at Mare Longue (ML, rainforest) the mean number of seeds was different, with 2.96 in 2019 and 1.78 in 2020, and a range from one to six and from one to four, respectively. These values for ML in 2019 approach that of GC, a semi-dry forest, in 2020, with a mean number of seeds of 3.36 (no statistical difference) and a range from two to seven. We hypothesise that this is due to the difference in rainfall between 2018, 2019 and 2020, as recorded by the nearest rain-gauge station (Table 1). The annual recorded rainfall levels are 5910.7 mm in 2018, 3863.5 mm in 2019, and 4694.9 mm in 2020 (Météo France, 2022). Compared to the mean annual rainfall at the station of 4260 mm for the period 1981 to 2010, these represent +39% in 2018 (a particularly rainy season), -9% in 2019, and +10% in 2020. This dryer season in 2019 could be responsible for the observations of seeds collected in the rainforest. These characteristics are closer to those noted for collections from the semi-dry forest. Thus, it would be relevant to associate the role of environmental and geographical factors with genetic differentiation structure studies, as for *Coffea mauritiana* Lam. (Garot et al., 2019). For this native species of Reunion Island, rainfall patterns partly explain the genetic structure and species distribution by isolation-by-environment, and interactions with biotic factors such as seed dispersers. For *M. balata*, this point deserves discussions with researchers working on frugivory and the extinction of original dispersers. This could lead to a better understanding of fruit- and seed-character evolution with seed dispersers, such as size or colour for example (Bremer & Eriksson, 1992; Debussche & Isenmann, 1989; Gautier-Hion et al., 1985). Nevertheless, in the complex frugivore x fruit relationship, it will be necessary to integrate other potentially confounding factors, e.g. fruit evolution with phylogeny, and the influence of climatic factors (Valenta & Nevo, 2020).

#### 4.2 Recalcitrant seed with no dormancy

In some species, variations in germination behaviour between individuals and populations are also observed (Baskin & Baskin, 2014; Mariko et al., 1993). In addition to germination, we explored another determinant characteristic, the seed storage behaviour for one semi-dry forest (GC) and one rainforest (ML) site in 2020. We based our work on the three recognized main classes, which are orthodox, intermediate and recalcitrant seeds (Ellis et al., 1990; Hong & Ellis, 1996). Orthodox seeds are not sensitive to desiccation, even at very low water contents (2-5%) and storage at low temperatures (down to -20°C) for long periods of more than 10 years (Hong & Ellis, 1996). In contrast, recalcitrant seeds are sensitive to desiccation (between 30% and 65%), with no possibility to store at low temperatures, particularly at negative temperatures, preferring temperatures of about 15°C, for a maximum of 6 months (Hong & Ellis, 1996). From our data on longevity and sensitivity to desiccation, we can assume that *M. balata* seeds are recalcitrant. Maximum seed longevity is estimated at between

three and six months with an optimal temperature of 8°C. About one half of the seed lots survived to 8°C, but no seed survived at -18°C, three months after storage. An important characteristic is a very high sensitivity to desiccation, with no germination when seeds lose more than about 14% seed moisture content. In addition, seeds of *M. balata* have a high seed moisture content (38.3% for the rainforest, ML; and 39.2% for the semi-dry forest, GC). Seed moisture content was calculated as the difference between fresh seed mass and crushed dry seed mass (Hay & Smith, 2003). The latter was obtained after desiccation at 105°C for 24 hours (adapted from Denver Moisture Analyser – IR120 conditions). These characteristics reinforce our hypothesis regarding the storage behaviour of *M. balata* as recalcitrant seeds, unlike *Mimusops elengi*, which has intermediate seeds (Luo et al., 2012; Mai-Hong et al., 2006). Two other Sapotaceae species on the Hawaii Islands, *Planchonella sandwicensis* and *Sideroxylon polynesianum*, seem likely to have recalcitrant or intermediate short-lived seeds (Chau et al., 2019). On the scale of the type of forest, we do not think that there are differences in terms of storage behaviour between rainforests and semi-dry forests, because of no differences in desiccation sensitivity between the two studied sites (ML and GC). For other Sapotaceae from rainforests, species with recalcitrant and intermediate seeds have been reported, e.g. *M. elengi* (Baskin & Baskin, 2014; Ellis et al., 2007). This latter species is also cultivated in dry or semi-dry ecosystems which have been transformed into urban or peri-urban environments on Reunion Island (Boullet, 2020; Strasberg et al., 2005).

Our study has also revealed the absence of dormancy in *M. balata* seeds. The species was recorded as having dormant seeds if, for a given lot, the final germination percentage (plus the 95% confidence interval) was inferior to 50% on the fourth week after seed sowing (Baskin & Baskin, 2014; Ng, 1978). We note a particularity for seeds from Mare Longue in 2020, which reached a germination percentage of 62.6% (so >50%) on the eleventh week after sowing. The same lot, after two months of storage at 25°C and an essentially constant seed-moisture content, reached a final germination percentage of 73%. We do have an explanation for this result. We propose two hypotheses, either the specificity of this particular seed lot or the lower number of seeds used, 30, instead of 100 seeds commonly used in seed ecology studies. In our case, it was not possible to have more seeds because of the limited availability of seeds and to limit the environmental impact on this threatened semi-dry forest (less than 1% on Reunion Island). Seeds of *M. balata* were collected for the seed-ecology studies but most importantly by conservationists for ecological-restoration projects. The absence of dormancy was supported by results of the greenhouse experiments where, for the two sites, seedling emergence began (the step after germination when the cotyledons emerge) from around four weeks (observed on the fifth week after sowing for ML, Mare Longue, and on the sixth week for GC, Grande Chaloupe). We note that in the review of 65 species of Sapotaceae from rainforests by Baskin & Baskin (2014),



54% have no dormancy and 46% have a physiological dormancy (confirmed or supposed from results of interpretation or extrapolation). On another island, New Caledonia, four species of *Planchonella* probably have no seed dormancy, seven species of *Pleioluma* (including two confirmed cases) have no dormancy, and four species of *Pycnanda* probably have a physiological dormancy (Ititiaty et al., 2020).

### 4.3 Implications for restoration programmes

In rainforests and semi-dry forests on oceanic islands, regeneration of large-seeded species is influenced by factors such as limited dispersion due to frugivore extinction, predation by rodents, or desiccation stress in areas directly exposed to the sun (Albert et al., 2020; Chimera & Drake, 2011; Foster, 1986). Ecological restoration programmes can help regeneration, by providing a better understanding of species and ecosystem ecology, including seed ecology (Kildisheva et al., 2020). *M. balata* is a key structural species in both rainforests and semi-dry forests (Cadet, 1977) and also produces significant floral biomass for foraging honeybees, *Apis mellifera unicolor Latreille* (Rasoloarijao, 2018). Our study highlights the fact that recalcitrant seed-storage behaviour is important for conservationists. *M. balata* seeds can be stored for between three and six months at 6-8°C (in our study), but with a significant decrease in their viability (more than 50%). Neither negative temperatures, which prevent germination, nor room temperatures on Reunion Island, which decrease viability by more than 75%, are recommended for storage. Nevertheless, we note the possibility of temporary storage of fruits at 6-8°C for a month to preserve optimal viability. As a consequence, seed banking is not recommended for this species, as for many other species in tropical regions (De Vitis et al., 2020; Wyse et al., 2018). Conservation *ex-situ*, such as collections of individuals in arboretums or plantations in restoration programmes, would be a better option than seed banking for the conservation of the species. Producing seedlings is not difficult because of the absence of dormancy and the relatively high seedling emergence in the greenhouse (ranging from 56% to 66% at 26°C at eleven weeks after sowing in a greenhouse located in a dry climate zone). However, planting seems to be a critical step for *M. balata*, with high mortality after plantation (less than 25% survival) for a restoration project in a threatened semi-dry forest (Cuénin, 2020; LIFE+ COREXERUN, 2009).

Finally, we should ask ourselves the following two questions. Firstly, what are the optimal characteristics of seedlings from nurseries and greenhouses for planting in a restoration site? Secondly, should the site (*e.g.* soil) be prepared to enhance the establishment of these seedlings?

The success of each seed and seedling should be maximized to ensure the success of ecological restoration projects and preserve the exceptional biodiversity of oceanic islands.

**Acknowledgements**

This research was co-funded by the European Union: European regional development fund (ERDF), by the Conseil Régional de La Réunion and by the Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD). The authors greatly acknowledge the Plant Protection Platform (3P, IBISA). We thank students from the University of Reunion Island, in particular Houmadi ISSOUFI for their contribution, Jeremy RAMIN and Sylvain LEBON for their help in fruit collection, Pauline FENOILLAS for providing map data, Stephanie DAFREVILLE for the suggestion of this study species and Stephan HOUGHTON for proofreading.

**Declarations of interest:** none

## References

- Albert, S., Flores, O., Rouget, M., Wilding, N., & Strasberg, D. (2018). Why are woody plants fleshy-fruited at low elevations? Evidence from a high-elevation oceanic island. *Journal of Vegetation Science*, 29(5), 847–858. <https://doi.org/10.1111/jvs.12676>
- Albert, S., Flores, O., & Strasberg, D. (2020). Collapse of dispersal trait diversity across a long-term chronosequence reveals a strong negative impact of frugivore extinctions on forest resilience. *Journal of Ecology*, 108(4), 1386–1397. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13359>
- Alves-Araújo, A., Moraes, Q. dos S., Nichio-Amaral, R., & Miranda, V. S. (2020). Typifications in neotropical Sapotaceae. *PhytoKeys*, 170, 45–69. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.170.54718>
- Anderberg, A. A., & Swenson, U. (2003). Evolutionary lineages in Sapotaceae (Ericales): A cladistic analysis based on ndh F sequence data. *International Journal of Plant Sciences*, 164(5), 763–773.
- Bani-Aameur, F., Ferradous, A., & Dupuis, P. (1999). Typology of fruits and stones of *Argania spinosa* (Sapotaceae). *Forest Genetics*, 6(4), 213–219.
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2014). Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/C2013-0-00597-X>
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. <https://doi.org/doi:10.18637/jss.v067.i01>
- Bosser, J., Cadet, T., Guého, J., & Marais, W. (1976). *Flore des Mascareignes* (Sugar Industry Research Institute (Mauritius), Institut de Recherche pour le Développement (IRS, Paris), Royal Botanic Gardens (Kew), Vol. 1–24).
- Boullet, V. (2020). *Mimusops elengi* L. - *Index taxonomique de la flore vasculaire de La Réunion (ITR) version 2020.1 du 4 dec. 2020*. [https://mascarine.cbnm.org/index.php/flore/index-de-la-flore/nom?code\\_taxref=630176](https://mascarine.cbnm.org/index.php/flore/index-de-la-flore/nom?code_taxref=630176)
- Box, G. E. P., & Cox, D. R. (1964). An Analysis of Transformations. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 26(2), 211–243. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1964.tb00553.x>
- Bremer, B., & Eriksson, O. (1992). Evolution of fruit characters and dispersal modes in the tropical family Rubiaceae. *Biological Journal of the Linnean Society*, 47(1), 79–95. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1992.tb00657.x>
- Cadet, L. J. T. (1977). *La végétation de l'île de la Réunion : Étude phytoécologique et phytosociologique*. [Phdthesis, Aix-Marseille III]
- CBNM. (2022). *Mascarine Cadetiana—Atlas de la Flore Vasculaire de La Réunion*. <https://mascarine.cbnm.org/mascarine/>
- Chau, M. M., Chambers, T., Weisenberger, L., Keir, M., Kroessig, T. I., Wolkis, D., Kam, R., & Yoshinaga, A. Y. (2019). Seed freeze sensitivity and ex situ longevity of 295 species in the native Hawaiian flora. *American Journal of Botany*, 106(9), 1248–1270. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1351>
- Chimera, C. G., & Drake, D. R. (2011). Could poor seed dispersal contribute to predation by introduced rodents in a Hawaiian dry forest? *Biological Invasions*, 13(4), 1029–1042. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9887-4>
- Christe, C., Boluda, C. G., Koubínová, D., Gautier, L., & Naciri, Y. (2021). New genetic markers for Sapotaceae phylogenomics: More than 600 nuclear genes applicable from family to

- population levels. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 160, 107123.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107123>
- Cuénin, N. (2020). *Dynamique de la restauration écologique de la forêt semi-xérophile de La Réunion* [Phdthesis, Université de la Réunion]. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-02945853>
- Cuénin, N., Flores, O., Rivière, E., Lebreton, G., Reynaud, B., & Martos, F. (2019). Great Genetic Diversity but High Selfing Rates and Short-Distance Gene Flow Characterize Populations of a Tree (*Foetidia*; Lecythidaceae) in the Fragmented Tropical Dry Forest of the Mascarene Islands. *Journal of Heredity*, 110(3), 287–299. <https://doi.org/10.1093/jhered/esy069>
- Dafreville, S. (2013). *Diversité et structuration génétique des sapotacées endémiques de l'archipel des Mascareignes à différentes échelles spatiales et temporelles*. [Phdthesis, Université de la Réunion] <http://www.theses.fr/2013LARE0033/document>
- Dantas, B. F., Moura, M. S. B., Pelacani, C. R., Angelotti, F., Taura, T. A., Oliveira, G. M., Bispo, J. S., Matias, J. R., Silva, F. F. S., Pritchard, H. W., & Seal, C. E. (2020). Rainfall, not soil temperature, will limit the seed germination of dry forest species with climate change. *Oecologia*, 192(2), 529–541. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04575-x>
- De Vitis, M., Hay, F. R., Dickie, J. B., Trivedi, C., Choi, J., & Fiegener, R. (2020). Seed storage: Maintaining seed viability and vigor for restoration use. *Restoration Ecology*, 28(S3), S249–S255. <https://doi.org/10.1111/rec.13174>
- Debussche, M., & Isenmann, P. (1989). Fleshy Fruit Characters and the Choices of Bird and Mammal Seed Dispersers in a Mediterranean Region. *Oikos*, 56(3), 327–338. <https://doi.org/10.2307/3565617>
- Dirzo, R., Young, H. S., Mooney, H. A., & Ceballos, G. (2011). *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*. Island Press.
- Duncan, M. L. (1977). Ants foraging on Jelutong seeds [in Malaysia]. *Malaysian Forester*. [https://scholar.google.com/scholar\\_lookup?title=Ants+foraging+on+Jelutong+seeds+%5Bin+Malaysia%5D.&author=Duncan+M.L.&publication\\_year=1977](https://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Ants+foraging+on+Jelutong+seeds+%5Bin+Malaysia%5D.&author=Duncan+M.L.&publication_year=1977)
- Dussert, S., Couturon, E., Engelmann, F., & Joët, T. (2012). Biologie de la conservation des semences de caféiers : Aspects fondamentaux et conséquences pratiques. Une revue. *Cahiers Agricultures*, 21(2–3), 106–114. <https://doi.org/10.1684/agr.2012.0552>
- Ellis, R. H., Hong, T. D., & Roberts, E. H. (1990). An Intermediate Category of Seed Storage Behaviour? *Journal of Experimental Botany*, 41(9), 1167–1174. <https://doi.org/10.1093/jxb/41.9.1167>
- Ellis, R. H., Mai-Hong, T., Hong, T. D., Tan, T. T., Xuan-Chuong, N. D., Hung, L. Q., Ngoc-Tam, B., & Le-Tam, V. T. (2007). Comparative analysis by protocol and key of seed storage behaviour of sixty Vietnamese tree species. *Seed Science and Technology*, 35(2), 460–476. <https://doi.org/10.15258/sst.2007.35.2.20>
- Fenouillas, P., Ah-Peng, C., Amy, E., Bracco, I., Dafreville, S., Gosset, M., Ingrassia, F., Lavergne, C., Lequette, B., Notter, J.-C., Pausé, J.-M., Payet, G., Payet, N., Picot, F., Pougavanon, N., Strasberg, D., Thomas, H., Triolo, J., Turquet, V., & Rouget, M. (2021). Quantifying invasion degree by alien plants species in Reunion Island. *Austral Ecology*, 46(7), 1025–1037. <https://doi.org/10.1111/aec.13048>
- Finch-Savage, W. E., & Leubner-Metzger, G. (2006). Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*, 171(3), 501–523. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01787.x>
- Foster, S. A. (1986). On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: A review and synthesis. *The Botanical Review*, 52(3), 260–299. <https://doi.org/10.1007/BF02860997>

- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). *An {R} Companion to Applied Regression, Third Edition*. Thousand Oaks CA: Sage. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- Garot, E., Joët, T., Combes, M.-C., & Lashermes, P. (2019). Genetic diversity and population divergences of an indigenous tree (*Coffea mauritiana*) in Reunion Island: Role of climatic and geographical factors. *Heredity*, 122(6), 833–847. <https://doi.org/10.1038/s41437-018-0168-9>
- Gautier, L., & Naciri, Y. (2018). Three Critically Endangered new species of *Capurodendron* (Sapotaceae) from Madagascar. *Candollea*, 73(1), 121–129. <https://doi.org/10.15553/c2018v731a13>
- Gautier-Hion, A., Duplantier, J.-M., Quris, R., Feer, F., Sourd, C., Decoux, J.-P., Dubost, G., Emmons, L., Erard, C., Hecketsweiler, P., Mougazi, A., Roussilhon, C., & Thiollay, J.-M. (1985). Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia*, 65(3), 324–337. <https://doi.org/10.1007/BF00378906>
- Havran, J. C., Nylinder, S., & Swenson, U. (2021). Taxonomic Reevaluation of Endemic Hawaiian *Planchonella* (Sapotaceae). *Systematic Botany*, 46(3), 875–888. <https://doi.org/10.1600/036364421X16312067913480>
- Hay, F. R., & Smith, R. D. (2003). Seed maturity: When to collect seeds from wild plants. *Seed Conservation: Turning Science into Practice*. London: Royal Botanic Gardens, Kew, 97–133.
- Hong, T. D., & Ellis, R. H. (1996). *A Protocol to Determine Seed Storage Behaviour*. Bioersivity International.
- ISTA. (2017). International Rules for Seed Testing. *Basserdorf: International Seed Testing Association*, 2017. 296 p.
- ISTA. (2021). *International Rules for Seed Testing 2021: Vol. Suppl* (p. 14). The International Seed Testing Association. <https://doi.org/10.15258/istarules.2021.1>
- Ititiaty, Y., Brescia, F., Bordez, L., Gensous, S., McCoy, S., & Fogliani, B. (2020). Implications of seed traits for restoration of ultramafic plant taxa from the Goro plateau in the subtropical hotspot of New Caledonia. *Restoration Ecology*, 28(6), 1505–1516. <https://doi.org/10.1111/rec.13248>
- Joët, T., Ourcival, J. M., & Dussert, S. (2013). Ecological significance of seed desiccation sensitivity in *Quercus ilex*. *Annals of Botany*, 111(4), 693–701. <https://doi.org/10.1093/aob/mct025>
- Khurana, E., & Singh, J. S. (2001a). Ecology of tree seed and seedlings: Implications for tropical forest conservation and restoration. *Current Science*, 80(6), 748–757.
- Khurana, E., & Singh, J. S. (2001b). Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: A review. *Environmental Conservation*, 28(1), 39–52. <https://doi.org/10.1017/S0376892901000042>
- Kildisheva, O. A., Dixon, K. W., Silveira, F. A. O., Chapman, T., Di Sacco, A., Mondoni, A., Turner, S. R., & Cross, A. T. (2020). Dormancy and germination: Making every seed count in restoration. *Restoration Ecology*, 28(S3), S256–S265. <https://doi.org/10.1111/rec.13140>
- Kueffer, C., & Kaiser-Bunbury, C. N. (2014). Reconciling conflicting perspectives for biodiversity conservation in the Anthropocene. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12(2), 131–137. <https://doi.org/10.1890/120201>
- Leperlier, C., Rivièrè, J. N. E., Lacroix, S., & Fock-Bastide, I. (2020). Overcoming germination barriers in four native Malvaceae shrub species of Reunion island to improve restoration in arid habitats. *Global Ecology and Conservation*, 21, e00855. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00855>
- LIFE+ COREXERUN. (2009, 2014). *LIFE+ COREXERUN | Projet Life, Corexerun, Restauration, Fôret semi-sèche, La Réunion, 974, Parc national*. <http://www.lifecorexerun.fr/>

- Lorts, C. M., Briggeman, T., & Sang, T. (2008). Evolution of fruit types and seed dispersal: A phylogenetic and ecological snapshot. *Journal of Systematics and Evolution*, 46(3), 396. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1002.2008.08039>
- Luo, Y. L., Lan, Q. Y., Lu, X., Chen, Z. X., & Tan, Y. H. (2012). Storage behaviour and antioxidant activities of *Mimusops elengi* seeds subjected to different drying rates. *Seed Science and Technology*, 40(3), 354–364. <https://doi.org/10.15258/sst.2012.40.3.07>
- Luzuriaga, A. L., Escudero, A., & Pérez-García, F. (2006). Environmental maternal effects on seed morphology and germination in *Sinapis arvensis* (Cruciferae). *Weed Research*, 46(2), 163–174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2006.00496.x>
- Mai-Hong, T., Hong, T. D., Hien, N. T., Hai, H. H., Tung, T. D., Le-Tam, V. T., Ngoc-Tam, B., & Ellis, R. H. (2006). Seed Development, Maturation and Storage Behaviour of *Mimusops elengi* L. *New Forests*, 32(1), 9–19. <https://doi.org/10.1007/s11056-005-3144-1>
- Mariko, S., Koizumi, H., Suzuki, J. ichirou, & Furukawa, A. (1993). Altitudinal variations in germination and growth responses of *Reynoutria japonica* populations on Mt Fuji to a controlled thermal environment. *Ecological Research*, 8(1), 27–34. <https://doi.org/10.1007/BF02348604>
- Météo France. (2022). *Relevés climatiques*. <https://meteofrance.re/fr/climat/relevés/reunion/le-baril>
- Myers, N. (1991). Tropical forests: Present status and future outlook. *Climatic Change*, 19(1), 3–32. <https://doi.org/10.1007/BF00142209>
- Née, G., Xiang, Y., & Soppe, W. J. (2017). The release of dormancy, a wake-up call for seeds to germinate. *Current Opinion in Plant Biology*, 35, 8–14. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.09.002>
- Ng, F. S. P. (1978). Strategies of establishment in Malayan forest trees. In Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2014). *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. <https://doi.org/10.1016/C2013-0-00597-X>
- Olivares, E., & Medina, E. (1992). Water and nutrient relations of woody perennials from tropical dry forests. *Journal of Vegetation Science*, 3(3), 383–392. <https://doi.org/10.2307/3235764>
- Park, C. C. (2002). *Tropical Rainforests*. Routledge.
- R Core Team. (2021). *A language and environment for statistical computing*. Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Randrianaivo, R. (2013). Les Sapotaceae de Madagascar, deux nouvelles espèces du genre *Mimusops* L. *Madagascar Conservation & Development*, 8(2), 69–72. <https://doi.org/10.4314/mcd.v8i2.4>
- Rasoloarijao, T. M. (2018). *Écologie de l'abeille, Apis mellifera unicolor Latreille, dans les écosystèmes forestiers naturels de Ranomafana (Madagascar) et Mare Longue (Réunion) : Étude du comportement de butinage et de l'utilisation des ressources florales par approche méliissopalynologique* [Phdthesis, Université de la Réunion]. <https://www.theses.fr/2018LARE0043>
- Réchou, A., Flores, O., Jumaux, G., Duflot, V., Bousquet, O., Pouppeville, C., & Bonnardot, F. (2019). Spatio-temporal variability of rainfall in a high tropical island: Patterns and large-scale drivers in Réunion Island. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 145(720), 893–909. <https://doi.org/10.1002/qj.3485>
- Russel, V. L. (2021). *Emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means*. R package version 1.6.1. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
- Sánchez-Azofeifa, G. A., Quesada, M., Rodríguez, J. P., Nassar, J. M., Stoner, K. E., Castillo, A., Garvin, T., Zent, E. L., Calvo-Alvarado, J. C., Kalacska, M. E. R., Fajardo, L., Gamon, J. A., & Cuevas-Reyes,

- P. (2005). Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica*, 37(4), 477–485. <https://doi.org/10.1046/j.0950-091x.2001.00153.x-i1>
- Sarrailh, J.-M., Baret, S., Riviere, E., & Le Bourgeois, T. (2007). *Arbo-Run V.1—Arbres et arbustes indigènes de la forêt réunionnaise : Description et multiplication*. CIRAD.
- Shukla, R. P., & Ramakrishnan, P. S. (1981). Adaptive significance of seed polymorphism in *Lagerstroemia parviflora* ROXB. *Current Science*, 50(15), 685–688.
- 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. *Biodiversity & Conservation* 2005 14:12, 14(12), 3015–3032. <https://doi.org/10.1007/S10531-004-0258-2>
- Thébaud, C., Strasberg, D., Warren, B. H., & Cheke, A. (2009). Mascarene Islands, Biology. In *Mascarene Islands, Biology* (pp. 612–619). University of California Press. <https://doi.org/10.1525/9780520943728-146>
- Tweddle, J. C., Dickie, J. B., Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2003). Ecological aspects of seed desiccation sensitivity. *Journal of Ecology*, 91(2), 294–304. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00760.x>
- Valenta, K., & Nevo, O. (2020). The dispersal syndrome hypothesis: How animals shaped fruit traits, and how they did not. *Functional Ecology*, 34(6), 1158–1169. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13564>
- Vazquez-Yanes, C., & Orozco-Segovia, A. (1993). Patterns of Seed Longevity and Germination in the Tropical Rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 69–87.
- Wickham, H. (2016). ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. *Springer-Verlag New York*.
- Woodward, F. I., & Williams, B. G. (1987). Climate and plant distribution at global and local scales. *Vegetatio*, 69(1), 189–197. <https://doi.org/10.1007/BF00038700>
- Wright, S. J., & Muller-Landau, H. C. (2006). The Future of Tropical Forest Species. *Biotropica*, 38(3), 287–301. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00154.x>
- Wyse, S. V., Dickie, J. B., & Willis, K. J. (2018). Seed banking not an option for many threatened plants. *Nature Plants*, 4(11), 848–850. <https://doi.org/10.1038/s41477-018-0298-3>
- Yu, S., Katz, O., Fang, W., Li, D., Sang, W., & Liu, C. (2017). Shift of fleshy fruited species along elevation: Temperature, canopy coverage, phylogeny and origin. *Scientific Reports*, 7(1), 40417. <https://doi.org/10.1038/srep40417>

# Chapitre 2 : Caractérisation morphologique et physiologique de graines d'une liane indigène de La Réunion en forêt tropicale et dans la végétation subalpine

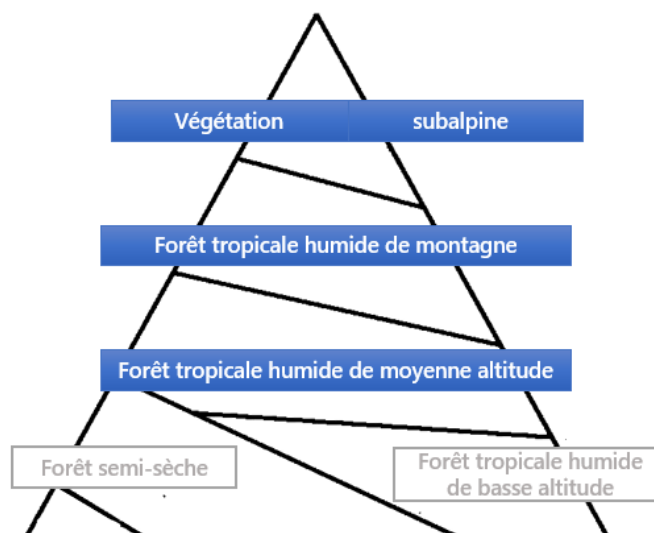
---



Forêt de Notre Dame de la Paix (A. Franck)



Plaine des Sables (A. Franck)







## Résumé de l'étude du chapitre 2

---

**Les îles océaniques sont des observatoires stratégiques de la biodiversité**, notamment pour l'étude de l'écologie des semences **le long d'un gradient altitudinal**. Elles abritent une diversité d'habitats remarquables. Tel est le cas de l'île de La Réunion, qui présente une diversité d'étages de végétation du battant des lames au sommet des montagnes.

Dans la continuité du chapitre 1, ce chapitre se focalise sur trois étages de végétation : la forêt tropicale humide de moyenne altitude, la forêt de montagne et la végétation subalpine. Pour cela, le modèle d'étude ***Clematis mauritiana* Lam.**, a été sélectionné pour son intérêt scientifique et écologique pour les projets de restauration écologique et de revégétalisation. En effet, l'espèce est une liane, type biologique sous-étudié et sous-utilisé en restauration écologique et en revégétalisation. Par ailleurs, la liane est reconnue comme espèce mellifère et présente un potentiel ornemental comme les *Clematis* européennes.

Les principaux objectifs de ce chapitre 2 ainsi que les résultats majeurs obtenus sont :

### **(2.1) De comparer les caractéristiques morphologiques des graines de *C. mauritiana* dans deux contextes écologiques (forêts tropicales et étage subalpin)**

De manière générale, il n'y a pas de groupes morphologiques discriminants qui se distinguent en comparant les deux contextes écologiques. Toutefois, les graines (hors style plumeux, aussi appelé arête plumeuse) provenant des sites de la végétation subalpine sont plus longues mais moins larges que celles des sites forestiers. Au niveau du style plumeux, le lot provenant de la forêt tropicale humide de moyenne altitude se distingue de tous les autres, par sa longueur significativement supérieure.

Néanmoins, en se basant sur d'autres caractéristiques morphologiques de la liane (structure, morphologie des plantules et des feuilles), nous nous interrogeons sur la plasticité phénotypique de l'espèce ou la présence de deux morphotypes ou sous-espèces (forestières et subalpine sur lapilli).

### **(2.2) De comparer le comportement germinatif en fonction des lots de graines (plusieurs populations et dates de récolte)**

Deux températures (20°C et 25°C) ont été testées sur des lots de graines récoltés dans 5 sites différents, 3 en forêts tropicales et 2 dans la végétation subalpine.

Tous les lots testés à 20°C et 25°C présentent une dormance avec une composante morphologique c'est-à-dire un embryon sous-développé lors de la collecte et la poursuite de son développement et de sa croissance en condition humide. Par ailleurs, le nombre d'embryon au stade de développement considéré comme avancé est variable en fonction du site et de la date de récolte. Sur six lots, seulement un lot présente 60% d'embryons développés contrairement aux autres lots pour lesquels ces taux varient entre 0 et 13%.

La température a un effet sur la germination et la viabilité des graines. En effet, celles-ci germent à 20°C et pas à 25°C. Par ailleurs, le taux de viabilité des graines après le test de germination placées à 25°C pendant 9 semaines est très faible (de 1 à 5%). Toutefois, il est intéressant de noter qu'un lot provenant de la Plaine des Sables (végétation subalpine) présente un taux de viabilité à la fin de test de germination de 63%.

Ainsi, se pose à nouveau la question, d'un potentiel morphotype subalpin plus adapté et résilient dans un contexte de changement climatique.

Par ailleurs, il a été observé, lors des campagnes de collecte en forêt, la présence plus fréquente de plantules sur des poches de bryophytes, contrairement aux graines humides agglomérées sur un sol dénué de couvert végétal.

Bilan et Implications pour la Recherche-Action
<ul style="list-style-type: none"><li>• Troisième liane indigène à La Réunion étudiée en écologie des semences (deux autres lianes littorales, <i>Ipomoea pes-caprae</i> et <i>Canavalia rosea</i>, en 2016-2019), mais première étudiée dans plusieurs étages de végétation</li><li>• Dormance des graines (une dormance morfo-physiologique potentielle comme un très grand nombre de <i>Clematis</i>)</li><li>• Pas de germination à 25°C. Impact négatif probable de changements environnementaux (hausse de température) sur la régénération naturelle. Meilleure résistance et résilience de l'espèce en milieu subalpin ?</li><li>• Facilitation de la germination par les bryophytes suspectée et à confirmer Impact potentiellement négatif des espèces exotiques envahissantes sur la germination et l'installation des plantules, si confirmé</li></ul>

Seed characteristics and germination in tropical forests and subalpine vegetation: a case study  
of *Clematis mauritiana* Lam. on Reunion Island

---

*In preparation*

Maëva NAZE<sup>1,2</sup>, Jean-Noël Eric RIVIERE<sup>2</sup>, Frédéric CHIROLEU<sup>2</sup>, Antoine FRANCK<sup>2</sup>, Isabelle FOCK-BASTIDE<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Université de La Réunion, UMR PVBMT, F-97410 Saint-Pierre, La Réunion, France

<sup>2</sup>CIRAD, UMR PVBMT, F-97410 Saint-Pierre, La Réunion, France

## 1. Introduction

High-elevation oceanic islands support high biological diversity, due to the varied habitats associated with altitudinal gradients that can be significant (Irl et al., 2015). Exploring seed ecology in this unique environment allows the study of characteristics such as the evolution of seed morphology (Picciau et al., 2018), the soil seed-bank (Erfanzadeh et al., 2013; Ma et al., 2010), germination requirements (Chamorro et al., 2013; Wu et al., 2019), and dormancy (Cotado et al., 2020; Fernández-Pascual et al., 2013; Ooi et al., 2011). Nevertheless, seed ecology studies on high-elevation oceanic islands are still scarce and fragmentary (*e.g.* Baret et al., 2004).

Acquiring more data on seed ecology allows a better understanding of crucial plant regeneration processes, which determine species distribution and population persistence (Baskin & Baskin, 2014; Donohue, 2002). It also leads to greater success in restoration and revegetation programmes (Heim et al., 2018; Kildisheva et al., 2020). In addition, the use of native species is increasingly encouraged in these projects (Heim et al., 2018; Ladouceur et al., 2018).

Among native species, lianas appear to be under-used but are of growing interest in restoration programmes (Campbell et al., 2015). A liana is defined by strict characteristics, such as being a climbing plant, producing xylem tissue from a vascular cambium (real wood), and germinating on the ground but developing on an external physical support, *e.g.* tree, soil, etc. (Gerwing et al., 2006). In some contexts, some lianas can be a threat to native biodiversity, providing competition between lianas and trees, reducing carbon accumulation and storage, or acting as invasive species (Van Der Heijden et al., 2015; Vitelli et al., 2009). For example, on Reunion Island, *Hiptage benghalensis* (L.) Kurz, is one of the most invasive lianas, especially in the very fragmented semi-dry forest (Ahmed Abdou et al., 2017; Baret et al., 2006). Conversely, some lianas may emerge as essential components of natural ecosystems (Schnitzer & Bongers, 2002), and models in ecology (Verbeeck & Kearsley, 2016) with

potential benefits for society in medicine or agriculture (Birhane et al., 2020; Kathriarachchi et al., 2004). For instance, some species of the genus *Clematis* (Ranunculaceae), including woody vines and lianas, arouse interest because of their potential in medicine and pharmacology (Chawla et al., 2012).

*Clematis mauritiana* Lam. is a native species of the Mascarene Archipelago. Its distribution follows an altitudinal gradient, crossing different contrasting habitats such as rainforests, tropical montane cloud forests and even high-elevation subalpine vegetation (Bossier et al., 1976; Boulet, 2020). Moreover, the species can also constitute a floral resource for honeybees, *Apis mellifera unicolor* Latreille (Rasoloarijao, 2018; Triolo, 2009). Thus, because of its melliferous potential, coupled with its ornamental interest, *Clematis mauritiana* is of interest to biodiversity stakeholders and managers who wish to integrate it into local revegetation programs. This is the case of the regional project ENDEMIEL which aims to replant 62,000 endemic trees and shrubs along an altitudinal gradient of 32 km, from 400 to 1600 m a.s.l (UMR PVBMT, 2019). To our knowledge, no data on the germination ecology of this species has been published for its production and its use in restoration and revegetation projects. A large majority of scientific papers on *Clematis* focus on seed dormancy, often leading to the identification of a morpho-physiological dormancy, MPD (Baskin & Baskin, 2014; Zhang et al., 2021). This kind of dormancy is characterized by a morphological dormancy (MD) with an undifferentiated but underdeveloped embryo, combined with physiological dormancy with an inhibiting mechanism in the embryo, PD (Baskin & Baskin, 2004; Baskin & Baskin, 2014). Moreover, other aspects are determinants of achieving seed germination. Therefore, seed ecology studies should not only be limited to studies of seed germination (Côme & Corbineau, 2006). For example, seed maturation is an important step for seed morphology and germination (Baskin & Baskin, 2014; Fernández-Pascual et al., 2013; Luzuriaga et al., 2006). This is a stage which leads to morphological and physiological variations between individuals, including germination behaviour (Baskin & Baskin, 2014; Mariko et al., 1993).

Thus, this study proposes to focus on these aspects, with two main objectives:

- (1) To compare morphological seed traits in the seed of *C. mauritiana* in two environmental contexts (tropical forests and subalpine shrublands)
- (2) To compare germination behaviour as a function of seed lot (different populations and collection dates)

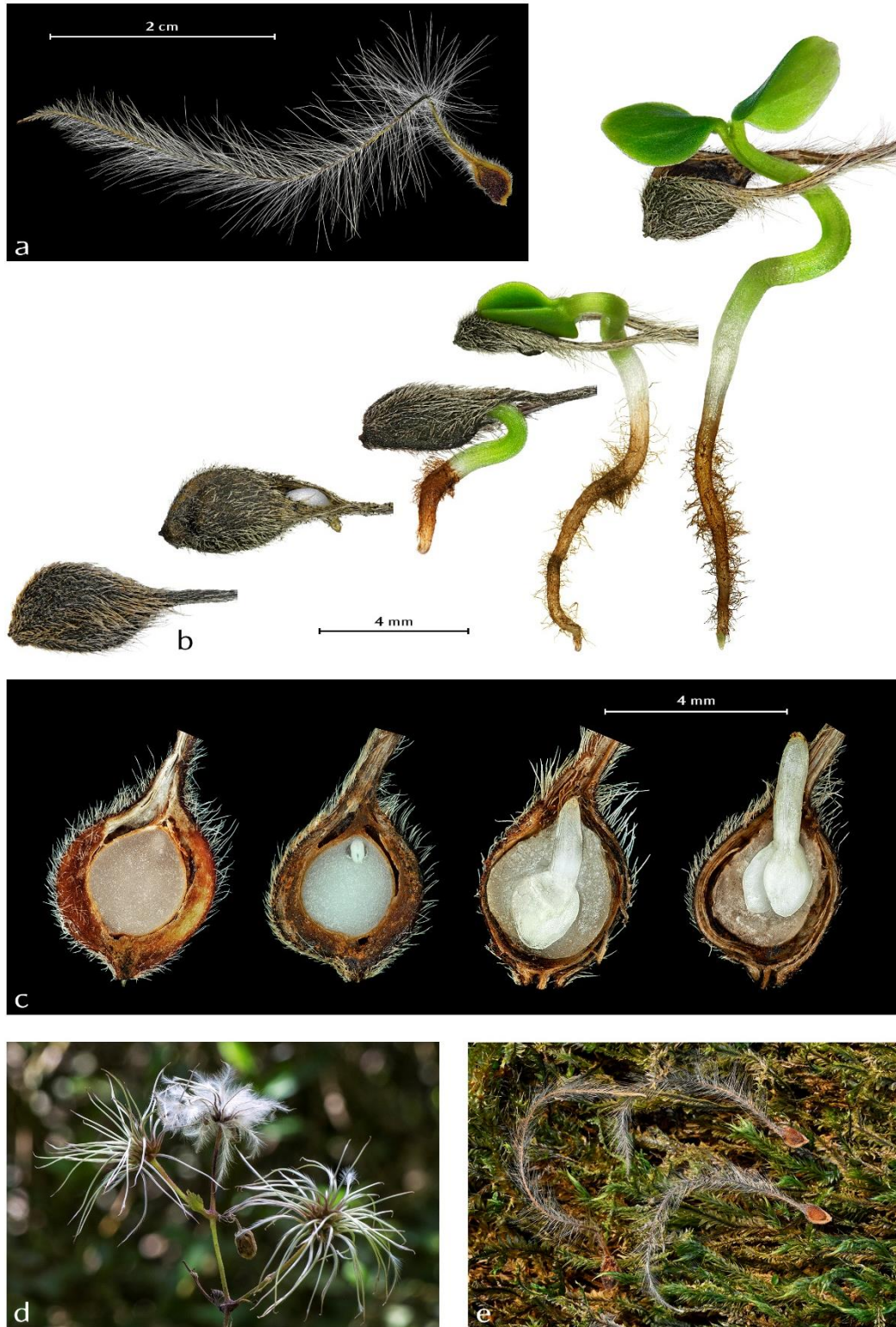


Fig. 1: (a) A seed of *Clematis mauritiana*; (b) Time series from imbibed seed to visible cotyledons; (c) Embryos, with the first two with undeveloped embryos, the third in pre-germination, and the fourth for a germinated seed; (d) Inflorescence, lateral achenes contain immature seeds and those in the middle are considered as mature for collection; (e) Seeds on bryophytes during the collection in Notre Dame de La Paix Forest.

## 2. Materials and methods

### 2.1 Seed collection

Seeds of *Clematis mauritiana* (Fig. 1) were randomly hand-picked directly on the liana. Based on preliminary phenological monitoring (Naze *et al.*, unpublished data), the harvests took place at five natural sites across four main vegetation zones in the south and south-east of Reunion Island over the period from August 2019 to March 2021 (Fig. 2; Table 1). Seeds were extracted and stored at ambient room temperature (26.6°C) for 5 to 32 days (depending on seed lot) before germination tests. According to the recommendations of Baskin & Baskin (2014), seeds were used within 7-10 days of collection, whenever possible.

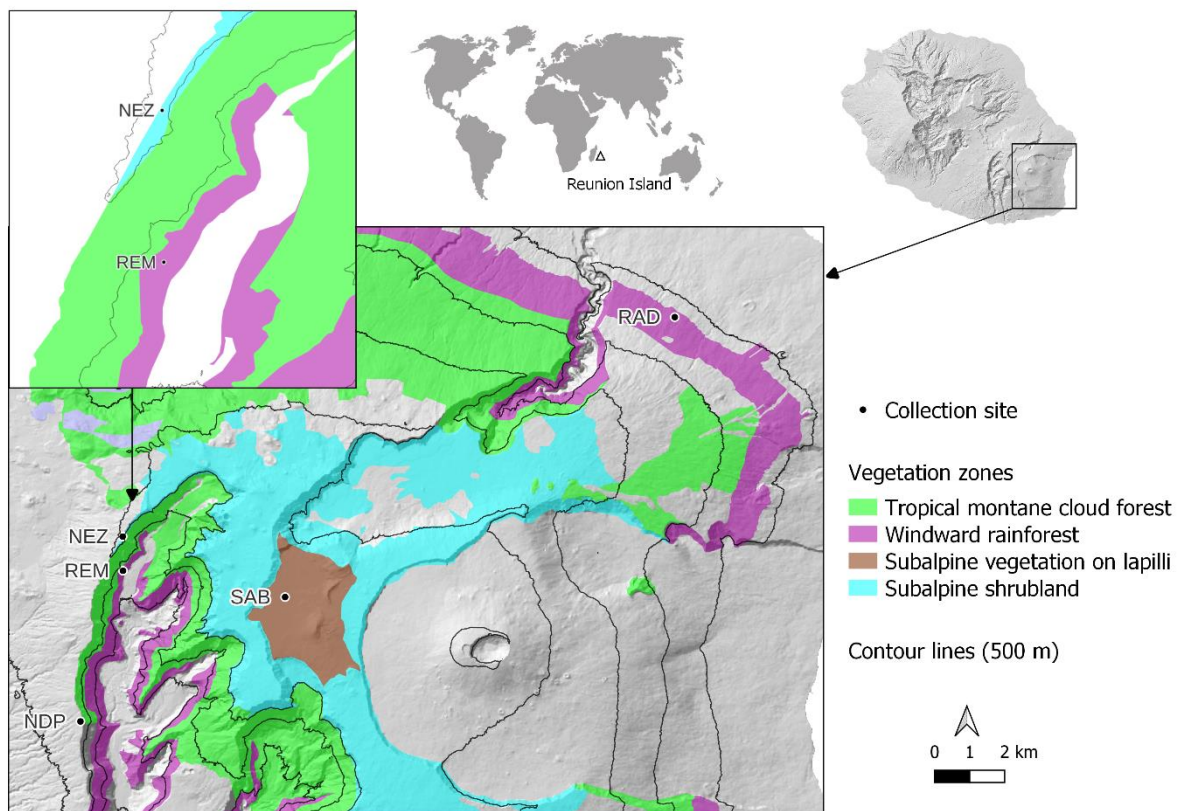


Fig. 2: Five collection sites and their vegetation zones, with three tropical forests, RAD: Citernes Sainte Rose, NDP: Notre Dame de La Paix, REM: Rivière des Remparts; and two subalpine vegetation zones, SAB: Plaine des Sables and NEZ: Nez de Boeuf. Map and data from BD TOPO REUNION IGN-MNT Data Base and 'Milieux Naturels Remarquables' shape (Geographic Information System shape from [administration.carmencarto.fr](http://administration.carmencarto.fr)).

Table 1: Seed lot details. ‘Elev.’ refers to the site elevation in meters above sea level. ‘Area’ is the total area for the seed collection. ‘Age’ is the number of days between the seed collection date and the sowing date for the germination test. ‘Mor.’, ‘Emb.’, ‘Ger.’ and ‘Via.’ are the abbreviations for ‘Morphological characterization’, ‘Embryo characterization’, ‘Germination test’ and ‘Viability test after germination test’, respectively. A cross (X) indicates the seed lot used for a particular test.

Site	Coordinates	Elev. (m)	Code	Collection date	Area (m <sup>2</sup> )	Age (days)	Mor.	Emb.	Ger.	Via.
Plaine des Sables	21°13'50" S	2200	SAB1	12/03/2021	15	10	x	x	x	x
	55°39' 41" E		SAB2	25/03/2021	15	12		x	x	x
Nez de Bœuf	21°12' 46" S	2013	NEZ1	05/08/2020	15	6	x	x	x	x
	55° 36' 47" E		NEZ2	05/08/2020	15	16		x	x	x
			NEZ3	04/09/2020	15	11		x	x	
Notre Dame de La Paix	21° 15' 49" S	1711	NDP	29/08/2019	30	7	x		x	
	55° 36'08" E									
Rivière des Remparts	21° 12' 18" S	1526	REM	31/08/2019	10	5	x		x	
	55° 37' 39" E									
Radiers Sainte Rose	21° 09' 09" S	598	RAD	14/08/2020	60	10	x	x	x	x
	55° 45' 54" E									

## 2.2 Morphological characterization

Measurements of length (largest observed dimension), width (smallest observed dimension) and total length of the plumose style were made on 50 seeds, using a digital calliper with an accuracy of 0.1 mm (Fisher Darex). For embryo characterization, 30 seeds for each of the six seed lots (Table 1) were randomly selected for an embryo section using a scalpel (No. 23, Swann-Morton) under a binocular microscope (x30, Leica – Wild M3B). Embryo development status was observed (x40, Leica – Wild M3B) and defined as developed or undeveloped based on the criterion described in Fig. 3.

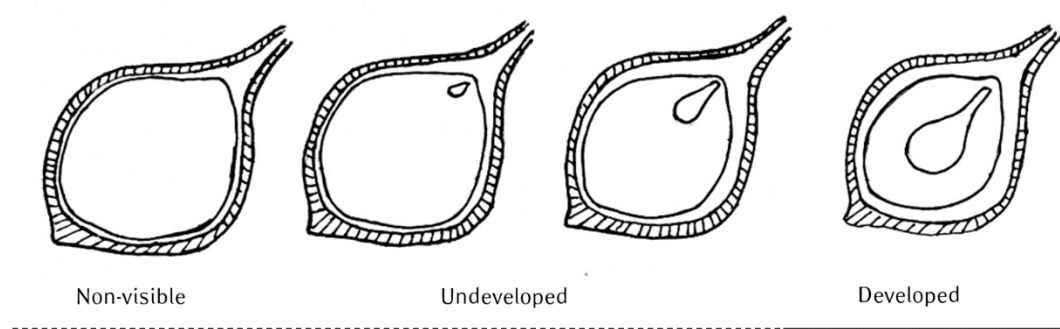


Fig. 3: Identification key of embryo development status in our study of differentiation of undeveloped and developed embryos. Two other cases can be observed, non-visible embryo and without embryo (seed empty).



## 2.3 Germination tests

A preliminary germination test was performed with and without the plumose style and concluded that the style had no effect on germination. For the other germination tests, the plumose style was therefore removed. Five replicates of 20 seeds were sown in plastic Petri dishes (90 x 15 mm, Greiner Bio-One International GmbH) on 35 mL of silex sand (granulometry of 0.4-0.8, Gre®) which was moistured until saturation. To limit the emergence of pathogens, the sand was previously heated to 140°C for two hours in a drying oven (Thermosi, SR 1000), cooled down and aseptically poured into each Petri dish, according to Leperlier et al. (2018). Replicates were placed in environmental chambers, controlled at 20 or 25°C in light (with a photoperiod of 12/12H). Temperatures and photoperiod in the laboratory were chosen considering median, minimal and maximal temperature data and mean natural photoperiod, covering all sites as well as possible (Météo France, 2019). Germination was detected by the emergence of the radicle (> 1 mm). The seeds were checked weekly and the Petri dishes were watered if necessary. Observations were made for 9 weeks. At the end of this period, it was possible to perform a viability test on the remaining non-germinated seeds of five seed lots (Table 1). The viability of embryos was tested by a tetrazolium test (2,3,5-Triphenyltetrazolium chloride ≥ 95%, Sigma, concentration: 500 ppm, ISTA, 2017, 2021). The results of the test were confirmed using a binocular microscope (x 40, Leica – Wild M3B). A dark pink embryo was considered as viable, whereas a white or light pink embryo was considered as unviable.

## 2.4 Data analyses

Data analyses were performed using R version 4.1.2 (R Core Team, 2021). Figures were created with the package 'ggplot2' (Wickham, 2016).

To compare the seed length and width, and the plumose style length for each site (n=50, except for the plumose style), means ( $\pm$ se) for each characteristic were calculated. We built a Linear Model for each characteristic per site. We evaluated whether data for each characteristic exhibited a normal distribution. If this was not the case, we applied a Box-Cox transformation (Box & Cox, 1964; Fox & Weisberg, 2019). We made pairwise comparisons integrating a Bonferroni-like correction (package 'emmeans', Russel, 2021). For embryo characterization, the percentage of seeds per development status (*i.e.* developed and undeveloped) and the percentage of seeds without embryos were calculated for each seed lot (n=30).

To evaluate the presence or absence of dormancy in laboratory conditions, the global final germination percentage for Week After Sowing (WAS) for nine weeks was calculated as the ratio between the number of germinated seeds and the total number of seeds (n = 100), for each temperature (20°C and 25°C). The upper bound of each viability percentage was calculated using an exact binomial confidence

interval. A seed lot was recorded as having dormant seeds if the final germination percentage, plus the 95% confidence interval (upper bound), was inferior to 50% (Baskin & Baskin, 2014; Ng, 1978).

### 3. Results

#### 3.1 Seed morphological characteristics

The collection site had a significant effect on the seed length and width, and plumose style length ( $< 2.2e-16$ ). For the mean seed length (Fig. 4a), the three forest sites, RAD, NDP, and REM were different ( $P < 0.0001$ ), with  $3.97 \pm 0.04$  mm,  $2.25 \pm 0.03$  mm and  $2.54 \pm 0.04$  mm, respectively. NDP was the lowest value among the five sampled sites. At the scale of subalpine shrubland, the mean seed length of SAB1 ( $4.05 \pm 0.04$  mm) was not different to that of the forest site, RAD ( $P = 0.2434$ ). The greatest mean value was observed for NEZ1 ( $4.24 \pm 0.04$  mm) which was different to the others, including the other subalpine shrubland sites ( $P \leq 0.0068$ ).

For the mean seed width (Fig. 4b), the two smallest means were for the two subalpine shrubland sites ( $2.70 \pm 0.03$  mm for NEZ1 and  $2.82 \pm 0.04$  mm for SAB1) and were not significantly different ( $P = 0.0743$ ). However, they were different to those of the three forest sites ( $P < 0.0001$ ). The means of RAD, NDP and REM were different, with  $3.09 \pm 0.05$  mm,  $3.52 \pm 0.06$  mm and the greatest mean,  $3.98 \pm 0.05$  mm, respectively ( $P < 0.0001$ ).

For the mean plumose style length (Fig. 4c), the greatest mean ( $46.32 \pm 0.73$  mm) was that of RAD, a forest site, and was different to the three other sites, with  $27.58 \pm 1.14$  mm for REM,  $30.35 \pm 0.97$  mm for NDP, and  $33.55 \pm 0.88$  mm for NEZ1 ( $P < 0.0001$ ). The lowest mean (REM) was not different to that of NDP ( $P = 0.0722$ ) but was different to that of NEZ1, a subalpine shrubland site ( $33.55 \pm 0.88$  mm;  $P = 0.0001$ ).

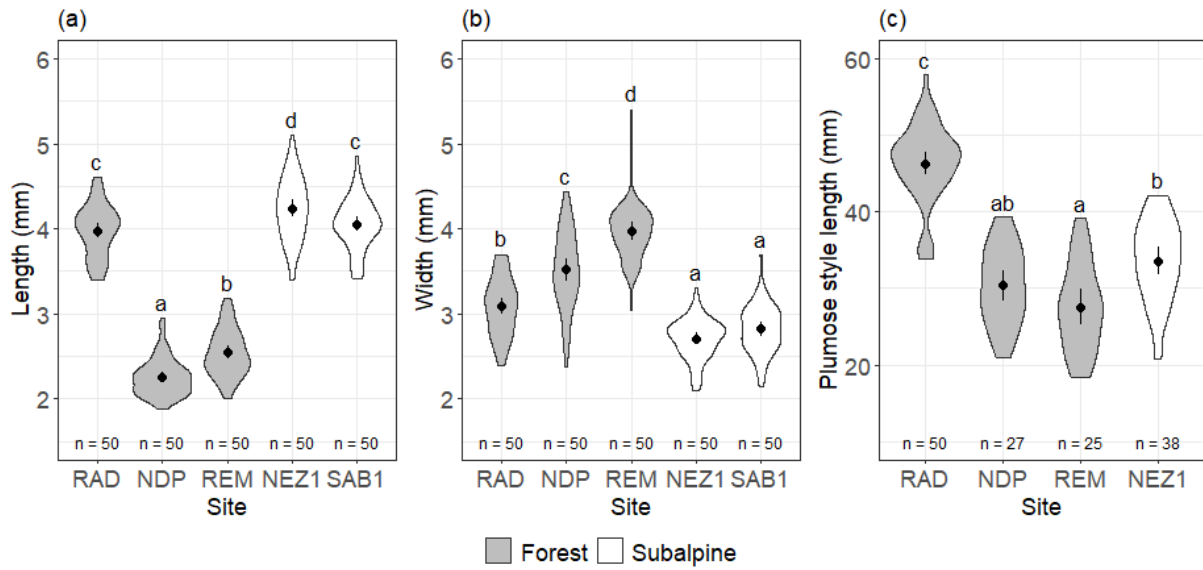


Fig. 4: Mean seed measurements in mm for five sites (three forest sites in grey, RAD: Radiers Sainte-Rose, NDP: Notre Dame de La Paix Forest, REM: Riviere des Remparts Forest; and two subalpine shrubland sites in white, NEZ1: Nez de Boeuf and SAB1: Plaine des Sables). The black points correspond to the means, the black bars to confidence intervals (95% level), and the curves are violin plots. (a) Length, (b) Width and (c) Plumose style length. 'n' refers to the number of measured seeds (SAB data for plumose style length are removed because of the low n value). Means with the same letter are not significantly different at the 95% level.

Of the six seed lots evaluated for their embryo physiological status, three had at least 7% of embryos considered as developed, with 13% for NEZ2, 7% for NEZ3 and 60% for RAD (upper bounds at 14%, 21% and 70%, respectively; Fig. 5).

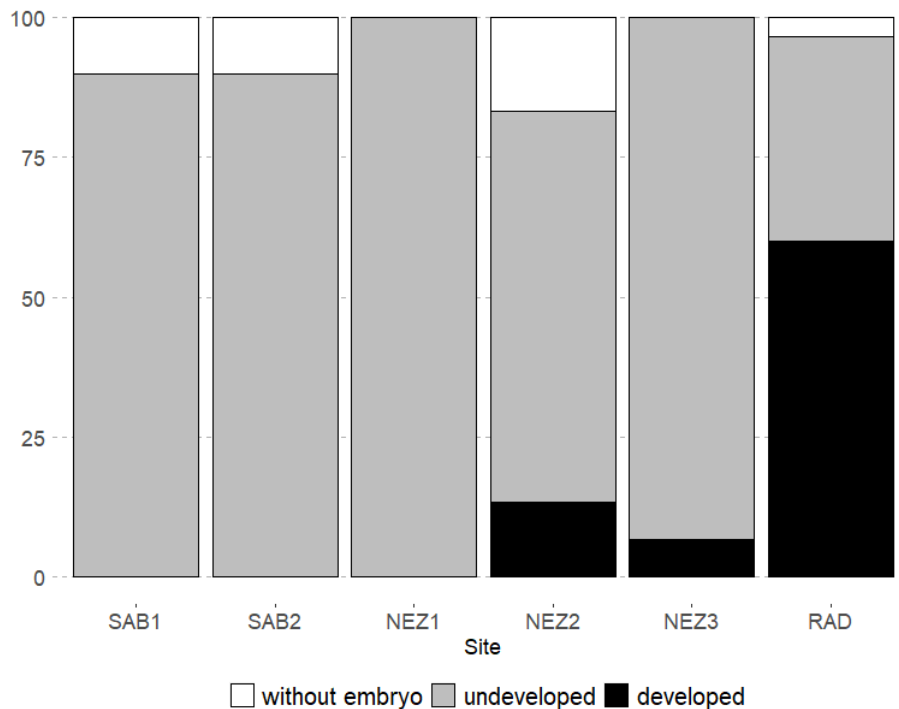


Fig. 5: Percentage of seeds without embryos in white, with undeveloped embryos in grey, and with developed embryos in black.

### 3.2 Germination requirements

At 20°C, all sites except for NDP and REM (collected in August 2020) reached the threshold of 50%, considering upper bounds, at four Weeks After Sowing, WAS (Fig. 6a). The seed lot from SAB1 (collected on 12 March 2021) was the first to reach the threshold of 50% in the fifth WAS, with the upper bound estimated at 50%. The final global germination percentage in the ninth WAS was observed at 40% (upper bound estimated at 93%). The seed lot from RAD (August 2020) reached the threshold of 50% in the sixth WAS, with the upper bound estimated at 56%. The final global germination percentage in the ninth WAS was high at 87% (upper bound estimated at 93%). Two lots, SAB2 (collected on 25 March 2021) and NEZ3 (collected in September 2020), both reached 50% in the seventh week, with the upper bounds both estimated at 53%. The final global germination percentages in the ninth WAS were 52% and 46%, respectively. Finally, the seed lots from NEZ1 and NEZ2 (collected in August 2020, but sown 6 and 16 days after collection, respectively) reached 50% in the last WAS, in the ninth and eighth weeks, with the upper bounds estimated at 54% and 63%, respectively.

At 25°C, the final global germination percentage was almost zero for all sites considering all WAS, with an observed range from 0 to 13%. Viability percentages at the end of the germination test on remaining seeds were also very low, ranging from 1% to 5%, except for SAB2 (with a high percentage of 63%; Fig. 6b). In comparison to 20°C, this was the same pattern, with a range from 3 to 22% (upper bound corresponding to SAB2).

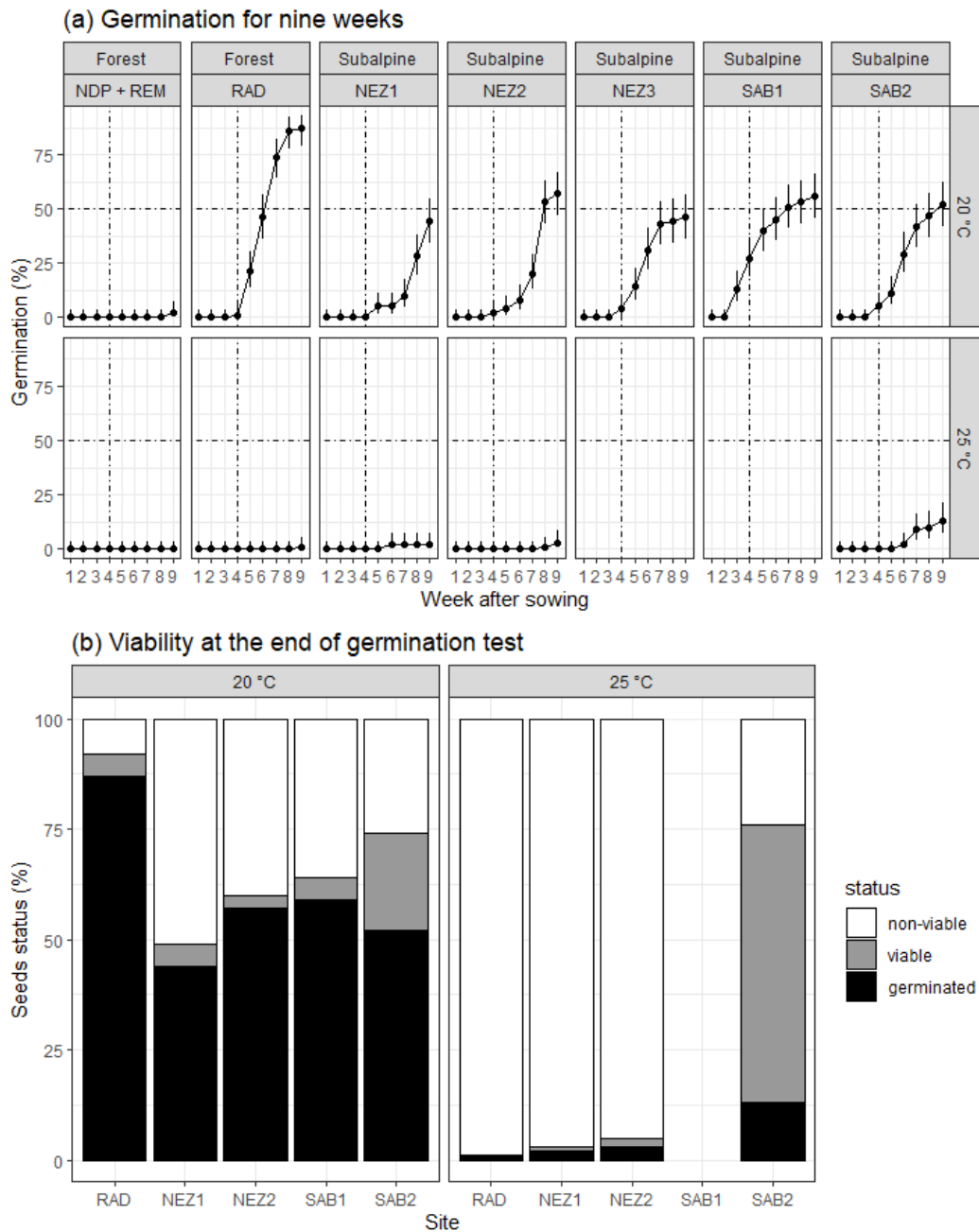


Fig. 6: (a) The global final percentage represents germination at 20°C or 25°C for nine weeks after sowing, for seven seed lots (Table 1). Final global percentages are indicated as black squares, and Confidence Intervals, as calculated by an exact binomial test, by black lines. The black dotted line represents the 50%-threshold used to define dormancy in the data analyses (Baskin & Baskin, 2014; Ng, 1978). No germination tests are available at 25°C for NEZ3 and SAB1. (b) Viability test results at the end of the previous germination tests, with three percentages (for non-viable embryos in white, viable embryos in grey, and germinated seeds in black), for five seed lots.

## 4. Discussion

### 4.1 Differences in morphological characteristics

Seed characteristics, such as size or plumose style characteristics could contribute to a better definition of the global taxonomy of *Clematis*, as shown for 19 species from Korea (Ghimire et al., 2020). In the Mascarene Archipelago, *Clematis mauritiana* is the only native species representative of the family, although the species is also common in Madagascar (Bossert et al., 1976). In the Mascarene Flora, the achene is described as plumose with a global length ranging from 2 to 3.5 cm (Bossert et al., 1976). Our data confirm this description with more details about the body of the achenes (considered as the seed) with a length ranging from 2.5 to 4 mm and a width ranging from 3 to 4 mm. The plumose style length varies from 27 to 46 mm. Concerning comparisons between vegetation zones (*i.e.* forests and subalpine shrubland), *C. mauritiana* does not seem to have conclusive morphological patterns, except perhaps for the seed width. Those seeds from subalpine shrublands ( $\leq 2.82 \pm 0.04$  mm) are smaller than those from forests ( $\geq 3.09 \pm 0.05$  mm). In some species, size is well-known as a fruit maturity indicator (Hay & Smith, 2003; Sarrailh et al., 2007). We believe that the RAD seed lot may have a profile that represents the most advanced stage of seed maturity in the forest, *i.e.* physiologically able to germinate, without obscuring the potential presence of dormancy (Schmidt, 2000). This profile could be described as seeds with a longer plumose style ( $46.32 \pm 0.73$  mm), a majority of developed embryos ( $60\% \pm 70\%$ ), and probably correlating to the longer length ( $3.97 \pm 0.04$  mm) due to embryo growth. Nevertheless, this profile cannot be extended to seeds from subalpine shrublands, which have seed lots with undeveloped embryos, but the status is not permanent (see discussion below).

Other morphological features, other than those related to seeds, might be of interest in *C. mauritiana*, especially when comparing forests and subalpine shrublands. In our collection campaign, we observed that lianas in forests often have a woody structure (with an estimated diameter of about 60 mm), in contrast to those that cover the subalpine shrubland on lapilli and have a more lianescent structure ( $\leq 1$  m<sup>2</sup>; Fig. 7a and 7b). To complete this work, it would be interesting to study the variations in *C. mauritiana* seedlings and leaves, including their colour which ranges from green to red and with purplish and bluish shades for some individuals in forests (Franck and Riviere, pers comm.). In a study on 58 species of *Clematis* and *Clematopsis*, Essig (1991) distinguishes two types of seedlings and suggests that these associated characteristics are fundamental keys to integrate into a complex and complete taxonomic classification (Lehtonen et al., 2016). It would also be interesting to observe the morphology of seedlings in greenhouse or nursery conditions, to determine if this represents phenotypic plasticity or the presence of two morphotypes or two subspecies on Reunion Island. In addition, the hypothesis of the presence of two morphotypes comes from a potential phenological

shift between forest and subalpine shrubland sites. More precisely, we collected seeds in subalpine shrubland on lapilli in March 2021 in contrast to the collection of seeds for other sites from August to October 2019 or 2020, and confirmed in 2021 by observation (Naze *et al.*, unpublished data). Concretely, if two morphotypes or subspecies exist, from a genetic diversity point of view, one might ask whether there are any implications for plantation success. In other words, the question that arises is whether it is necessary to take precautions for seed collection and the choice of destination of the young plants from the nursery (Jones, 2009; Thomas *et al.*, 2014).

## 4.2 Germination requirements

Before considering any restoration operation or even natural revegetation, the seed germination stage is a critical step to overcome (Baskin & Baskin, 2014; Donohue, 2002). Seed germination has been studied on at least 31 species of *Clematis* (30 species reviewed by Baskin & Baskin (2014) and one by Zhang *et al.*, (2021)). Of these, 28 have MPD (the three others are MD, or not conclusively MD or MPD). Cold stratification experiments and the use of gibberellic acid are widely-used methods to detect MPD, and its nine levels and two subclasses: simple and complex (Baskin & Baskin, 2014; Fogliani *et al.*, 2017; Zhang *et al.*, 2021). Unfortunately, in our case, these stratification experiments were lost during the COVID-19 health crisis. Nevertheless, our results suggest that *C. mauritiana* has a dormancy with at least a morphological component. In fact, for the seed lots from the SAB subalpine shrublands, both seed lots showed 90% undeveloped embryos and 10% were without embryos. However, the germination threshold of 50% (used to define dormancy) was reached in the fifth Week After Sowing (WAS) for one lot and in the sixth WAS for the other. The seed lot from the tropical forest RAD, with 60% of developed embryos, also overcame dormancy in the sixth WAS. Thus, the embryos continued to grow in the moist Petri dish environment. Considering these results and observations during our collection at natural sites, we assume that embryos favour moist conditions. More precisely, in forests, we often observed seedlings on bryophytes in NDP (Fig. 7d) and Trous Blancs (21°12'17" S; 55°36'38" E; 1916 m a.s.l), and no seedlings among '*C. mauritiana* seed carpets' in very moist environments under shrubs and trees. We think that microhabitats, such as bryophyte covers, keep seeds in a regulated moist environment (Ah-Peng *et al.*, 2017). In subalpine shrubland, we think that small rock cavities (Fig. 7c) or patches of herbaceous vegetation could also have this role, according to our field observations during seed collection. This cover could allow the seeds to have access to light, instead of being buried in the soil (Derroire *et al.*, 2007). Light is indeed described as a determining factor for seed germination in some *Clematis* species, such as *C. foetida* (Burrows, 1996). But, for *C. mauritiana*, our primary results highlight that seeds do not require light for seed germination, but light could improve it significantly (Supplementary data). However, these results need to be confirmed, especially because of the age of the seeds, which could have an impact on their light sensitivity.

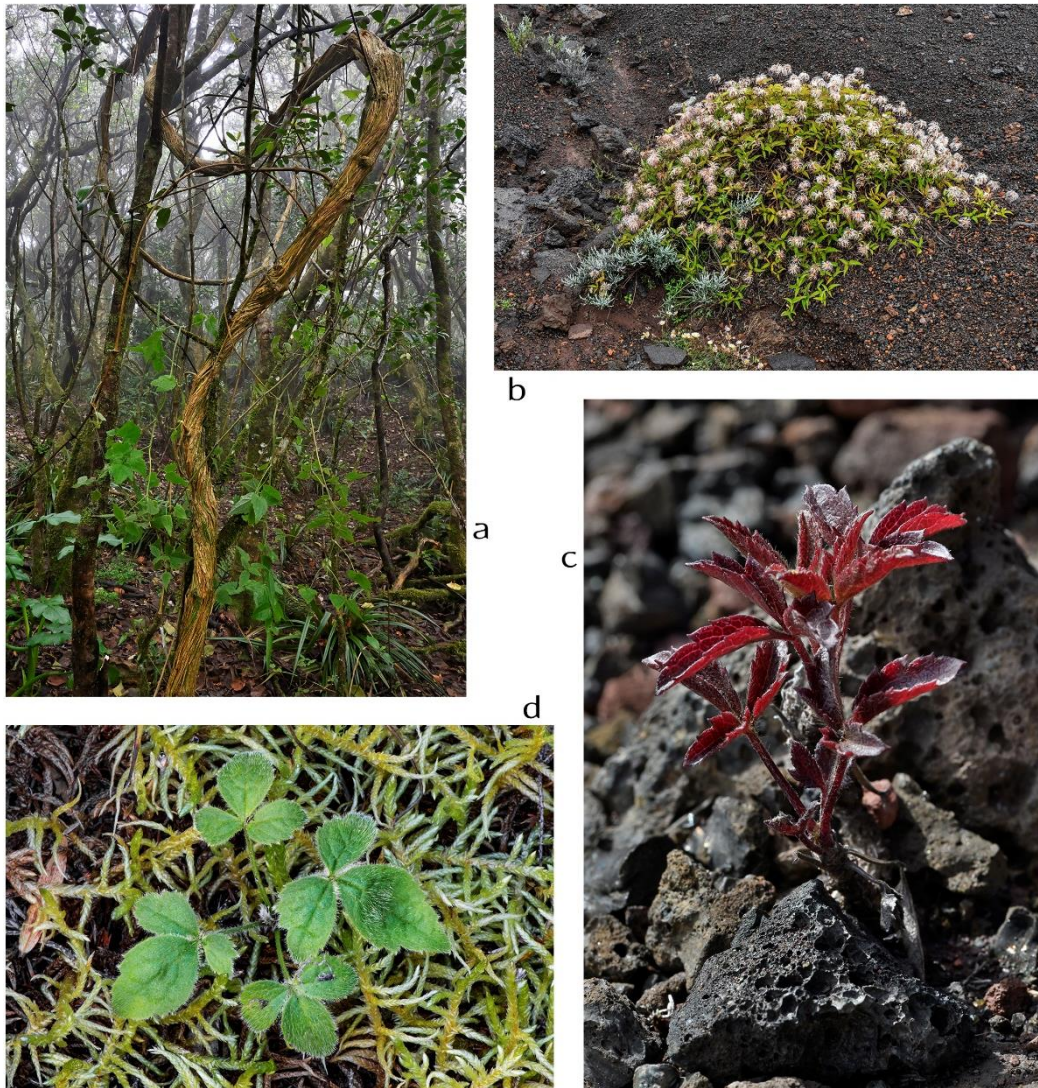


Fig. 7: *Clematis mauritiana* in forest (pictures on the left side) and subalpine (pictures on the right side) vegetations. (a) Woody liana in Notre Dame de La Paix, a tropical montane cloud forest (estimated diameter, 5 cm); (b) 1 m<sup>2</sup> patch of liana with fruits on lapilli in Plaine des Sables, a subalpine shrubland; (c) seedlings on bryophytes in Trouis Blancs, a tropical montane cloud forest (estimated height: 5 cm); (d) seedlings on lapilli (estimated height: 6 cm).



### 4.3 Implications for restoration programmes

Ecological restoration is not limited to planting a range of species but aims to initiate or accelerate the self-repair of a degraded, damaged or destroyed ecosystem, including its crucial process of natural regeneration (CBD, 2016; Martin, 2017; SER, 2004). To use *Clematis mauritiana* in restoration programs on Reunion Island, it is crucial to collect seeds at maturity in natural sites, before any nursery production (Hay & Smith, 2003). In this study, we differentiated mature and immature seeds for nursery workers (Fig 2d). According to our results, it also seems that a long plumose style allows seedlings to develop quickly. Furthermore, we have shown that germination rates were better at 20°C and after several weeks after sowing. These data should be considered for the efficient implementation of revegetation programs, such as the ENDEMIEL project. Thus, using a mixture of seeds collected from the NEZ subalpine shrublands between September 23 and October 5 2020, we had encouraging greenhouse returns with 44% seedling emergence (n=1600 seeds) before the fourth week after sowing. No data is currently available on the establishment of this species. However, given the importance of access to light for the germination of *C. mauritiana* seeds, the main threat to this native species is invasive alien species covering the soil. Indeed, these invasive species are among the major threats to the biodiversity of islands, including Reunion Island (Fenouillas et al., 2021; Russell & Kueffer, 2019). Climate change could also be a great threat to seed germination (Walck et al., 2011). According to our results, a difference of about 5°C (rather than 20°C) causes a complete absence of germination. However, seeds from the Plaine des Sables site, SAB2 (2200 m a.s.l) seem to be more resilient, according to a viability test at 25 °C (with 63% of seeds viable after a germination test for nine weeks). Perhaps this potential morphotype is more adapted to temperature variations, which also characterize subalpine shrubland conditions (Cadet, 1977; Juvik et al., 1993). Thus, using more native lianas in ecological restoration programmes or more generally in anthropogenic environments could become a great challenge in the context of invasions and climate change.

### Acknowledgements

This research was co-funded by the European Union: European regional development fund (ERDF), by the Conseil Régional de La Réunion and by the Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD). The authors greatly acknowledge the Plant Protection Platform (3P, IBISA). We thank students, in particular Lenny MARTIN. We thank also Gerard LEBRETON, David TEYSSÉDRE and Jacob PANCHBAYA for their help in seed collection, Pauline FENOULLAS for providing map data and Stephan HOUGHTON for proofreading.

## Supplement

### Light requirements

#### Additional materials and methods

Seeds lots consisted of several lots collected on several dates (Table A). Five replicates of 20 seeds were placed in environmental chambers (Sanyo, MLR 350), controlled at 20°C with a relative humidity of 80%, in 12 hours of light (white fluorescent lamps) or in dark (in a black box).

Table A: Seed lot details. 'Code' refers to the code of the seed lot. 'Area' is the total area for the seed collection. 'Age' is the number of days between the seed collection date and the sowing date for the germination test. 'MIX1' and 'MIX2' are a mix of several seed lots. A cross (X) indicates the seed lots used for 'MIX1' or 'MIX2'. \*<sup>1</sup>age of 41 days for MIX1 and 33 days for MIX2; \*<sup>2</sup> age of 29 days for MIX1 and 21 days for MIX2.

Vegetation zone	Site	Coordinates	Elevation (m)	Code	Collection date	Area (m <sup>2</sup> )	Age (days)	MIX1	MIX2
Subalpine shrubland	Nez de Boeuf	21°12'46'' S 55°36'47'' E	2013	NEZ4	23/09/2020	15	* <sup>1</sup>	X	X
				NEZ5	2/10/2020	15	32	X	
Cloud forest	Trous Blancs	21° 12' 17'' S 55° 36' 38 '' E	1916	TRO	5/10/2020	60	* <sup>2</sup>	X	X

### Results

For MIX1, in the fourth week after sowing (WAS), differences in light and in dark were detected, with estimated final germination percentages (EFGP) of 16% and 4% respectively, which were inferior to the no-dormancy threshold of 50% ( $P = 0.0312$ ). In the ninth WAS, a difference, in light and in dark was also detected ( $P = 0.0799$ ) with 56% and 38%, respectively (Fig. A).

For MIX2, in the fourth WAS, all pairwise comparisons were different ( $P \leq 0.0041$ ), except between in light in the fourth WAS and in dark in the ninth WAS ( $P = 0.1108$ ). In light, the EFGP were 24% in the fourth WAS and 82% in the ninth WAS. In dark, they were 10% in the fourth WAS and 39% in the ninth WAS (Fig. A).

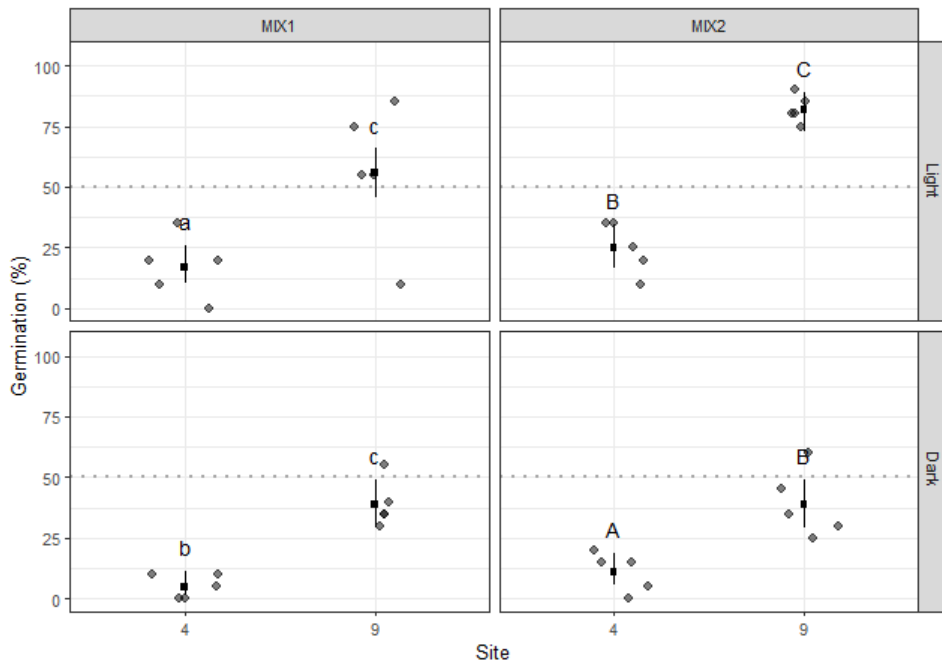


Fig. A: Estimated final germination percentages (black squares), Confidence Intervals adjusted by models (grey lines), observed percentages by replicate (grey points), in light (12 hours per 24 hours) and in dark, in the fourth and ninth weeks after sowing for two mixed seed lots. Pairwise comparisons with a Bonferroni-like correction were made for light conditions (lower-case letters in light and upper-case letters in dark). Means with the same letter are not significantly different at the 95% level.

## References

- Ahmed Abdou, A., M'Déré, A., Notter, J.-C., & Baret, S. (2017). Cartographie et impacts de la liane *Hiptage benghalensis* envahissante à La Réunion et identification des priorités de lutte. *Revue d'Ecologie, Terre et Vie*, 72(2), 147–158.
- Ah-Peng, C., Cardoso, A. W., Flores, O., West, A., Wilding, N., Strasberg, D., & Hedderson, T. A. J. (2017). The role of epiphytic bryophytes in interception, storage, and the regulated release of atmospheric moisture in a tropical montane cloud forest. *Journal of Hydrology*, 548, 665–673. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2017.03.043>
- Baret, S., Maurice, S., Le Bourgeois, T., & Strasberg, D. (2004). Altitudinal variation in fertility and vegetative growth in the invasive plant *Rubus alceifolius* Poir (Rosaceae), on Réunion island. *Plant Ecology*, 172(2), 265–273. <https://doi.org/10.1023/B:VEGE.0000026345.67250.d2>
- 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 Réunion (Indian Ocean, Mascarene islands). *Austral Ecology*, 31(6), 747–758. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2006.01636.x>
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2014). Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/C2013-0-00597-X>
- Baskin, J. M., & Baskin, C. C. (2004). A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research*, 14(01), 1–16. <https://doi.org/10.1079/SSR2003150>
- Birhane, E., Fekensa, Z., Tewolde-Berhan, S., Rannestad, M. M., & Solomon, N. (2020). The diversity and distribution of lianas under various disturbance regimes in Chilimo dry Afromontane forest, Ethiopia. *Global Ecology and Conservation*, 23, e01045. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01045>
- Bosser, J., Cadet, T., Guého, J., & Marais, W. (1976). *Flore des Mascareignes* (Sugar Industry Research Institute (Mauritius), Institut de Recherche pour le Développement (IRS, Paris), Royal Botanic Gardens (Kew), Vol. 1–24).
- Boullet, V. (2020). *Clematis mauritiana* Lam. - *Index taxonomique de la flore vasculaire de La Réunion (ITR) version 2020.1 du 4 dec. 2020*. Mascarine Cadetiana - CBNM. [https://mascarine.cbnm.org/index.php/flore/index-de-la-flore/nom?code\\_taxref=706059](https://mascarine.cbnm.org/index.php/flore/index-de-la-flore/nom?code_taxref=706059)
- Box, G. E. P., & Cox, D. R. (1964). An Analysis of Transformations. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 26(2), 211–243. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1964.tb00553.x>
- Burrows, C. J. (1996). Germination behaviour of the seeds of seven New Zealand vine species. *New Zealand Journal of Botany*, 34(1), 93–102. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1996.10412696>
- Cadet, L. J. T. (1977). *La végétation de l'île de la Réunion : Étude phytocéologique et phytosociologique*. Aix-Marseille III.
- Campbell, M. J., Edwards, W., Odell, E., Mohandass, D., & Laurance, W. F. (2015). Can Lianas Assist in Rainforest Restoration? *Tropical Conservation Science*, 8(1), 257–273. <https://doi.org/10.1177/194008291500800119>
- CBD. (2016). *Ecosystem restoration: Short-term action plan. XIII/5.*, 10.
- Chamorro, D., Luna, B., & Moreno, J. M. (2013). Germination response to various temperature regimes of four Mediterranean seeder shrubs across a range of altitudes. *Plant Ecology*, 214(12), 1431–1441. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0264-0>

- Chawla, R., Kumar, S., & Sharma, A. (2012). The genus *Clematis* (Ranunculaceae): Chemical and pharmacological perspectives. *Journal of Ethnopharmacology*, *143*(1), 116–150. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2012.06.014>
- Côme, D., & Corbineau, F. (2006). Dictionary of the biology of seeds and seedlings.
- Cotado, A., Garcia, M. B., & Munné-Bosch, S. (2020). Physiological seed dormancy increases at high altitude in Pyrenean saxifrage (*Saxifraga longifolia* Lapeyr.). *Environmental and Experimental Botany*, *171*, 103929. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.103929>
- Derroire, G., Schmitt, L., Rivière, J. N., Sarrailh, J. M., & Tassin, J. (2007). The essential role of tree-fern trunks in the regeneration of *Weinmannia tinctoria* in rain forest on Réunion, Mascarene Archipelago. *Journal of Tropical Ecology*, *23*(4), 487–492. <https://doi.org/10.1017/S026646740700418X>
- Donohue, K. (2002). Germination Timing Influences Natural Selection on Life-History Characters in *Arabidopsis thaliana*. *Ecology*, *83*(4), 1006–1016. <https://doi.org/10.2307/3071909>
- Erfanzadeh, R., Kahnuj, S. H. H., Azarnivand, H., & Pétillon, J. (2013). Comparison of soil seed banks of habitats distributed along an altitudinal gradient in northern Iran. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, *208*(5), 312–320. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.04.004>
- Essig, F. B. (1991). Seedling morphology in *Clematis* (Ranunculaceae) and its taxonomic implications. *SIDA, Contributions to Botany*, *14*(3), 377–390.
- Fenouillas, P., Ah-Peng, C., Amy, E., Bracco, I., Dafreville, S., Gosset, M., Ingrassia, F., Lavergne, C., Lequette, B., Notter, J.-C., Pausé, J.-M., Payet, G., Payet, N., Picot, F., Pougavanon, N., Strasberg, D., Thomas, H., Triolo, J., Turquet, V., & Rouget, M. (2021). Quantifying invasion degree by alien plants species in Reunion Island. *Austral Ecology*, *46*(7), 1025–1037. <https://doi.org/10.1111/aec.13048>
- Fernández-Pascual, E., Jiménez-Alfaro, B., Caujapé-Castells, J., Jaén-Molina, R., & Díaz, T. E. (2013). A local dormancy cline is related to the seed maturation environment, population genetic composition and climate. *Annals of Botany*, *112*(5), 937–945. <https://doi.org/10.1093/aob/mct154>
- Fogliani, B., Gâteblé, G., Villegente, M., Fabre, I., Klein, N., Anger, N., Baskin, C. C., & Scutt, C. P. (2017). The morphophysiological dormancy in *Amborella trichopoda* seeds is a pleiomorphic trait in angiosperms. *Annals of Botany*, *119*(4), 581–590. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw244>
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). *An {R} Companion to Applied Regression, Third Edition*. Thousand Oaks CA: Sage. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- Gerwing, J. J., Schnitzer, S. A., Burnham, R. J., Bongers, F., Chave, J., DeWalt, S. J., Ewango, C. E. N., Foster, R., Kenfack, D., Martínez-Ramos, M., Parren, M., Parthasarathy, N., Pérez-Salicrup, D. R., Putz, F. E., & Thomas, D. W. (2006). A standard protocol for liana censuses. In *Biotropica* (Vol. 38, Issue 2, pp. 256–261). Parren & Bongers. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00134.x>
- Ghimire, B., Park, B. K., Son, D. C., & Oh, S. H. (2020). Achene morphology and anatomy of *Clematis* L. (Ranunculaceae) in Korea and its taxonomic implications. *Plants*, *9*(10), 1–27. <https://doi.org/10.3390/plants9101279>
- Hay, F. R., & Smith, R. D. (2003). Seed maturity: When to collect seeds from wild plants. *Seed Conservation: Turning Science into Practice*. London: Royal Botanic Gardens, Kew, 97–133.

- Heim, A., Nagase, A., Lundholm, J., & Wrathall, C. (2018). Germination ecology of native plant species for use in restoration and the urban landscape in Nova Scotia, Canada. *Native Plants Journal*, 19(3), 201–215. <https://doi.org/10.3368/npj.19.3.201>
- Irl, S. D. H., Harter, D. E. V., Steinbauer, M. J., Gallego Puyol, D., Fernández-Palacios, J. M., Jentsch, A., & Beierkuhnlein, C. (2015). Climate vs. Topography – spatial patterns of plant species diversity and endemism on a high-elevation island. *Journal of Ecology*, 103(6), 1621–1633. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12463>
- ISTA. (2017). International Rules for Seed Testing. *Basserdorf: International Seed Testing Association*, 2017. 296 p.
- ISTA. (2021). *International Rules for Seed Testing 2021: Vol. Suppl* (p. 14). The International Seed Testing Association. <https://doi.org/10.15258/istarules.2021.1>
- Jones, T. A. (2009). Conservation Biology and Plant Breeding: Special Considerations for the Development of Native Plant Materials for Use in Restoration. *Ecological Restoration*, 27(1), 8–11.
- Juvik, J. O., Nullet, D., Banko, P., & Hughes, K. (1993). Forest climatology near the tree line in Hawai'i. *Agricultural and Forest Meteorology*, 66(3–4), 159–172. [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(93\)90068-S](https://doi.org/10.1016/0168-1923(93)90068-S)
- Kathriarachchi, H. S., Tennakoon, K. U., Gunatilleke, C. V. S., Gunatilleke, I. A. U. N., & Ashton, P. M. S. (2004). Ecology of two selected liana species of utility value in a lowland rain forest of Sri Lanka: Implications for management. *Conservation & Society*, 2(SPECIAL ISSUE: NON-TIMBER FOREST PRODUCTS), 273–288.
- Kildisheva, O. A., Dixon, K. W., Silveira, F. A. O., Chapman, T., Sacco, A. D., Mondoni, A., Turner, S. R., & Cross, A. T. (2020). Dormancy and germination: Making every seed count in restoration. *Restoration Ecology*, 28(S3), S256–S265. <https://doi.org/10.1111/REC.13140>
- Ladouceur, E., Jiménez-Alfaro, B., Marin, M., De Vitis, M., Abbandonato, H., Iannetta, P. P. M., Bonomi, C., & Pritchard, H. W. (2018). Native Seed Supply and the Restoration Species Pool. *Conservation Letters*, 11(2), e12381. <https://doi.org/10.1111/conl.12381>
- Lehtonen, S., Christenhusz, M. J. M., & Falck, D. (2016). Sensitive phylogenetics of *Clematis* and its position in Ranunculaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 182(4), 825–867. <https://doi.org/10.1111/boj.12477>
- Luzuriaga, A. L., Escudero, A., & Pérez-García, F. (2006). Environmental maternal effects on seed morphology and germination in *Sinapis arvensis* (Cruciferae). *Weed Research*, 46(2), 163–174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2006.00496.x>
- Ma, M., Zhou, X., Wang, G., Ma, Z., & Du, G. (2010). Seasonal dynamics in alpine meadow seed banks along an altitudinal gradient on the Tibetan Plateau. *Plant and Soil*, 336(1), 291–302. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0480-5>
- Mariko, S., Koizumi, H., Suzuki, J. Ichirou, & Furukawa, A. (1993). Altitudinal variations in germination and growth responses of *Reynoutria japonica* populations on Mt Fuji to a controlled thermal environment. *Ecological Research*, 8(1), 27–34. <https://doi.org/10.1007/BF02348604>
- Martin, D. M. (2017). Ecological restoration should be redefined for the twenty-first century. *Restoration Ecology*, 25(5), 668–673. <https://doi.org/10.1111/rec.12554>
- Météo France. (2019). *Relevés climatiques sur La Réunion*. <https://meteofrance.re/fr/climat/relevés>
- Ng, F. S. P. (1978). Strategies of establishment in Malayan forest trees. In *Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2014). Seeds: Ecology, Biogeography, and, Evolution of Dormancy and Germination. Elsevier Inc.* <https://doi.org/10.1016/C2013-0-00597-X>

- Ooi, M. K. J., Auld, T. D., & Denham, A. J. (2011). Projected soil temperature increase and seed dormancy response along an altitudinal gradient: Implications for seed bank persistence under climate change. *Plant and Soil* 2011 353:1, 353(1), 289–303. <https://doi.org/10.1007/S11104-011-1032-3>
- Picciau, R., Serra, S., Porceddu, M., & Bacchetta, G. (2018). Seed traits and germination behaviour of four Sardinian populations of *Helichrysum microphyllum* subsp. *tyrrhenicum* (Asteraceae) along an altitudinal gradient. *Plant Biology*, 21(3), 498–506. <https://doi.org/10.1111/plb.12903>
- R Core Team. (2021). *A language and environment for statistical computing*. Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Rasoloarijao, T. M. (2018). *Écologie de l'abeille, Apis mellifera unicolor Latreille, dans les écosystèmes forestiers naturels de Ranomafana (Madagascar) et Mare Longue (Réunion) : Étude du comportement de butinage et de l'utilisation des ressources florales par approche méliissopalynologique* [Phdthesis, Université de la Réunion]. <https://www.theses.fr/2018LARE0043>
- Russel, V. L. (2021). *Emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means*. R package version 1.6.1. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
- Russell, J. C., & Kueffer, C. (2019). Island Biodiversity in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources*, 44(1), 31–60. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-101718-033245>
- Sarrailh, J.-M., Baret, S., Riviere, E., & Le Bourgeois, T. (2007). *Arbo-Run V.1—Arbres et arbustes indigènes de la forêt réunionnaise : Description et multiplication*. CIRAD.
- Schmidt, L. (2000). *Guide to Handling of Tropical and Subtropical Forest Seed*. Danida Forest Seed Centre.
- Schnitzer, S. A., & Bongers, F. (2002). The ecology of lianas and their role in forests. In *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 17, Issue 5, pp. 223–230). Elsevier Ltd. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02491-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02491-6)
- SER. (2004). *The SER International Primer on Ecological Restoration* (p. 16). Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group. [www.ser.org](http://www.ser.org)
- Thomas, E., Jalonen, R., Loo, J., Boshier, D., Gallo, L., Cavers, S., Bordács, S., Smith, P., & Bozzano, M. (2014). Genetic considerations in ecosystem restoration using native tree species. *Forest Ecology and Management*, 333, 66–75. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.015>
- Triolo, J. (2009). *Miels, ruchers et plantes endémiques dans les forêts publiques* (p. 79) [Étude commandée par la DIREN Réunion à l'ONF Réunion par MAPA n° 2009 223 0531 04 06 du 28 juillet 2009.]. Office National des Forêts.
- UMR PVBMT. (2019). *Endémiel / Principaux projets—UMR PVBMT*. Unité Mixte de Recherche, Peuplements Végétaux et Bioagresseurs En Milieu Tropical. <https://umr-pvbmt.cirad.fr/principaux-projets/endemiel>
- Van Der Heijden, G. M. F., Powers, J. S., & Schnitzer, S. A. (2015). Lianas reduce carbon accumulation and storage in tropical forests. *PNAS*, 112(43), 13267–13271. <https://doi.org/10.5061/dryad.83gt9>
- Verbeeck, H., & Kearsley, E. (2016). The importance of including lianas in global vegetation models. In *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* (Vol. 113, Issue 1, p. E4). National Academy of Sciences. <https://doi.org/10.1073/pnas.1521343113>

- Vitelli, J. S., Madigan, B. A., Van Haaren, P. E., Setter, S., & Logan, P. (2009). Control of the invasive liana, *Hiptage benghalensis*. *Weed Biology and Management*, 9(1), 54–62. <https://doi.org/10.1111/j.1445-6664.2008.00318.x>
- Walck, J. L., Hidayati, S. N., Dixon, K. W., Thompson, K., & Poschlod, P. (2011). Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology*, 17(6), 2145–2161. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2486.2010.02368.X>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- Wu, H., Wang, S., Wei, X., & Jiang, M. (2019). Sensitivity of seed germination to temperature of a relict tree species from different origins along latitudinal and altitudinal gradients: Implications for response to climate change. *Trees*, 33(5), 1435–1445. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01871-0>
- Zhang, K., Ji, Y., Song, X., Yao, L., Liu, H., & Tao, J. (2021). Deep complex morphophysiological dormancy in seeds of *Clematis hexapetala* Pall. (Ranunculaceae). *Scientia Horticulturae*, 286, 110247. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.110247>



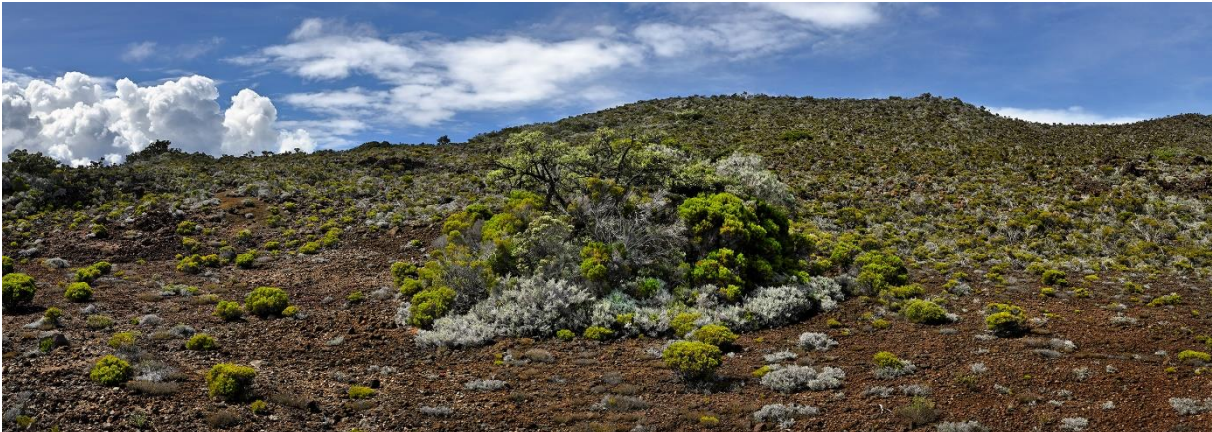


# Chapitre 3 : Germination et description botanique de cinq espèces emblématiques de la végétation subalpine

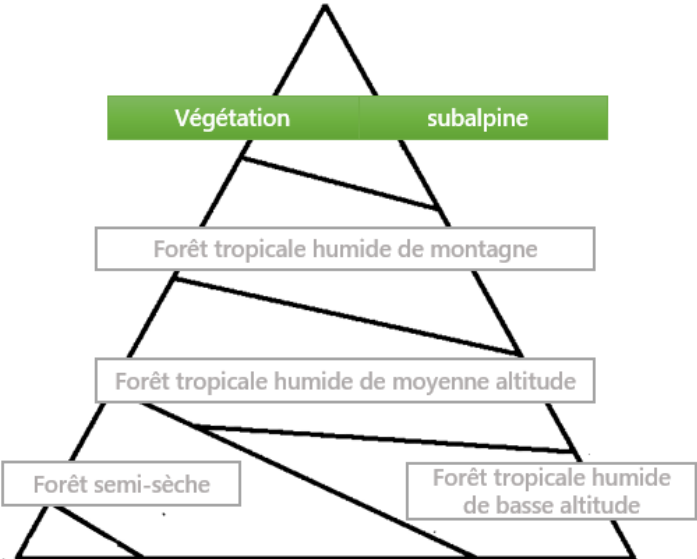
---



Route du Volcan (A. Franck)



Pas des Sables (A. Franck)





## Résumé de l'étude du chapitre 3

---

**Un petit nombre d'îles océaniques dans le monde abrite une végétation subalpine et alpine.** Leur biodiversité est riche mais vulnérable, notamment face aux incendies et aux invasions biologiques. Préserver ce milieu unique, c'est aussi préserver une biodiversité singulière au niveau mondial. Comme dans tous les étages de végétation, la germination est une étape pivot cruciale pour la régénération naturelle et la persistance des populations et des espèces. Or, très peu de données existent sur l'écologie des semences des espèces indigènes et endémiques de la végétation subalpine et alpine, en particulier en milieu insulaire.

L'île de La Réunion est un laboratoire privilégié pour l'étude de l'écologie des semences d'espèces subalpines. Cette étude se focalise sur cinq espèces emblématiques de cet étage de végétation (*Agarista buxifolia* (Comm. ex Lam.) G. Don, *Erica reunionensis* E.G.H. Oliv., *Hubertia tomentosa* Bory, *Hypericum lanceolatum* subsp. *angustifolium* (Lam.) N. Robson et *Stoebe passerinoides* (Lam.) Willd.).

Les principaux objectifs de ce chapitre 3 ainsi que les résultats majeurs obtenus sont :

### **(3.1) D'acquérir des données descriptives des stades phénologiques des cinq espèces**

Jusqu'ici peu de données sont disponibles sur les stades phénologiques des espèces subalpines, en particulier celles étudiées. Des planches des différents stades phénologiques ont été réalisées et sont disponibles à la fin du chapitre.

Il serait toutefois important de joindre à ces planches, des descriptions botaniques plus approfondies, telles que celles présentées dans les ouvrages classiques de botanique.

### **(3.2) D'identifier la présence de dormance et le comportement germinatif à la lumière à trois températures et deux photopériodes pour les cinq espèces de l'étude**

Des tests de germination ont été réalisés à trois températures (15, 20 et 25 °C), avec deux photopériodes (une première avec 12H à la lumière et 12H à l'obscurité et la deuxième totalement à l'obscurité). Des traitements pré-germinatifs ont également été testés avec l'application d'acide gibbérellique (GA<sub>3</sub> à 1000 ppm) et la même solution d'eau utilisée par Leperlier et al. (2018), avec des dérivés de fumée.

Les principaux résultats sont l'absence de dormance pour *S. passerinoides* et une suspicion de dormance à composante physiologique pour *A. buxifolia*, *E. reunionensis*, *H. tomentosa* et

*H. lanceolatum* subsp. *angustifolium*. Par ailleurs, la lumière est requise pour une germination optimale d'*A. buxifolia* et d'*E. reunionensis*

**(3.3) D'évaluer si des traitements pré-germinatifs se substituent à la lumière pour la germination de graines d'Ericaceae (*A. buxifolia* et *E. reunionensis*).**

Il est possible d'utiliser l'acide gibbérellique (GA<sub>3</sub> à 1000 ppm) comme substitut à la lumière pour la germination des deux espèces. Néanmoins, *E. reunionensis* présente une inhibition de la germination à 25 °C.

L'eau fumée n'améliore pas le taux de germination, excepté à l'obscurité à 15 °C pour *E. reunionensis*.

La température semble être un facteur déterminant dans les interactions impliquant les phytochromes et les phytohormones.

Bilan et Implications pour la Recherche-Action
<ul style="list-style-type: none"><li>• Première publication sur la germination d'espèces indigènes et endémiques de La Réunion au sein de la végétation subalpine</li><li>• Nécessité de semer les graines en surface pour la multiplication en pépinière d'<i>A. buxifolia</i> et d'<i>E. reunionensis</i></li><li>• Vulnérabilité accrue des espèces à photosensibilité positive (e.g. <i>A. buxifolia</i> et d'<i>E. reunionensis</i>) dans un contexte d'invasions biologiques favorisées par les incendies (cas d'<i>Ulex europaeus</i>). Les graines pourraient être privées de lumière en raison de l'occupation des sols par des espèces exotiques envahissantes</li><li>• Nécessité d'approfondir l'effet des composés libérés dans le sol et les ruissellements post-incendies sur la germination et l'installation de plantules des espèces indigènes et endémiques de La Réunion de l'étage subalpin</li></ul>

# Seed germination of five species from the subalpine shrubland of a mountainous oceanic island with high conservation value (Reunion Island)

Article publié dans *Global Ecology and Conservation*

Maëva NAZE<sup>1,2\*</sup>, Jean-Noël Eric RIVIERE<sup>2</sup>, Frédéric CHIROLEU<sup>2</sup>, Antoine FRANCK<sup>2</sup>, Isabelle FOCK-BASTIDE<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Université de La Réunion, UMR PVBMT, F-97410 Saint-Pierre, La Réunion, France

<sup>2</sup>CIRAD, UMR PVBMT, F-97410 Saint-Pierre, La Réunion, France

\* Corresponding author: [maeva.naze@cirad.fr](mailto:maeva.naze@cirad.fr)

Référence: Naze, M., Riviere, J.-N. E., Chiroleu, F., Franck, A., & Fock-Bastide, I. (2022). Seed germination of five species from the subalpine shrubland of a mountainous oceanic island with high conservation value (Reunion Island). *Global Ecology and Conservation*, 38, e02269. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02269>

## Abstract

Little is known about the seed ecology of native plants from subalpine and alpine vegetation zones on oceanic islands, although their biodiversity is unique and vulnerable (*e.g.* facing fires and biological invasions). This study of seed germination focuses on five species, which are representative of the subalpine shrubland of Reunion Island. The main objectives are to identify the presence of dormancy and light requirements, and to evaluate whether GA<sub>3</sub> or a smoke-infused water could substitute for the light requirement for seed germination. Over one month, germination tests were performed under different conditions at three temperatures (15, 20 and 25 °C), in light (12-hours light/12-hours dark) and in dark. Seeds were also treated using a single spraying of gibberellic acid (GA<sub>3</sub> at 1000 ppm) and a smoke-infused water (named Smoke Water in the study). No dormancy was detected for *Stoebe passerinoides*. For *Erica reunionensis*, *Agarista buxifolia*, *Hubertia tomentosa* and *Hypericum lanceolatum* subsp. *angustifolium*, a potential non-deep physiological dormancy (with a conditional dormancy state) was detected. Moreover, for *Agarista buxifolia* and *Erica reunionensis* (Ericaceae), light is required for seed germination. Gibberellic acid (GA<sub>3</sub> at 1000 ppm) substitutes for light, except at 25 °C for *E. reunionensis*. Smoke Water does not improve seed germination, except at 15 °C in dark for *E. reunionensis*. A better understanding of seed germination for species from subalpine and alpine vegetation zones will mean better threat management and restoration actions.

## Keywords

Dormancy, light requirements, Ericaceae, Asteraceae, Gibberellic acid, Smoke water

## Highlights

- No dormancy is detected for *Stoebe passerinoides*.
- Seeds of the four others species have probably a conditional dormancy.
- Light is required for germination of *Agarista buxifolia* and *Erica reunionensis*.
- Gibberellic acid substitutes for light, except at 25 °C for *E. reunionensis*.
- Smoke Water does not improve germination except for *E. reunionensis*.

## 1. Introduction

A small number of oceanic islands of the world have subalpine and alpine vegetations (Juvik et al., 2014; Leuschner, 1996). Their limits and terminology may vary depending on the island because of biogeographical singularities (Elias et al., 2016; Juan et al., 2000; Strasberg et al., 2005). Generally, subalpine and alpine vegetation zones are characterized by (1) low temperatures and high thermal amplitudes (Cadet, 1977; Juvik et al., 1993; Lacoste et al., 2014), (2) a low vegetation (0.5 to 2 m in height for shrubs of subalpine zones) (Leuschner, 1996), and (3) high biodiversity with a high level of endemism, especially in oceanic islands (Ah-Peng et al., 2014; Strasberg et al., 2005). Some human disturbances such as introduction of herbivores or fires can threaten endemic species, notably seedling establishment, *e.g.* La Palma, Canary Islands (Irl et al., 2012, 2014), Hawaii (Steven & Hess, 2016), Reunion Island (UNESCO WHC, 2013). Fires can also promote germination and seedling establishment of some invasive alien species (Payet et al., 2015; Udo et al., 2017). Globally, invasive alien species which are historically one of the main threats to biodiversity on oceanic islands (Hughes et al., 1991; Payet et al., 2015; Russell & Kueffer, 2019). To these factors can be added new threats such as climate change (Juvik et al., 2014; Pouteau et al., 2010). Indeed, numerous studies have shown that subalpine and alpine ecosystems are among the most sensitive to climate change (*e.g.*, Diaz et al., 2003). There is growing evidence that high mountain environments are warming more rapidly than lower elevations (Pepin et al., 2015). For islands, the threat of climate change is compounded by the fact that native species are often poor competitors to introduced species, their migration potential is limited due to the surrounding ocean, and for species at the highest elevations, higher migration is not possible (Harter et al., 2015). Climate change impacts on high islands may therefore result in a much greater overall loss of global biodiversity than elsewhere (Frazier et al., 2020).

Despite their conservation importance, the seed ecology of subalpine vegetation zones seems to be among the least studied in the world (Baskin & Baskin, 2014; Juvik et al., 2014). However, studying seed germination is crucial because the transition from seed to seedling is a critical step for the successful recruitment of a given plant population and species in a given period (Baskin & Baskin, 2014; Donohue, 2002). Seed germination and emergence, and the establishment of seedlings are determined by morphological and physiological traits at the seed scale, and also by environmental, genetic and physiological factors at the mother-plant scale (Cotado et al., 2020; Fernández-Pascual et al., 2013; Luzuriaga et al., 2006). If the germination of a viable seed is blocked, despite favorable thermal and gas conditions, the seed is considered dormant (Benech-Arnold et al., 2000; Bewley, 1997). To determine the presence of dormancy, seeds need to be exposed to a set of environmental conditions, including temperature, which is an important factor for seed germination (Baskin & Baskin, 2014; Fernández-Pascual et al., 2021). Some studies in tropical subalpine and alpine vegetation zones



reveal that the majority of species seem to have physical dormancy (48%) or no dormancy (35%), according to a review on 25 species (Baskin & Baskin, 2014).

Light can also stimulate or induce germination (Baskin & Baskin, 2014; Flores et al., 2006; Leperlier et al., 2018). Light requirements increase with decreasing seed mass and mother-plant height (Flores et al., 2011, 2016; Koutsovoulou et al., 2014; Milberg et al., 2000). For example, light requirements for seed germination in alpine habitats in Japan were also reported for 86% of 27 studied species, including Ericaceous shrubs with very small seeds (< 1 mg) (Shimono & Kudo, 2005). In addition, interactions between phytochromes and phytohormones with regulation of abscisic acid (ABA) and increasing of biosynthesis of gibberellins (GAs) upon light activation for seed germination are reported (Lymeropoulos et al., 2018; Oh et al., 2006; Seo et al., 2009). Without light, added gibberellins (GA<sub>3</sub> at 500 to 1000 ppm) or smoke exposure could be an alternative treatment to improve seed germination (Alcorn & Kurtz, 1959; Ortega-Baes & Rojas-Aréchiga, 2007; van Staden et al., 1995; Todorović et al., 2007).

Reunion Island is an appropriate natural laboratory to study the seed ecology of subalpine habitats, with elevations from 1700 m to 3070 m and the presence of small-seeded species (Bossier et al., 1976; Cadet, 1977). Ericaceae and Asteraceae dominate and structure subalpine shrubland landscapes (Lacoste et al., 2014; Lacoste & Picot, 2011; Strasberg et al., 2005). Species richness of these habitats (*i.e.* 30 species) is lower than for other habitats on the island, but endemism can reach up to 83% in shrubland of lapilli habitats (Cadet, 1977; Lacoste & Picot, 2011; Strasberg et al., 2005). These habitats are often considered as protected from human transformation. In reality, endemic species persistence and seedling establishment may be vulnerable when a disturbance occurs, *e.g.* arson and accidental fires that burn from 760 to 4500 ha depending on the year (Payet et al., 2015; Strasberg et al., 2005). But, even if wildfires could be frequent in Réunion Island, their magnitude is generally very low. However, it clearly appears that the persisting drought over the coming years will increase the vulnerability of vegetation to fires (Brou, 2019). In addition, there are other potential pressures to manage, such as tourism and local planning, which could also facilitate the introduction of exotic species seeds and others bioagressors (UNESCO WHC, 2013).

Seed ecology data can help to target conservation and restoration programs. To our knowledge, no scientific data about seed germination of native and endemic species in subalpine habitats of Reunion Island have been published. As a consequence, this study aims:

- (1) To identify germination requirements at three temperatures and two photoperiods for five species (*Agarista buxifolia*, *Erica reunionensis*, *Stoebe passerinoides*, *Hubertia tomentosa* and *Hypericum lanceolatum* subsp. *angustifolium*);
- (2) To evaluate whether GA<sub>3</sub> or a smoke-infused water can substitute for the light requirement for seed germination of Ericaceae species.

## 2. Materials and methods

### 2.1 Study sites

A transect of 12.8 km, with an elevation from 1931 to 2350 m on the Fournaise Massif in the South of Reunion Island (from Route du Volcan, RV, 21° 12` 33" S; 55° 36` 34" E to Pas des Sables, PS, 21° 13` 53" S; 55° 38` 55" E) was monitored monthly in 2019 and 2020. At an elevation of approximately 2200 m, on the Piton des Neiges Massif, the site of Maïdo (MD, 21° 4` 15" S; 55° 23` 13" E) in the West of the island and the site of Roche Écrite (RE, 21° 0` 39" S; 55° 27` 36" E) in the North were punctually prospected in May and June 2020 (Fig. 1). Air temperatures at these sites vary from -2 °C to 15 °C, with a mean annual temperature ranging from 6 to 8 °C (Meteo France data). In addition, the maximum temperature recorded is 25 °C (Meteo France data).

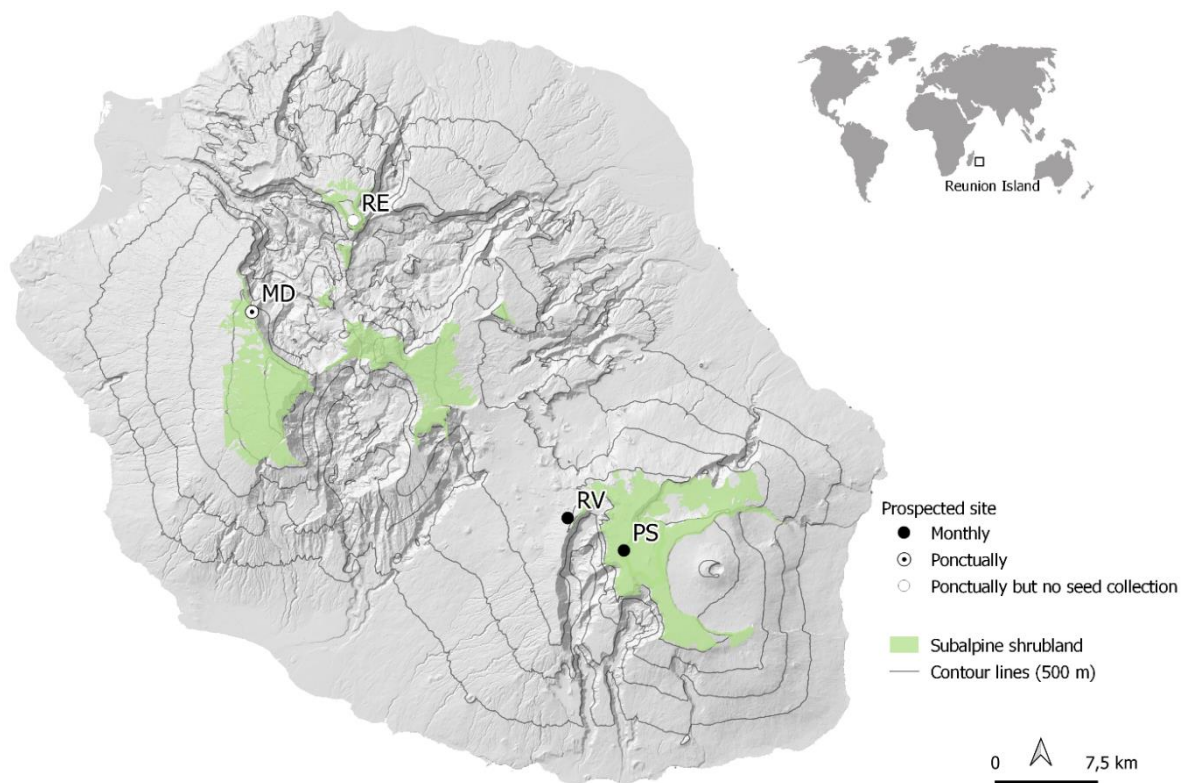


Fig. 1: Prospected sites in our study of subalpine shrubland (Reunion Island), with RE: Roche Écrite, MD: Maïdo, RV: Route du Volcan and PS: Pas des Sables. Map and data from BD TOPO REUNION IGN-MNT Data Base and "Milieux Naturels Remarquables" shape (Geographic Information System shape from [administration.carmencarto.fr](http://administration.carmencarto.fr)).

## 2.2 Study species and seed collection

Achenes or capsules of five species (Table 1; Fig. 2) were randomly hand-collected, directly from the plant (authorization from local authorities: National Park of Reunion Island). Five to twenty-five shrubs were selected for sampling, depending on the availability of seeds. Collected fruits were packaged in paper bags for transport. Seeds were extracted and stored at ambient room temperature ( $\pm 26.6$  °C) for one to 45 days (depending on lots) before germination tests.

Table 1: Study species and seed lot details. The sites PS, RV and MD correspond respectively to Pas des Sables, Route du Volcan (high and low area of the transect located on the Fournaise Massif) and Maïdo. ‘# of shrubs’ is the number of shrubs from which the seeds were harvested. ‘Age’ is the number of days between the seed collection date and the sowing date for the germination test.

Family	Species	Site	# of shrubs	Collection date	Age (days)
Ericaceae	<i>Agarista buxifolia</i> (Comm. ex Lam.) G. Don	PS	6	15/01/2019	7
	<i>Erica reunionensis</i> E.G.H. Oliv.	RV	10	06/04/2019	12
		MD	20	16/05/2020	45
Asteraceae	<i>Hubertia tomentosa</i> Bory	RV	20	03/06/2020	2
		MD	12	10/07/2020	11
		RV	20	20/07/2020	1
	<i>Stoebe passerinoides</i> (Lam.) Willd.	PS	20	05/02/2019	2
		RV	27	20/07/2020	3
RV		25	03/06/2020	2	
Hypericaceae	<i>Hypericum lanceolatum</i> subsp. <i>angustifolium</i> (Lam.) N. Robson	PS	5	23/01/2019	2
		MD	22	10/07/2020	7



Fig. 2: Studied species in their natural habitats, with their estimated height (m). (a) general view of subalpine shrubland vegetation zones (Pas des Sables, 2350 m, in the South of Reunion Island), (b) *Hubertia tomentosa* (2 m), (c) *Hypericum lanceolatum* subsp. *angustifolium* (4 m), (d) *Stoebe passerinoides* (0.5 m), (e) *Agarista buxifolia* (0.5 m) and (f) *Erica reunionensis* (1 m). Note: all species are endemic to Reunion Island, except *A. buxifolia* (endemic to Madagascar and the Mascarene Archipelago).

## 2.3 Germination tests

Seeds were selected using a binocular microscope (Leica – Wild M3B), according to morphological characteristics shown in Fig. 3 and Table 2. Germination tests were completed in laboratories of the Pole of Protection des Plantes located in the South of Reunion Island (21° 19` 16" S; 55° 29` 06" E). Five replicates of 20 seeds were sown in plastic Petri dishes (60 x 15 mm, Greiner Bio-One International GmbH) on a flat disc of cotton, which was moistened with water until saturation. Due to the environmental conditions of the greenhouse and nursery sites operated for the restoration programs, replicates were placed in growth chambers (Sanyo, MLR 350) at 3 different temperatures (15, 20, or 25°C), with 80% relative humidity, under 12 hours of light (white fluorescent lamps) or in darkness (in a black box). Two treatments were also tested because they are easy to produce in a greenhouse and nursery: sprinkling the cotton disc with a solution of gibberellic acid (GA<sub>3</sub>) at 1000 ppm (Duchefa Biochimie) or smoke-infused water (term simplified to ‘Smoke Water’) according to Leperlier et al. (2018) (Supplementary data). Germination was detected by the emergence of the radicle (> 1 mm) if possible, otherwise by a more advanced stage (Fig. 4 and 5). Seeds were checked weekly for four weeks (only on the second and the fourth week for the black boxes) and Petri dishes were watered as necessary.

Table 2: Characteristics of studied seeds. Letters are shown in Fig. 3. Seed size refers to the mean of the longest dimension ( $\pm$  sd). Measurements were made using ImageJ 1.53e software (Schneider et al., 2012) on pictures of 20 seeds per species acquired using an AZ100 Multizoom Microscope (Nikon, Japan), except the measurement on Fig. 5b for *Stoebe passerinoides*. Seed mass ( $\pm$  sd) were measured using a precision balance (readability 0.01 mg; Sartorius, Cubis©) on three lots of 20 seeds per species.

Letters	Species	Seed size (mm)	Seed mass (mg)
(a)	<i>Agarista buxifolia</i>	1.50 $\pm$ 0.19	0.052 $\pm$ 0.008
(b)	<i>Erica reunionensis</i>	0.64 $\pm$ 0.04	0.022 $\pm$ 0.003
(c)	<i>Hubertia tomentosa</i>	2.17 $\pm$ 0.31	0.140 $\pm$ 0.044
(d)	<i>Hypericum lanceolatum</i> subsp. <i>angustifolium</i>	1.0	0.060 $\pm$ 0.005
(e)	<i>Stoebe passerinoides</i>	1.24 $\pm$ 0.14	0.120 $\pm$ 0.009

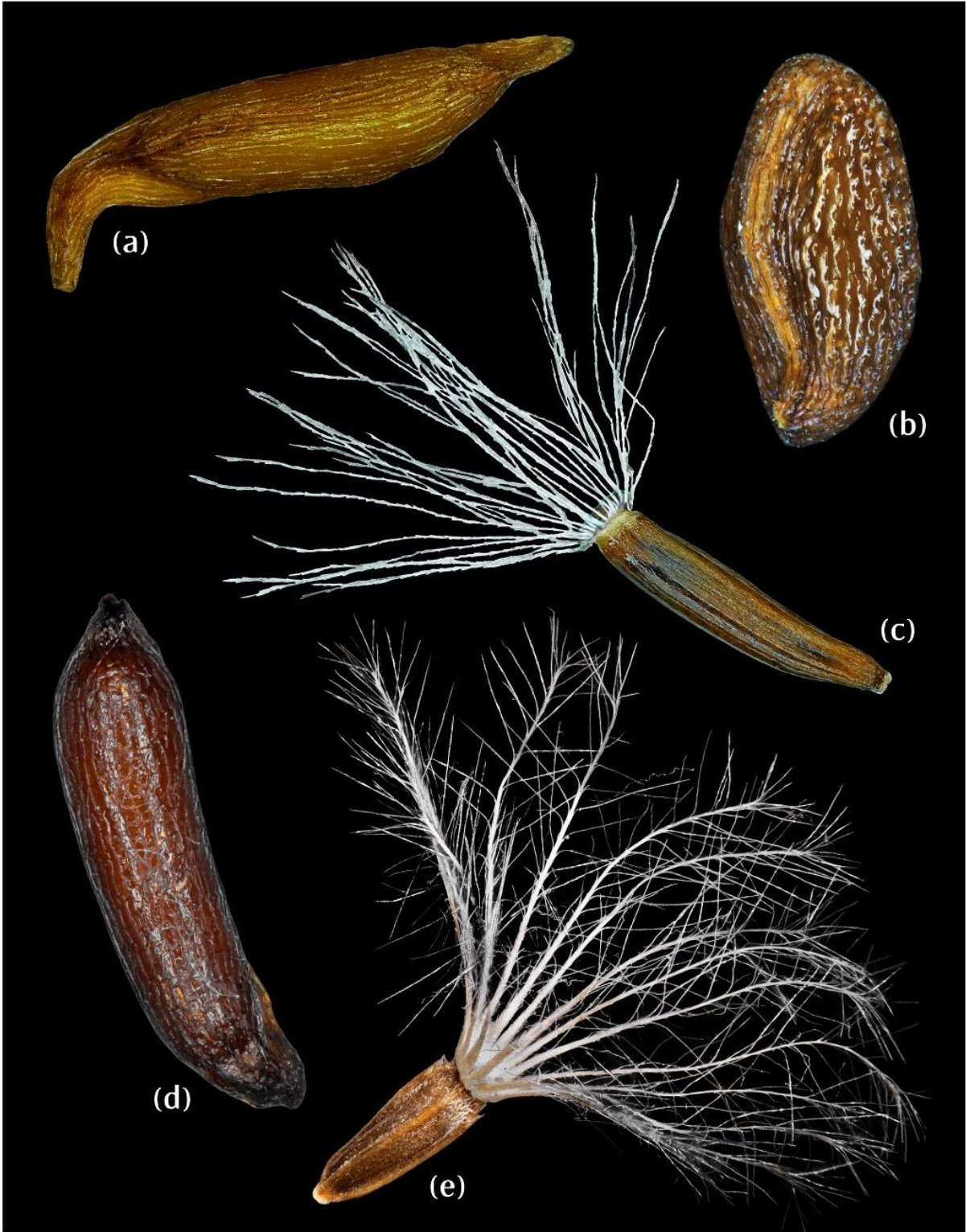


Fig. 3: Seeds of study species. (a) *Agarista buxifolia*, (b) *Erica reunionensis*, (c) *Hubertia tomentosa*, (d) *Hypericum lanceolatum* subsp. *angustifolium*, and (e) *Stoebe passerinoides*. The characteristics of the studied seeds are shown in Table 2.

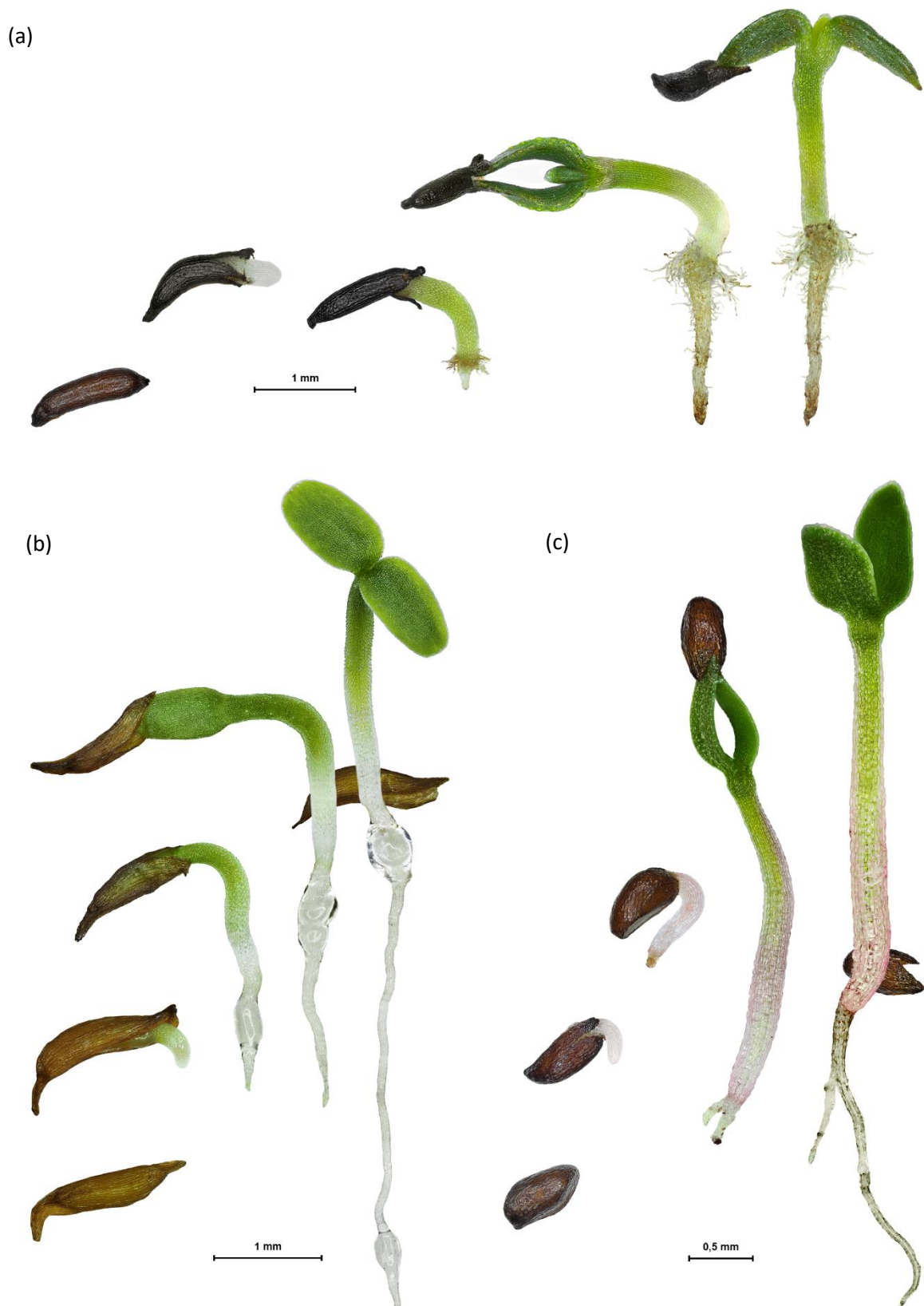


Fig. 4: From the imbibed seed to the seedling for (a) *Hypericum lanceolatum* subsp. *angustifolium*, (b) *Agarista buxifolia* and (c) *Erica reunionensis*. The second stage represents seed germination sensu stricto with the emergence of the radicle, followed by the growth and development of the radicle. The fourth stage is the emergence of the cotyledons, still bound to the tegument. For the fifth stage, the cotyledons are fully visible. Pictures were taken using an AZ100 Multizoom Microscope (Nikon, Japan). Some pictures are the result of an assembly of several views and digital work.



Fig. 5: From the imbibed seed to the first leaves for (a) *Hubertia tomentosa* and (b) *Stoebe passerinoides*. The pappus of *S. passerinoides* seeds has been removed. The same stages are represented as those described in Fig. 4, except the sixth stage which represents the first true leaves. Pictures were taken using an AZ100 Multizoom Microscope (Nikon, Japan). Some pictures are the result of an assembly of several views and digital work.



## 2.4 Data analyses

Data analyses were performed using R version 4.1.2 (R Core Team, 2021), and figures were created with the package “ggplot2” (Wickham, 2016).

For each seed lot by species, we calculated the cumulative germination (total number of seeds = 100), in the fourth week after sowing, at three temperatures, in light or in dark, and after exogenous treatment in the case of *A. buxifolia* and *E. reunionensis*. We calculated also an exact binomial confidence interval with the `binom.test` function. We adopted an optimistic approach, considering the cumulative germination added to the upper bound of the exact binomial confidence interval. For tropical species in given temperature and light conditions, a seed lot was recorded as having dormant seeds if, the cumulative final germination percentage (plus the upper bound of the confidence interval) was less than 50% in the fourth week after sowing (Baskin & Baskin, 2014; Ng, 1978).

To compare germination conditions (*i.e.* temperature, light and/or exogenous treatment before sowing), we built a Generalized Linear Model on binomial data (with a logit link function), including interactions between fixed effects. For *A. buxifolia* and *E. reunionensis*, we built a Generalized Linear Mixed Model (GLM, “lme4” package, Bates et al., 2015), including replicates as a random effect. We validated the GLMM after the analysis of deviance table between GLM and GLMM based on a Chi-square distribution. We tested the fixed effects by a deviance test based on a Chi-square distribution. We used the package “emmeans” (Russel, 2021) to obtain Estimated Marginal Means (EMMs) for germination probabilities and corrected Confidence Intervals (95%) and to make pairwise post-hoc comparisons based on Odds-Ratios ( $H_0$ : OR = 1), integrating a Bonferroni-like correction (Benjamini & Hochberg, 1995). For analyses of *A. buxifolia* and *E. reunionensis*, we made comparisons for light and dark separately (considering interactions between factors).

## 3. Results

### 3.1. Germination at three temperatures in light and in dark

For *A. buxifolia*, photoperiod and temperature had a statistically significant effect on cumulative germination (Deviance test,  $P < 2.2e-16$ ). In light, cumulative germination of the seed lot from PS were greater than 50%, considering the upper bound. From the pairwise comparisons tests, the highest cumulative germination of 95% and 97% were observed in light at 20 °C and 25 °C, respectively, and were not significantly different ( $P = 0.0585$ ), but were different from that at 15 °C ( $P < 0.001$ ). In dark, no germination was observed at 15 °C and the cumulative germinations at 20 °C and 25 °C were lower than 50%, with the upper bounds  $< 43\%$  (Table 3, Supplementary data).

Table 3: Cumulative germination (upper bound of exact binomial confidence interval with 95%-confidence) in the fourth week after sowing, for the five species, by site and collection date (Coll. date), in light (12 hours out of 24) or in dark, at three temperatures (15, 20 and 25 °C). The upper bounds are only shown for values lower than 50%. The upper bound for the value 0 is 4.

Species	Site	Coll. date	Light			Dark		
			15 °C	20 °C	25 °C	15 °C	20 °C	25 °C
<i>A. buxifolia</i>	PS	01/2019	47 (57)	95	97	0	22(31)	33 (43)
<i>E. reunionensis</i>	RV	04/2019	42 (52)	82	87	28(38)	1(5.4)	0
	MD	05/2020	0	0	0	0	0	0
<i>H. tomentosa</i>	RV	06/2020	27(37)	26(36)	46 (56)	2(7.0)	13(21)	6(12)
	RV	07/2020	8(15)	10(18)	6(13)	3(9)	7(14)	0
	MD	07/2020	0	0	1(5.4)	0	0	0
<i>S. passerinoides</i>	PS	02/2019	35(45)	38(48)	46 (56)	51	73	47(57)
	RV	06/2020	49(59)	64	31(41)	48(58)	65	46(56)
	RV	07/2020	47(57)	49(59)	46(56)	44(55)	60	53
<i>H. lanceolatum</i>	PS	01/2019	4(10)	5(11)	0	1(5.4)	0	0
	MD	07/2020	11(19)	10(18)	0	0	0	0

For *E. reunionensis* (seed lot from RV), a significant interaction between light and temperature conditions was detected (Deviance test,  $P < 2.2e-16$ ). From the pairwise comparisons tests, the highest cumulative germinations were observed in light at 20 °C (82%) and 25 °C (87%) and were not significantly different ( $P = 0.3540$ ), but were different from that at 15 °C (42%,  $P < 0.001$ ). In dark, all the cumulative germinations were lower than 50%, with the upper bound  $< 38\%$  (Table 3). At 15 °C, a difference to qualify was detected ( $P = 0.0449$ ) between light (42%) and dark (28%). However, no germination was observed for *E. reunionensis* seeds from MD (Table 3, Supplementary data).

For *H. tomentosa*, only the seed lot from RV had a cumulative germination greater than 50% in light at 25 °C, with a cumulative germination observed of 46% with the upper bound at 56%.

For *S. passerinoides*, all seed lots had cumulative germinations greater than 50%, except in three different conditions (in light at 15 °C and 20 °C for the lot from PS in February 2019, and in light at 25 °C for that from RV in June 2020, Table 3, Supplementary data). A significant interaction between temperature, light and seed lot was detected (Deviance test,  $P = 0.01081$ ). The analyses of each seed lot revealed that, firstly, for the site of PS (in February 2019) the highest cumulative germinations, 73%, was at 20 °C in the dark (significantly higher than other percentages,  $P \leq 0.0046$ ). Secondly, for the site of RV (in June 2020), the highest percentages were observed at 20 °C (65% in dark and 64% in light, respectively) and were not significantly different ( $P = 0.8875$ ). Thirdly, for the site of RV (in July 2020), no significant effects were detected between all final germination percentages ( $P \geq 0.3306$ ).

For *H. lanceolatum* subsp. *angustifolium*, seed lots from MD and SM had cumulative germinations considerably lower than 50%, with the upper bounds  $< 19\%$  (Table 3, Supplementary data).

### 3.2. Germination of *Agarista buxifolia* and *Erica reunionensis* after GA<sub>3</sub> and Smoke

#### Water treatments

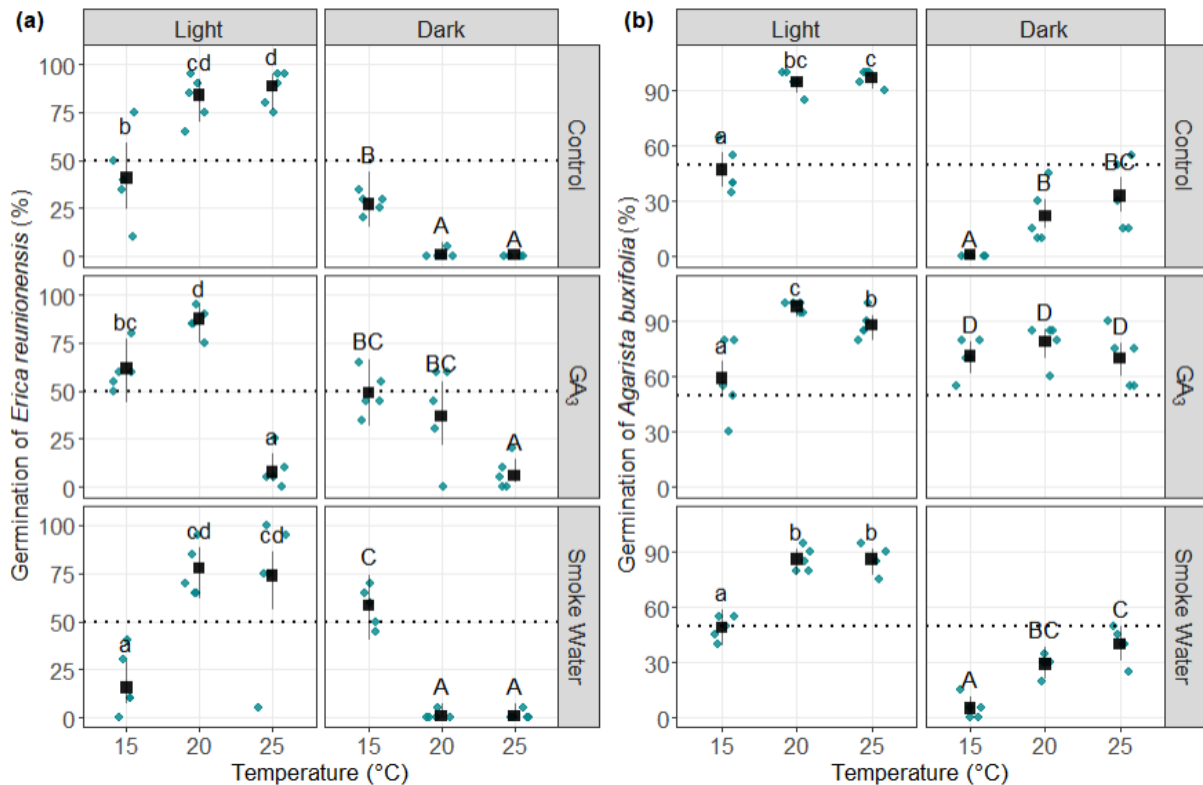


Fig. 6: Estimated final germination percentages (black squares), Confidence Intervals (grey lines) (adjusted by models), observed percentages by replicate (blue points), in light (12 hours per 24 hours) and in dark, without treatment (Control), with GA<sub>3</sub> (1000 ppm) and Smoke Water, at three temperatures (15, 20 and 25 °C), for two species (a) *Erica reunionensis* and (b) *Agarista buxifolia*. The black dotted line represents the 50%-threshold used to define dormancy in the data analyses (Baskin & Baskin, 2014; Ng, 1978). Pairwise comparisons with a Bonferroni-like correction (Benjamini & Hochberg, 1995) were made by light condition (lower-case letter in light and upper-case letter in dark). Means with the same letter are not significantly different at the 95% level (Supplementary data).

In light for *E. reunionensis* (Fig 6a), the three estimated final germination percentages (EFGP) with GA<sub>3</sub> (62% at 15 °C, 87% at 20 °C and 7.5% at 25 °C) were significantly different ( $P \leq 0.0191$ ). At 15 °C, the EFGP were not different, 41% without GA<sub>3</sub> (Control) and 62% with GA<sub>3</sub> ( $P = 0.1654$ ). At 20 °C, they were also not different, 84% without GA<sub>3</sub> and 87% with GA<sub>3</sub> ( $P = 0.6654$ ). At 25 °C, they were different, 88% without GA<sub>3</sub> and 7.5% with GA<sub>3</sub> ( $P < 0.0001$ ). For the treatment with Smoke Water, no differences were observed between the highest EFGP, 78% at 20 °C and 74% at 25 °C ( $P = 0.7264$ ). However, they were different from that at 15 °C (16%,  $P < 0.0001$ ). At 15 °C, the EFGP of 41% without Smoke Water (Control) and 16% with Smoke Water were significantly different ( $P = 0.0313$ ). The EFGP with or without Smoke Water, respectively 84% and 78% at 20 °C, and 88% and 74% at 25 °C, were not different ( $P \geq 0.1460$ ).

In dark for *E. reunionensis*, with GA<sub>3</sub>, the EFGP at 15 °C (49%) and 20 °C (37%) were not different ( $P = 0.4420$ ), but they were different from that at 25 °C (5.8%,  $P \leq 0.0012$ ). At 15 °C, the EFGP were not

different, 27% without GA<sub>3</sub> and 49% with GA<sub>3</sub> ( $P = 0.1228$ ). At 20 °C, they were different, 0.8% without GA<sub>3</sub> and 37% with GA<sub>3</sub> ( $P = 0.0010$ ). For the treatment with Smoke Water, the highest EFGP was 58% at 15 °C. This was also the highest value for all conditions in the dark. It was different from those at 20 °C and 25 °C, which were close to 0 ( $P < 0.0001$ ). At 15 °C, the EFGP, 27% without Smoke Water and 58% with Smoke Water, were different ( $P = 0.0216$ ). At 20 °C and 25 °C, the EFGP with and without Smoke Water were very low (close to 0) and not different ( $P = 1$ ).

In light for *A. buxifolia* (Fig 6b), with and without GA<sub>3</sub>, the highest EFGP were at 20 °C and 25 °C. The three EFGP with GA<sub>3</sub> (59% at 15 °C, 98% at 20 °C, and 88% at 25 °C) were different ( $P \leq 0.0229$ ). At 20 °C, the EFGP 95% without GA<sub>3</sub> and 98% with GA<sub>3</sub> were also not different ( $P = 0.3173$ ). At 25 °C, the EFGP, 97% without GA<sub>3</sub> and 88% with GA<sub>3</sub> were different ( $P = 0.0375$ ). For the treatment with Smoke Water, no differences were observed between the highest final germination percentages at 20 °C and 25 °C, both 86%, but they were different from that at 15 °C (49%,  $P < 0.0001$ ). At the three temperatures, all pairwise comparisons for final germination percentages with or without Smoke Water were not significantly different ( $P \geq 0.0515$ ).

In dark for *A. buxifolia* with GA<sub>3</sub>, the three final germination percentages (71% at 15 °C, 79% at 20 °C and 25 °C) were not different ( $P \geq 0.1695$ ). All pairwise comparisons for final germination percentages with and without GA<sub>3</sub> for a given temperature indicated a difference ( $P < 0.0001$ ). For the treatment with Smoke Water, the final germination percentages at 20 °C (29%) and 25 °C (40%) were not different ( $P = 0.1277$ ), but they were different from that at 15 °C, 5% ( $P < 0.0001$ ). All pairwise comparisons for final germination percentages with and without Smoke Water for a given temperature did not indicate a difference ( $P \geq 0.1622$ ).

## 4. Discussion

### 4.1 Identification of germination requirements for the five species

For *Agarista buxifolia* and *E. reunionensis* (Ericaceae), light is required for seed germination. This trait is thought to be an adaptive germination strategy for small-seeded species to ensure germination only when seeds are close to soil surface in gaps (Bliss & Smith, 1985; Woolley & Stoller, 1978). These light requirements may also vary depending on temperature (Heschel et al., 2007). For instance, for *E. reunionensis*, cumulative germination is higher at 15 °C than the others temperatures in dark. Perhaps, there is a specific interaction between phytochrome and temperature, as observed for *Arabidopsis thaliana* (Dechaine et al., 2009). Photoreceptors PHYB promote germination under cold temperature, while photoreceptors PHYA suppress it. Concerning detection of dormancy for these species, the threshold of 50% in the fourth week after sowing is reached in light at three temperatures. Therefore,

we assume that the seeds of *Agarista buxifolia* and *E. reunionensis* have non-deep physiological dormancy, with a state of conditional dormancy in our study (Baskin & Baskin, 2004, 2014). In other words, seeds germinate under a narrow range of conditions, *i.e.* only in light for these three temperatures. To confirm these results, it would be interesting to use a series of alternating temperature regimes and a wider range of conditions (Baskin et al., 2006). In addition, despite our objective to confirm this result in *E. reunionensis* by another replication, at another site, our second seed lot (from MD) was not conclusive. For collection seeds, there is a high risk that these seeds were not yet mature, according to our additional phenology studies (data not shown).

For Asteraceae, for *S. passerinoides*, no dormancy was detected in seeds. In contrast, for *H. tomentosa*, the optimal temperature for seed germination is 25 °C in our study. However, it is not possible to conclude on the kind of dormancy in this species because of the impossibility to do a reliable viability test before sowing, to evaluate initial viability rate, and at the end of the test (Baskin & Baskin, 2014). Indeed, for this species, it was not possible to have an intact embryo during the cuts. To evaluate seed viability is important, in particular for species in the Asteraceae. For example, some species have recalcitrant seeds, *e.g.* in the Hawaiian Islands (Chau et al., 2019; Walters et al., 2005; Yoshinaga & Walters, 2003). Nevertheless, we can assume the presence of a non-deep physiological dormancy, with a change of dormancy state for *H. tomentosa*, as for *A. buxifolia* and *E. reunionensis* (Baskin & Baskin, 2004, 2014). In addition, temperature requirements appear to be narrower for *H. tomentosa* (probably, 25°C) than for *A. buxifolia* and *E. reunionensis*.

For *H. lanceolatum* (Hypericaceae), like for *H. tomentosa*, it is not possible to confirm the kind of dormancy. However, it is likely that *H. lanceolatum* seeds exhibits physiological dormancy, based on reports in other scientific publications. For instance, *H. perforatum*, a medicinal plant recognized in Europe and *H. aviculariifolium* subsp. *depilatum* var. *depilatum*, a Turkish endemic species, have dormant seeds caused by a chemical inhibitor in the capsule (Baskin & Baskin, 2014; Campbell, 1985; Çirak et al., 2007). This chemical dormancy considered by Nikolaeva (1969) corresponds to a part of physiological dormancy in the classification of Baskin & Baskin (2004). Light is also required for seed germination in these two species.

## 4.2 Germination of *Agarista buxifolia* and *Erica reunionensis* after GA<sub>3</sub> and Smoke Water treatments

Seed germination is controlled by several parameters such as light, temperature and phytohormones (Lymperopoulos et al., 2018; Ortega-Baes & Rojas-Aréchiga, 2007). In our study, inhibition and improvement of Ericaceae seed germination were investigated for GA<sub>3</sub> and Smoke Water, in light and in dark.

The presence of gibberellins (GA<sub>3</sub> at a concentration of 1000 ppm) in light, did not influence seed germination of *A. buxifolia*. However, for *E. reunionensis*, the effect of GA<sub>3</sub> is different according to temperature. The importance of gibberellins and temperature is also highlighted for seed germination of another Ericaceae, *E. junonia* (Small et al., 1982). For *E. reunionensis*, the final germination percentage was slightly improved at 15 °C. No effect on seed germination was detected at 25 °C. To explain this, our hypothesis is based on the regulation of gibberellins by the interaction between light quality, phytochrome and temperature (Dechaine et al., 2009; Lymperopoulos et al., 2018; Oh et al., 2006; Seo et al., 2009). To this regulated endogenous biosynthesis is added exogenous GA<sub>3</sub> (1000 ppm) which affects seed germination by raising the concentration of gibberellins in the seed (Cerabolini et al., 2004; Razmjoo et al., 2009). In dark, GA<sub>3</sub> could be a substitute for light for seed germination of *A. buxifolia* and *E. reunionensis*, except at 25 °C.

In the presence of Smoke Water, seed germination may be affected differently, with no germination, improvement or inhibition, depending on species. This was observed by Schwilk & Zavala (2012) for 11 of 15 grassland species, which showed no response or inhibition of seed germination. In light, for the two species studied, it seems that there is no major inhibition of seed germination (neutral effect). In comparison to other Ericaceae, Smoke Water significantly improves seed germination of numerous species from the fynbos of South Africa (33 of 53 studied species) and does not affect seed germination of 10 species (Brown & Botha, 2004). In dark, no major effect of Smoke Water was observed, except for an improvement at 15 °C for *E. reunionensis*. To complete the study on the effect of temperature, the authors propose to do a further replication on another lot and to add lower and alternating temperatures. According to Cadet (1977), low temperatures in dry seasons and the absolute thermal amplitudes could have a significant effect, even more than average values on the ecology of species. For seed germination, a case study of 445 species from the subalpine and alpine vegetation zones of the eastern Tibet Plateau in China has shown no effects of alternating temperatures (Liu et al., 2013). However, small-seeded species are more sensitive to alternating temperatures than large-seeded species. This is an interesting point to study in the subalpine and alpine zones of Reunion Island. Seed germination may also depend on the composition and the concentration of smoke extract and species (Brown, 1993). Concerning the Smoke Water in our study, we know that cyanide, one compound that can improve germination was not present (Brown & van Staden, 1997; Chiwocha et al., 2009; Kulkarni et al., 2007; Leperlier et al., 2018). It would be interesting to identify the chemical compounds in the Smoke Water of our study and to test another Smoke Water made by burning subalpine shrubland plants.

### 4.3 Implications for threat management and conservation

Subalpine and alpine vegetation zones are unique due to their limited area and high endemism (Juvik et al., 2014; Strasberg et al., 2005). However, plant colonization is slow in subalpine shrubland, in particular on lapilli habitats (Cadet, 1977). On Reunion Island, fire is an additional factor that may increase the colonization time of native and endemic plants contrary to invasive alien species. On islands, invasive alien species are among the major threats to biodiversity (Russell & Kueffer, 2019). A study supervised by the National Park in Maïdo has shown that post-fire vegetation cover by alien species tends to increase compared to that of endemic species, including *E. reunionensis* (Payet et al., 2015). These results agree with seed germination data acquired in our study for light requirements. In protected areas, *E. reunionensis* is dominant, while in impacted areas, even with low impact, *E. reunionensis* cover decreases. This is explained by the significant presence of species, such as *Pteridium aquilinum* and *Ulex europaeus*, which deprive seeds of light, required for germination. In particular, *U. europaeus*, one of the world's 100 worst invasive species seems to be more competitive than native species on Reunion Island (Lowe et al., 2000). This species has a physical dormancy, but seeds from Reunion Island are better able to germinate without scarification (Udo et al., 2017). Great variations in germination between populations and according to temperature are also reported, ranging from 10% to 60%. In addition, little is known about the species' conservation in the soil seed bank and the competition with endemic species, including those in our study. For *U. europaeus*, Hill et al., (2010) reported that its soil seed bank is perennial but its dynamics depend on site.

Temperature is one of the determinant factors for recruitment and community persistence in mountainous areas, such as subalpine and alpine vegetation zones in particular in the context of climate change (Buytaert et al., 2011; Juvik et al., 2014; Pouteau et al., 2010). Seed germination may be the most sensitive stage of plant regeneration to climate change (Walck et al., 2011; Wu et al., 2019). Responses to increase in temperature are variable depending on species (Ooi et al., 2011; Pérez-Sánchez et al., 2011). More generally, climate change could influence other plant life-history traits and determine species distribution and persistence in the ecosystem (Parmesan & Hanley, 2015; Walck et al., 2011; Wu et al., 2019).

Thus, a better understanding of native and endemic species seed germination in the presence and absence of disturbances, such as fires and biological invasions (in our case) is relevant to target restoration actions (Kildisheva et al., 2020). For instance, Payet et al. (2015) proposed studying the potential of reseeded burnt areas. This would involve acquiring more data about germination ecology and more generally about mother-plant phenology such as fruit maturation (Côme & Corbineau, 2006). In addition, this study must include soil factors and the impact of fires on life-history traits.

## 5. Conclusion

To our knowledge, these first explorations are the first data officially published on seed germination from subalpine shrubland on Reunion Island. For the first objective, to identify the presence of dormancy and light requirements, our results suggest that light is required for seed germination for *E. reunionensis* and *A. buxifolia*. Without the possibility to test seed viability, we are not able to confirm the kind of dormancy for *H. tomentosa* and *H. lanceolatum* subsp. *angustifolium*. However, we hypothesise that these four species have non-deep physiological dormancy with a conditional dormancy state. Seeds of *S. passerinoides* have no dormancy.

Concerning the second objective, to evaluate whether GA<sub>3</sub> and Smoke Water could substitute for light for seed germination of Ericaceae species, GA<sub>3</sub> (1000 ppm) substitutes for light, except at 25 °C for *E. reunionensis*. With regard to the Smoke Water of our study, this solution does not improve seed germination, except at 15 °C in dark.

This study adds more data on the germination ecology of species of tropical oceanic islands. In particular, on Reunion Island, the need for data is important for ecological restoration actions in disturbed areas where biodiversity is exceptional and vulnerable. This is particularly true in the case of subalpine shrubland, which only exists on a small number of islands in the world. In the context of disturbances by fires and biological invasions, every seed of native and endemic species is important for the conservation of biodiversity.

**Declaration of competing interest:** None

### Acknowledgements

This research was co-funded by the European Union: European regional development fund (ERDF), by the Conseil Régional de La Réunion and by the Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD). The authors greatly acknowledge the Plant Protection Platform (3P, IBISA). We thank students from the University of Reunion Island, in particular Mikael STAHL and Houmadi ISSOUFI for their contribution. We thank also Anna DOIZY and Thuy Trang CAO for their help in data analyses, Pauline FENOUEILLAS for providing map data, Edith GAROT for advice about ImageJ and Stephan HOUGHTON for proofreading.



## Supplementary material

### For Materials and Methods section

(with authorization of Leperlier et al., 2018)

#### Extract from the description (in the original paper)

« Before each germination test, beekeeping smoker fuel was used to prepare smoke infused water solutions. The preparation process was similar to the one described by Coons et al. (2014). In their process, the smoker fuel was burned inside a stainless steel bee smoker. The smoke flows from the smoker through a heat-resistant rubber hose. The end of the rubber hose is placed in a 1000-mL side-arm flask containing 300 mL of water. A water aspirator is attached to the side arm of the flask. The vacuum generated by the aspirator is used to help draw the smoke from the smoker into the water. In order to prepare the high volumes needed (4L per preparation), our process was carried out using an aquarium pump instead of running water. During our process, 150 g of smoker fuel (CHARM'COMBUST, Thomas Apiculture) are burnt. The combustion is carried out until total plant material combustion (150 min). After cooling down, the smoke water solution was stored at 5 °C until being used. Between each preparation, all the material was cleaned up in order to retrieve all the smoke residues and ashes. »

**References :** Coons, J., Coutant, N., Lawrence, B., Finn, D., & Finn, S. **An effective system to produce smoke solutions from dried plant tissue for seed germination studies**, Appl Plant Sci. (2014), p. 2

### For Results section

#### 1. Germination at three temperatures in light and in dark

Table A: GLM results for the effect on final germination percentages for factors which are 'photoperiod'(12 hours in light or in dark), 'temperature' (15,20 and 25°C), 'site' (PS and RV), and their interaction for four species. Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 'NS'.

Species		Chisq	Df	Pr(> Chisq)
<i>A. buxifolia</i>	Photoperiod	302.455	1	< 2.2e-16 ***
	Temperature	143.399	2	< 2.2e-16 ***
	Photoperiod: Temperature	0.068	2	0.9667
<i>E. reunionensis</i>	Photoperiod	250.745	1	< 2e-16 ***
	Temperature	5.801	2	0.05499
	Photoperiod: Temperature	105.451	2	< 2e-16 ***
<i>H. tomentosa</i>	Photoperiod	68.790	1	< 2.2e-16 ***
	Temperature	9.326	2	0.009439 **
	Photoperiod: Temperature	11.834	2	0.002693 **
<i>S. passerinoides</i>	Photoperiod	15.289	1	9.224e-05 ***

Temperature	27.199	2	1.241e-06 ***
Site	0.6068	2	0.73832
Photoperiod: Temperature	4.535	2	0.10359
Photoperiod: Site	6.063	2	0.04824 *
Temperature: Site	10.895	4	0.02777 *
Photoperiod: Temperature: Site	13.096	4	0.01081 *

Note : Seed lots with maximal values less than to 10 were excluded (i.e. two lots for *Hubertia tomentosa* and *Hypericum lanceolatum* subsp. *angustifolium*, Table 3 of the results section).

Table B: Detailed results for pairwise comparisons by seed lot on final cumulative germination percentages. Light refers to 12 hours in light contrary to Dark with no lights. 'RV' or 'PS' refer to a site, followed to a date (Table 1 or 3 of manuscript) 'Inf' corresponds to Infinite value. The values '15, 20 or 25' refer to the tested temperature.

	contrast	estimate	SE	df	z.ratio	p.value
<i>Agarista buxifolia</i>	15 Light - 20 Light	-3.065	0.501	Inf	-6.121	<.0001
	15 Light - 25 Light	-3.596	0.620	Inf	-5.805	<.0001
	15 Light - 15 Dark	4.475	1.025	Inf	4.367	<.0001
	15 Light - 20 Dark	1.146	0.314	Inf	3.651	0.0004
	15 Light - 25 Dark	0.588	0.292	Inf	2.013	0.0510
	20 Light - 25 Light	-0.532	0.744	Inf	-0.714	0.4751
	20 Light - 15 Dark	7.540	1.105	Inf	6.824	<.0001
	20 Light - 20 Dark	4.210	0.518	Inf	8.120	<.0001
	20 Light - 25 Dark	3.653	0.506	Inf	7.223	<.0001
	25 Light - 15 Dark	8.071	1.163	Inf	6.937	<.0001
	25 Light - 20 Dark	4.742	0.634	Inf	7.479	<.0001
	25 Light - 25 Dark	4.184	0.624	Inf	6.710	<.0001
	15 Dark - 20 Dark	-3.329	1.034	Inf	-3.221	0.0016
	15 Dark - 25 Dark	-3.887	1.027	Inf	-3.784	0.0002
20 Dark - 25 Dark	-0.557	0.322	Inf	-1.733	0.0891	
<i>Erica reunionensis</i>	15 Light - 20 Light	-1.839	0.330	Inf	-5.576	<.0001
	15 Light - 25 Light	-2.224	0.360	Inf	-6.180	<.0001
	15 Light - 15 Dark	0.622	0.301	Inf	2.065	0.0449
	15 Light - 20 Dark	4.272	1.025	Inf	4.167	<.0001
	15 Light - 25 Dark	4.272	1.025	Inf	4.167	<.0001
	20 Light - 25 Light	-0.385	0.395	Inf	-0.973	0.3540
	20 Light - 15 Dark	2.461	0.343	Inf	7.183	<.0001
	20 Light - 20 Dark	6.111	1.038	Inf	5.887	<.0001
	20 Light - 25 Dark	6.111	1.038	Inf	5.887	<.0001
	25 Light - 15 Dark	2.845	0.372	Inf	7.659	<.0001
	25 Light - 20 Dark	6.496	1.048	Inf	6.198	<.0001
	25 Light - 25 Dark	6.496	1.048	Inf	6.198	<.0001
	15 Dark - 20 Dark	3.651	1.029	Inf	3.546	0.0005
	15 Dark - 25 Dark	3.651	1.029	Inf	3.546	0.0005
20 Dark - 25 Dark	0.000	1.421	Inf	0.000	1.0000	

	contrast	estimate	SE	df	z.ratio	p.value
<i>Hubertia tomentosa</i>	15 Light - 20 Light	0.0513	0.320	Inf	0.160	0.8727
RV - 06/20	15 Light - 25 Light	-0.8343	0.302	Inf	-2.766	0.0095
	15 Light - 15 Dark	2.8972	0.749	Inf	3.869	0.0004
	15 Light - 20 Dark	0.9063	0.373	Inf	2.430	0.0206
	15 Light - 25 Dark	1.7569	0.478	Inf	3.679	0.0006
	20 Light - 25 Light	-0.8856	0.304	Inf	-2.916	0.0066
	20 Light - 15 Dark	2.8459	0.750	Inf	3.796	0.0004
	20 Light - 20 Dark	0.8550	0.375	Inf	2.282	0.0281
	20 Light - 25 Dark	1.7056	0.479	Inf	3.562	0.0008
	25 Light - 15 Dark	3.7315	0.742	Inf	5.030	<.0001
	25 Light - 20 Dark	1.7406	0.359	Inf	4.852	<.0001
	25 Light - 25 Dark	2.5912	0.466	Inf	5.555	<.0001
	15 Dark - 20 Dark	-1.9909	0.774	Inf	-2.573	0.0151
	15 Dark - 25 Dark	-1.1403	0.829	Inf	-1.375	0.1811
	20 Dark - 25 Dark	0.8506	0.515	Inf	1.650	0.1142
<i>Stoebe passerinoides</i>	15 Light - 20 Light	-0.1295	0.294	Inf	-0.441	0.7067
PS - 02/19	15 Light - 25 Light	-0.4587	0.290	Inf	-1.581	0.1899
	15 Light - 15 Dark	-0.6590	0.290	Inf	-2.274	0.0574
	15 Light - 20 Dark	-1.6137	0.308	Inf	-5.244	<.0001
	15 Light - 25 Dark	-0.4989	0.290	Inf	-1.720	0.1601
	20 Light - 25 Light	-0.3292	0.288	Inf	-1.145	0.3441
	20 Light - 15 Dark	-0.5296	0.287	Inf	-1.844	0.1396
	20 Light - 20 Dark	-1.4842	0.305	Inf	-4.862	<.0001
	20 Light - 25 Dark	-0.3694	0.287	Inf	-1.285	0.2980
	25 Light - 15 Dark	-0.2003	0.283	Inf	-0.707	0.5994
	25 Light - 20 Dark	-1.1550	0.302	Inf	-3.829	0.0006
	25 Light - 25 Dark	-0.0402	0.284	Inf	-0.142	0.8873
	15 Dark - 20 Dark	-0.9546	0.301	Inf	-3.169	0.0046
	15 Dark - 25 Dark	0.1601	0.283	Inf	0.566	0.6596
	20 Dark - 25 Dark	1.1148	0.301	Inf	3.698	0.0008
<i>Stoebe passerinoides</i>	15 Light - 20 Light	-0.6154	0.289	Inf	-2.131	0.0452
RV - 06/20	15 Light - 25 Light	0.7601	0.295	Inf	2.580	0.0329
	15 Light - 15 Dark	0.0400	0.283	Inf	0.141	0.8875
	15 Light - 20 Dark	-0.6590	0.290	Inf	-2.274	0.0388
	15 Light - 25 Dark	0.1203	0.283	Inf	0.425	0.8388
	20 Light - 25 Light	1.3755	0.300	Inf	4.581	<.0001
	20 Light - 15 Dark	0.6554	0.289	Inf	2.269	0.0388
	20 Light - 20 Dark	-0.0437	0.296	Inf	-0.148	0.8875
	20 Light - 25 Dark	0.7357	0.289	Inf	2.544	0.0329
	25 Light - 15 Dark	-0.7201	0.295	Inf	-2.444	0.0340
	25 Light - 20 Dark	-1.4192	0.301	Inf	-4.712	<.0001
	25 Light - 25 Dark	-0.6398	0.295	Inf	-2.169	0.0451
	15 Dark - 20 Dark	-0.6991	0.290	Inf	-2.412	0.0340
	15 Dark - 25 Dark	0.0803	0.283	Inf	0.283	0.8875
	20 Dark - 25 Dark	0.7794	0.290	Inf	2.686	0.0329

	contrast	estimate	SE	df	z.ratio	p.value
<i>Stoebe passerinoides</i> RV - 07/20	15 Light - 20 Light	-0.0801	0.283	Inf	-0.283	0.8326
	15 Light - 25 Light	0.0402	0.284	Inf	0.142	0.8873
	15 Light - 15 Dark	0.1210	0.284	Inf	0.426	0.8326
	15 Light - 20 Dark	-0.5256	0.286	Inf	-1.838	0.3306
	15 Light - 25 Dark	-0.2403	0.283	Inf	-0.848	0.7433
	20 Light - 25 Light	0.1203	0.283	Inf	0.425	0.8326
	20 Light - 15 Dark	0.2012	0.284	Inf	0.709	0.7977
	20 Light - 20 Dark	-0.4455	0.286	Inf	-1.559	0.4465
	20 Light - 25 Dark	-0.1601	0.283	Inf	-0.566	0.8326
	25 Light - 15 Dark	0.0808	0.284	Inf	0.284	0.8326
	25 Light - 20 Dark	-0.5658	0.286	Inf	-1.977	0.3306
	25 Light - 25 Dark	-0.2805	0.284	Inf	-0.989	0.6912
	15 Dark - 20 Dark	-0.6466	0.287	Inf	-2.255	0.3306
	15 Dark - 25 Dark	-0.3613	0.284	Inf	-1.272	0.6105
20 Dark - 25 Dark	0.2853	0.286	Inf	0.998	0.6912	

## 2. Germination of *Agarista buxifolia* and *Erica reunionensis* after GA<sub>3</sub> and Smoke Water treatments

Table C: GLM results for the effect on final germination percentages, for factors which are 'Photoperiod' (12 hours in light or in dark), 'Temperature' (15,20 and 25°C), 'Treatment' (Control, i.e without treatments, GA<sub>3</sub> or Smoke Water), and their interaction for two species. 'Inf' corresponds to Infinite value. Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 'NS'

Species	Factor	Chisq	Df	Pr(>Chisq)	
<i>Agarista buxifolia</i>	Photoperiod	369.69	1	< 2.2e-16	***
	Treatment	184.24	2	< 2.2e-16	***
	Temperature	211.23	2	< 2.2e-16	***
	Photoperiod: Treatment	88.47	2	< 2.2e-16	***
	Photoperiod: Temperature	10.55	2	0.005106	**
	Treatment: Temperature	38.90	4	7.298e-08	***
	Photoperiod: Treatment: Temperature	18.28	4	0.001088	**
<i>Erica reunionensis</i>	Photoperiod	28.5389	1	9.184e-08	***
	Treatment	1.8186	2	0.4027991	
	Temperature	19.4685	2	5.922e-05	***
	Photoperiod: Treatment	17.4498	2	0.0001625	***
	Photoperiod: Temperature	63.9460	2	1.301e-14	***
	Treatment: Temperature	38.5726	4	8.536e-08	***
	Photoperiod: Treatment: Temperature	40.8625	4	2.870e-08	***

Table D: Detailed results for pairwise comparisons on final cumulative germination percentages of the two species. For Light condition, 'Light' refers to 12 hours in light contrary to 'Dark' with no lights. The values '15, 20 or 25' refer to the tested temperature. 'Control, or GA3 or Smoke Water' refer to the treatment. 'Inf' corresponds to Infinite value. The values '15, 20 or 25' refer to the tested temperature.

### D.1 *Agarista buxifolia*

Light condition	Contrast	odds.ratio	SE	Df	null	z.ratio	p.value
Light	15 Control - 20 Control	0.04667	0.02337	Inf	1	-6.121	<.0001
	15 Control - 25 Control	0.02743	0.01699	Inf	1	-5.805	<.0001
	15 Control - 15 GA3	0.61625	0.17591	Inf	1	-1.696	0.1156
	15 Control - 20 GA3	0.01810	0.01343	Inf	1	-5.408	<.0001
	15 Control - 25 GA3	0.12093	0.04441	Inf	1	-5.753	<.0001
	15 Control - 15 Smoke water	0.92299	0.26132	Inf	1	-0.283	0.7993
	15 Control - 20 Smoke water	0.14436	0.05067	Inf	1	-5.514	<.0001
	15 Control - 25 Smoke water	0.14436	0.05067	Inf	1	-5.514	<.0001
	20 Control - 25 Control	0.58763	0.43745	Inf	1	-0.714	0.5517
	20 Control - 15 GA3	13.20339	6.62628	Inf	1	5.142	<.0001
	20 Control - 20 GA3	0.38776	0.32919	Inf	1	-1.116	0.3173
	20 Control - 25 GA3	2.59091	1.43140	Inf	1	1.723	0.1131
	20 Control - 15 Smoke water	19.77551	9.89847	Inf	1	5.962	<.0001
	20 Control - 20 Smoke water	3.09302	1.67590	Inf	1	2.084	0.0515
	20 Control - 25 Smoke water	3.09302	1.67590	Inf	1	2.084	0.0515
	25 Control - 15 GA3	22.46893	13.94128	Inf	1	5.016	<.0001
	25 Control - 20 GA3	0.65986	0.60974	Inf	1	-0.450	0.7140
	25 Control - 25 GA3	4.40909	2.91914	Inf	1	2.241	0.0375
	25 Control - 15 Smoke water	33.65306	20.84477	Inf	1	5.677	<.0001
	25 Control - 20 Smoke water	5.26357	3.43828	Inf	1	2.542	0.0180
	25 Control - 25 Smoke water	5.26357	3.43828	Inf	1	2.542	0.0180
	15 GA3 - 20 GA3	0.02937	0.02181	Inf	1	-4.750	<.0001
	15 GA3 - 25 GA3	0.19623	0.07238	Inf	1	-4.415	<.0001
	15 GA3 - 15 Smoke water	1.49776	0.42720	Inf	1	1.416	0.1945
	15 GA3 - 20 Smoke water	0.23426	0.08262	Inf	1	-4.115	0.0001
	15 GA3 - 25 Smoke water	0.23426	0.08262	Inf	1	-4.115	0.0001
	20 GA3 - 25 GA3	6.68182	5.19681	Inf	1	2.442	0.0229
	20 GA3 - 15 Smoke water	51.00000	37.83018	Inf	1	5.301	<.0001
	20 GA3 - 20 Smoke water	7.97674	6.14396	Inf	1	2.696	0.0126
	20 GA3 - 25 Smoke water	7.97674	6.14396	Inf	1	2.696	0.0126
	25 GA3 - 15 Smoke water	7.63265	2.80143	Inf	1	5.537	<.0001
	25 GA3 - 20 Smoke water	1.19380	0.50332	Inf	1	0.420	0.7140
	25 GA3 - 25 Smoke water	1.19380	0.50332	Inf	1	0.420	0.7140
15 Smoke water - 20 Smoke water	0.15641	0.05487	Inf	1	-5.289	<.0001	
15 Smoke water - 25 Smoke water	0.15641	0.05487	Inf	1	-5.289	<.0001	
20 Smoke water - 25 Smoke water	1.00000	0.40757	Inf	1	0.000	1.0000	
Dark	15 Control - 20 Control	0.03581	0.03702	Inf	1	-3.221	0.0018

Light condition	Contrast	odds.ratio	SE	Df	null	z.ratio	p.value
	15 Control - 25 Control	0.02051	0.02107	Inf	1	-3.784	0.0002
	15 Control - 15 GA3	0.00413	0.00425	Inf	1	-5.336	<.0001
	15 Control - 20 GA3	0.00269	0.00278	Inf	1	-5.722	<.0001
	15 Control - 25 GA3	0.00433	0.00445	Inf	1	-5.292	<.0001
	15 Control - 15 Smoke water	0.19192	0.21203	Inf	1	-1.494	0.1622
	15 Control - 20 Smoke water	0.02473	0.02544	Inf	1	-3.596	0.0005
	15 Control - 25 Smoke water	0.01515	0.01554	Inf	1	-4.085	0.0001
	20 Control - 25 Control	0.57265	0.18423	Inf	1	-1.733	0.1069
	20 Control - 15 GA3	0.11520	0.03766	Inf	1	-6.611	<.0001
	20 Control - 20 GA3	0.07498	0.02582	Inf	1	-7.524	<.0001
	20 Control - 25 GA3	0.12088	0.03934	Inf	1	-6.493	<.0001
	20 Control - 15 Smoke water	5.35897	2.77842	Inf	1	3.238	0.0017
	20 Control - 20 Smoke water	0.69054	0.22571	Inf	1	-1.133	0.2807
	20 Control - 25 Smoke water	0.42308	0.13375	Inf	1	-2.721	0.0087
	25 Control - 15 GA3	0.20118	0.06161	Inf	1	-5.236	<.0001
	25 Control - 20 GA3	0.13093	0.04253	Inf	1	-6.259	<.0001
	25 Control - 25 GA3	0.21109	0.06432	Inf	1	-5.105	<.0001
	25 Control - 15 Smoke water	9.35821	4.73265	Inf	1	4.422	<.0001
	25 Control - 20 Smoke water	1.20587	0.36931	Inf	1	0.611	0.5565
	25 Control - 25 Smoke water	0.73881	0.21779	Inf	1	-1.027	0.3224
	15 GA3 - 20 GA3	0.65081	0.21471	Inf	1	-1.302	0.2170
	15 GA3 - 25 GA3	1.04926	0.32542	Inf	1	0.155	0.8768
	15 GA3 - 15 Smoke water	46.51724	23.67785	Inf	1	7.544	<.0001
	15 GA3 - 20 Smoke water	5.99405	1.86813	Inf	1	5.746	<.0001
	15 GA3 - 25 Smoke water	3.67241	1.10316	Inf	1	4.331	<.0001
	20 GA3 - 25 GA3	1.61224	0.52958	Inf	1	1.454	0.1695
	20 GA3 - 15 Smoke water	71.47619	37.19535	Inf	1	8.204	<.0001
	20 GA3 - 20 Smoke water	9.21018	3.03859	Inf	1	6.730	<.0001
	20 GA3 - 25 Smoke water	5.64286	1.80169	Inf	1	5.420	<.0001
	25 GA3 - 15 Smoke water	44.33333	22.52488	Inf	1	7.463	<.0001
	25 GA3 - 20 Smoke water	5.71264	1.77171	Inf	1	5.619	<.0001
	25 GA3 - 25 Smoke water	3.50000	1.04583	Inf	1	4.193	<.0001
	15 Smoke water - 20 Smoke water	0.12886	0.06559	Inf	1	-4.026	0.0001
	15 Smoke water - 25 Smoke water	0.07895	0.03965	Inf	1	-5.056	<.0001
	20 Smoke water - 25 Smoke water	0.61268	0.18404	Inf	1	-1.631	0.1277

## D.2 *Erica reunionensis*

Light condition	contrast	odds.ratio	SE	df	null	z.ratio	p.value
Light	15 Control - 20 Control	1.34e-01	7.48e-02	Inf	1	-3.603	0.0008
	15 Control - 25 Control	9.02e-02	5.20e-02	Inf	1	-4.170	0.0001
	15 Control - 15 GA3	4.30e-01	2.27e-01	Inf	1	-1.597	0.1654
	15 Control - 20 GA3	1.01e-01	5.74e-02	Inf	1	-4.027	0.0002

Light condition	contrast	odds.ratio	SE	df	null	z.ratio	p.value
	15 Control - 25 GA3	8.48e+00	5.20e+00	Inf	1	3.489	0.0011
	15 Control - 15 Smoke Water	3.76e+00	2.11e+00	Inf	1	2.360	0.0313
	15 Control - 20 Smoke Water	1.98e-01	1.08e-01	Inf	1	-2.979	0.0061
	15 Control - 25 Smoke Water	2.45e-01	1.35e-01	Inf	1	-2.558	0.0191
	20 Control - 25 Control	6.71e-01	4.04e-01	Inf	1	-0.663	0.5536
	20 Control - 15 GA3	3.20e+00	1.78e+00	Inf	1	2.095	0.0591
	20 Control - 20 GA3	7.50e-01	4.46e-01	Inf	1	-0.484	0.6655
	20 Control - 25 GA3	6.31e+01	4.01e+01	Inf	1	6.524	<.0001
	20 Control - 15 Smoke Water	2.80e+01	1.64e+01	Inf	1	5.687	<.0001
	20 Control - 20 Smoke Water	1.47e+00	8.39e-01	Inf	1	0.681	0.5536
	20 Control - 25 Smoke Water	1.82e+00	1.05e+00	Inf	1	1.042	0.3532
	25 Control - 15 GA3	4.77e+00	2.74e+00	Inf	1	2.716	0.0132
	25 Control - 20 GA3	1.12e+00	6.85e-01	Inf	1	0.181	0.8566
	25 Control - 25 GA3	9.40e+01	6.14e+01	Inf	1	6.961	<.0001
	25 Control - 15 Smoke Water	4.17e+01	2.52e+01	Inf	1	6.169	<.0001
	25 Control - 20 Smoke Water	2.19e+00	1.29e+00	Inf	1	1.335	0.2424
	25 Control - 25 Smoke Water	2.71e+00	1.61e+00	Inf	1	1.678	0.1460
	15 GA3 - 20 GA3	2.34e-01	1.33e-01	Inf	1	-2.554	0.0191
	15 GA3 - 25 GA3	1.97e+01	1.21e+01	Inf	1	4.884	<.0001
	15 GA3 - 15 Smoke Water	8.76e+00	4.90e+00	Inf	1	3.880	0.0003
	15 GA3 - 20 Smoke Water	4.61e-01	2.49e-01	Inf	1	-1.432	0.2108
	15 GA3 - 25 Smoke Water	5.69e-01	3.12e-01	Inf	1	-1.028	0.3532
	20 GA3 - 25 GA3	8.42e+01	5.44e+01	Inf	1	6.856	<.0001
	20 GA3 - 15 Smoke Water	3.73e+01	2.23e+01	Inf	1	6.052	<.0001
	20 GA3 - 20 Smoke Water	1.96e+00	1.14e+00	Inf	1	1.160	0.3052
	20 GA3 - 25 Smoke Water	2.43e+00	1.43e+00	Inf	1	1.509	0.1890
	25 GA3 - 15 Smoke Water	4.44e-01	2.83e-01	Inf	1	-1.272	0.2615
	25 GA3 - 20 Smoke Water	2.33e-02	1.46e-02	Inf	1	-6.025	<.0001
	25 GA3 - 25 Smoke Water	2.89e-02	1.82e-02	Inf	1	-5.634	<.0001
	15 Smoke Water - 20 Smoke Water	5.26e-02	3.02e-02	Inf	1	-5.136	<.0001
	15 Smoke Water - 25 Smoke Water	6.50e-02	3.77e-02	Inf	1	-4.716	<.0001
	20 Smoke Water - 25 Smoke Water	1.24e+00	6.96e-01	Inf	1	0.377	0.7264
Dark	15 Control - 20 Control	4.56e+01	5.49e+01	Inf	1	3.173	0.0029
	15 Control - 25 Control	4.56e+01	5.49e+01	Inf	1	3.173	0.0029
	15 Control - 15 GA3	3.88e-01	2.06e-01	Inf	1	-1.780	0.1228
	15 Control - 20 GA3	6.41e-01	3.45e-01	Inf	1	-0.825	0.5081
	15 Control - 25 GA3	6.08e+00	3.92e+00	Inf	1	2.797	0.0093
	15 Control - 15 Smoke Water	2.65e-01	1.41e-01	Inf	1	-2.495	0.0216
	15 Control - 20 Smoke Water	4.56e+01	5.49e+01	Inf	1	3.173	0.0029
	15 Control - 25 Smoke Water	4.56e+01	5.49e+01	Inf	1	3.173	0.0029
	20 Control - 25 Control	1.00e+00	1.61e+00	Inf	1	0.000	1.0000
	20 Control - 15 GA3	8.51e-03	1.02e-02	Inf	1	-3.972	0.0003
	20 Control - 20 GA3	1.40e-02	1.69e-02	Inf	1	-3.544	0.0010

Light condition	contrast	odds.ratio	SE	df	null	z.ratio	p.value
	20 Control - 25 GA3	1.33e-01	1.67e-01	Inf	1	-1.606	0.1443
	20 Control - 15 Smoke Water	5.81e-03	6.98e-03	Inf	1	-4.289	0.0001
	20 Control - 20 Smoke Water	1.00e+00	1.61e+00	Inf	1	0.000	1.0000
	20 Control - 25 Smoke Water	1.00e+00	1.61e+00	Inf	1	0.000	1.0000
	25 Control - 15 GA3	8.51e-03	1.02e-02	Inf	1	-3.972	0.0003
	25 Control - 20 GA3	1.41e-02	1.69e-02	Inf	1	-3.544	0.0010
	25 Control - 25 GA3	1.33e-01	1.67e-01	Inf	1	-1.606	0.1443
	25 Control - 15 Smoke Water	5.81e-03	6.98e-03	Inf	1	-4.289	0.0001
	25 Control - 20 Smoke Water	1.00e+00	1.61e+00	Inf	1	0.000	1.0000
	25 Control - 25 Smoke Water	1.00e+00	1.61e+00	Inf	1	0.000	1.0000
	15 GA3 - 20 GA3	1.65e+00	8.74e-01	Inf	1	0.947	0.4420
	15 GA3 - 25 GA3	1.57e+01	9.99e+00	Inf	1	4.311	0.0001
	15 GA3 - 15 Smoke Water	6.83e-01	3.57e-01	Inf	1	-0.730	0.5583
	15 GA3 - 20 Smoke Water	1.17e+02	1.41e+02	Inf	1	3.972	0.0003
	15 GA3 - 25 Smoke Water	1.17e+02	1.41e+02	Inf	1	3.972	0.0003
	20 GA3 - 25 GA3	9.48e+00	6.11e+00	Inf	1	3.492	0.0011
	20 GA3 - 15 Smoke Water	4.13e-01	2.19e-01	Inf	1	-1.665	0.1443
	20 GA3 - 20 Smoke Water	7.11e+01	8.56e+01	Inf	1	3.544	0.0010
	20 GA3 - 25 Smoke Water	7.11e+01	8.56e+01	Inf	1	3.544	0.0010
	25 GA3 - 15 Smoke Water	4.36e-02	2.79e-02	Inf	1	-4.904	<.0001
	25 GA3 - 20 Smoke Water	7.50e+00	9.42e+00	Inf	1	1.606	0.1443
	25 GA3 - 25 Smoke Water	7.50e+00	9.42e+00	Inf	1	1.606	0.1443
	15 Smoke Water - 20 Smoke Water	1.72e+02	2.07e+02	Inf	1	4.289	0.0001
	15 Smoke Water - 25 Smoke Water	1.72e+02	2.07e+02	Inf	1	4.289	0.0001
	20 Smoke Water - 25 Smoke Water	1.00e+00	1.61e+00	Inf	1	0.000	1.0000



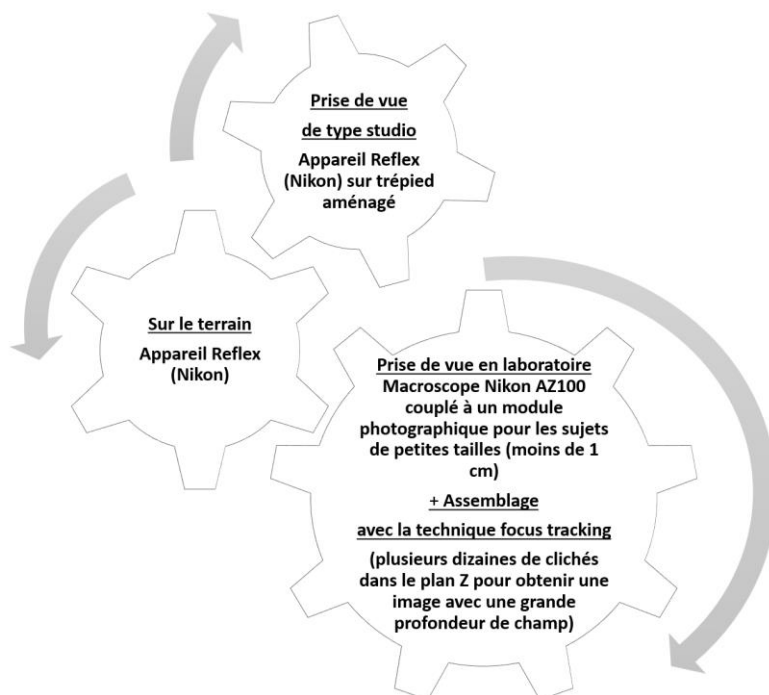
## Planches botaniques de cinq espèces du chapitre

L'objectif était de mieux caractériser les stades phénologiques sous forme de planches botaniques de haute définition, pour la reconnaissance des organes clés et en particulier du stade de maturité des fruits et des graines.

Cinq fiches ont donc été réalisées pour les espèces suivantes :

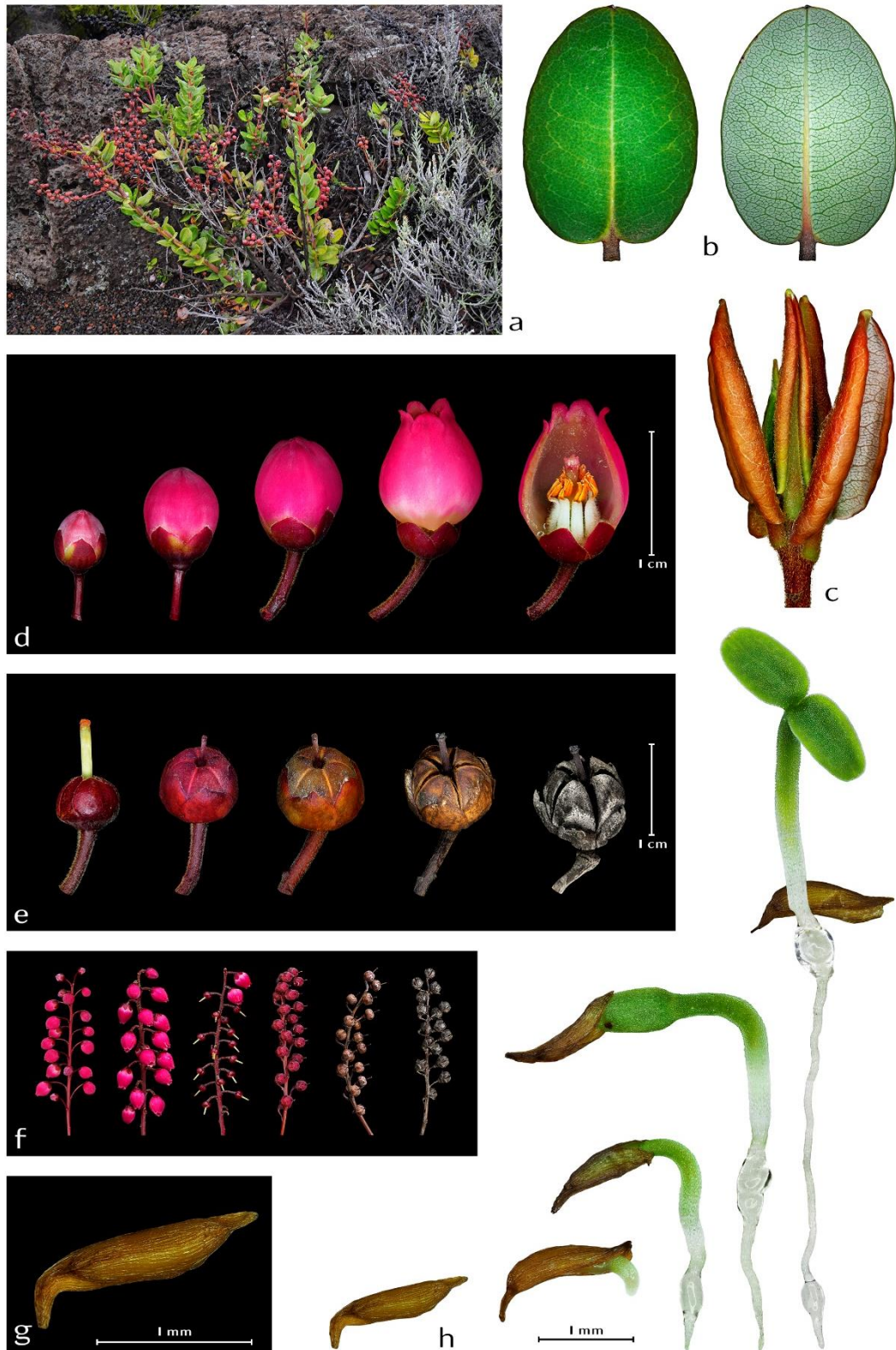
- ***Agarista buxifolia* (Comm. ex Lam.) G. Don**
- ***Erica reunionensis* E.G.H. Oliv.**
- ***Hubertia tomentosa* Bory**
- ***Hypericum lanceolatum* subsp. *angustifolium* (Lam.) N. Robson**
- ***Stoebe passerinoides* (Lam.) Willd.**

### Démarche pour les prises de vue



Dispositif Macroscopie Nikon AZ100  
(Pôle de Protection des Plantes, Saint-Pierre)

Les descriptions botaniques sont présentées de manière succincte dans cette thèse, mais seront complétées ultérieurement.



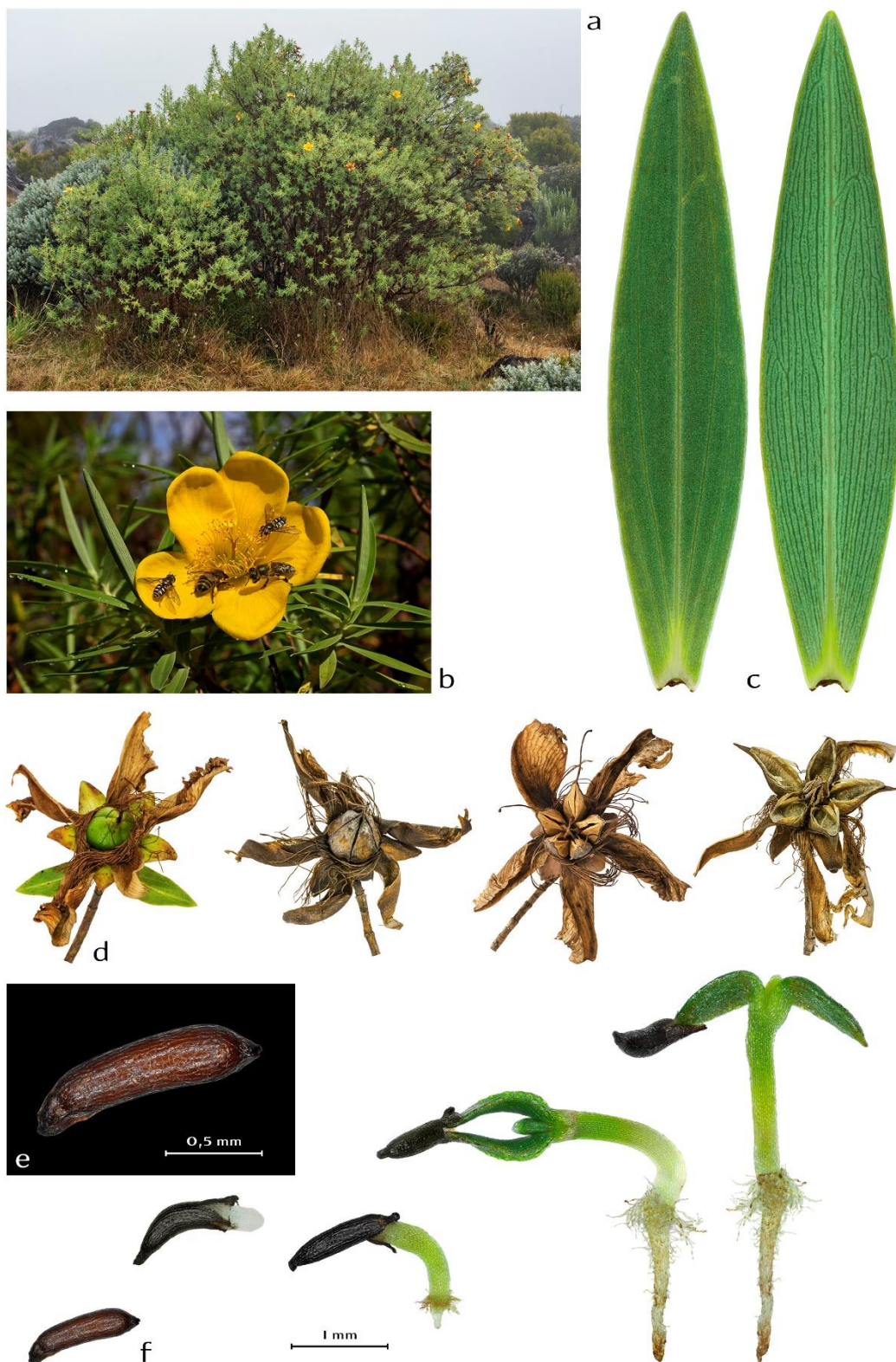
***Agarista buxifolia* (Comm. ex Lam.) G. Don** a- individu lors de la floraison au Pas des Sables b- feuille (à gauche, face supérieure et à droite face inférieure) c- bourgeon foliaire d- chronoséquence reconstruite du développement floral avec coupe à droite e- chronoséquence reconstruite du développement du fruit (le quatrième cliché est un fruit mature pour la récolte ; le cinquième cliché est un fruit ancien ayant libéré toutes les graines) f- de l'inflorescence à l'infrutescence (de gauche à droite, boutons, fleurs, nouaisons, fruits immatures, fruits matures et fruits anciens) g- graine h- chronoséquence reconstruite de la germination



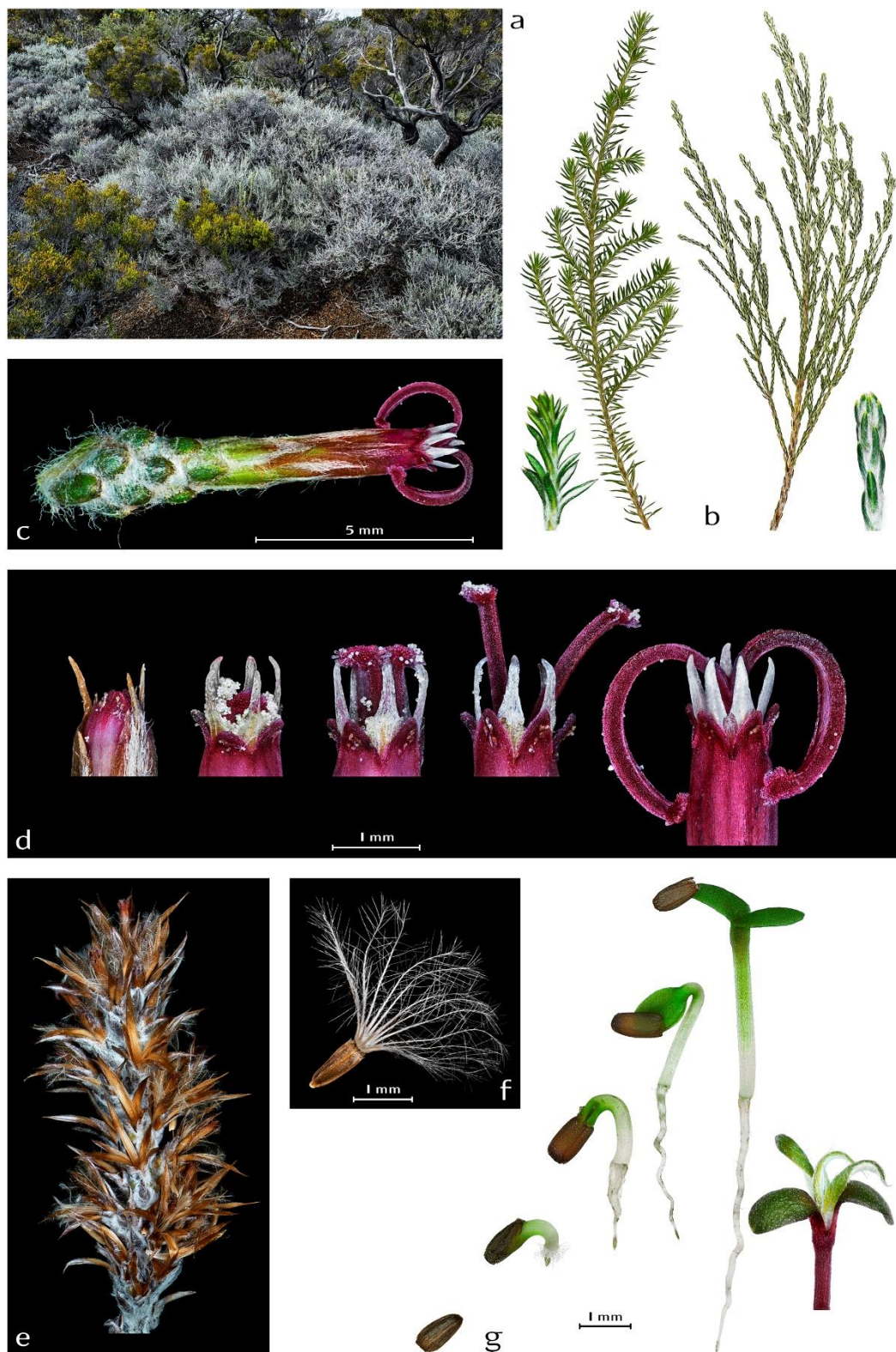
***Erica reunionensis* E.G.H. Oliv.** **a-** vue générale sur des individus sur lapilli **b-** rameau foliaire avec détail à droite **c-** chronoséquence reconstruite du développement floral (du bouton jusqu'à la fleur avec présence de pollen déposé sur le stigmate) **d-** inflorescence **e-** chronoséquence reconstruite de la germination **f-** graines (deux profils) **g-** Déhiscence de la capsule à maturité avec graines



***Hubertia tomentosa* Bory** a- vue générale sur un individu b- feuille (à gauche, face supérieure et à droite face inférieure) c- inflorescence d- infrutescence e- graine (achène) f- chronoséquence reconstruite de la germination



***Hypericum lanceolatum* subsp. *angustifolium* (Lam.) N. Robson** a- vue générale sur un individu lors de la floraison b- fleur avec présence d'abeilles et syrphes c- feuille (à gauche, face supérieure et à droite face inférieure) d- fruit immature > capsule à récolter > capsule ouverte > capsule vide e- graine f- chronoséquence reconstruite de la germination (de gauche à droite graine, germination, levée)



***Stoebe passerinoides* (Lam.) Willd** a- vue générale sur des individus (bruyère de couleur gris/blanc) sur lapilli b- rameau foliaire avec détail (à gauche, juvénile et à droite, adulte) c- fleur d- chronoséquence reconstruite du développement floral (de gauche à droite, bouton, sorties des anthères et pollen, 3 stades de développement du stigmate) e- infrutescence f- graine (achène) g- chronoséquence reconstruite de la germination

## References

- Ah-Peng, C., Flores, O., Wilding, N., Bardat, J., Marline, L., Hedderson, T. A. J., & Strasberg, D. (2014). Functional Diversity of Subalpine Bryophyte Communities in an Oceanic Island (La Réunion). *Artic, Antarctic, and Alpine Research*, 46(4), 841–851. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-46.4.841>
- Alcorn, S. M., & Kurtz, E. B. (1959). Some factors affecting the germination of seed of the saguaro cactus (*Carnegiea gigantea*). *American Journal of Botany*, 46(7), 526–529. <https://doi.org/10.1002/J.1537-2197.1959.TB07045.X>
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2014). Seeds: Ecology, biogeography, and, evolution of dormancy and germination. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/C2013-0-00597-X>
- Baskin, J. M., & Baskin, C. C. (2004). A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research*, 14(01), 1–16. <https://doi.org/10.1079/SSR2003150>
- Baskin, C. C., Thompson, K., & Baskin, J. M. (2006). Mistakes in germination ecology and how to avoid them. *Seed Science Research*, 16(3), 165–168. <https://doi.org/10.1079/SSR2006247>
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. <https://doi.org/doi:10.18637/jss.v067.i01>.
- Benech-Arnold, R. L., Sánchez, R. A., Forcella, F., Kruk, B. C., & Ghera, C. M. (2000). Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. *Field Crops Research*, 67(2), 105–122. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(00\)00087-3](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(00)00087-3)
- Benjamini, Y., and Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society Series B*, 57, 289–300. doi: 10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x. <https://www.jstor.org/stable/2346101>.
- Bewley, J. (1997). Seed Germination and Dormancy. *The Plant Cell*, 9(7), 1055–1066. <https://doi.org/10.1105/tpc.9.7.1055>
- Bliss, D., & Smith, H. (1985). Penetration of light into soil and its role in the control of seed germination. *Plant, Cell & Environment*, 8(7), 475–483. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1985.tb01683.x>
- Bosser, J., Cadet, T., Guého, J., & Marais, W. (1976). Flore des Mascareignes (Sugar Industry Research Institute (Mauritius), Institut de Recherche pour le Développement (IRS, Paris), Royal Botanic Gardens (Kew), Vol. 1–24.
- Brou, Y. T. (2019). Coviability of the Social and Ecological Systems in Réunion Island's National Park: Climate Variability, Wildfires, and the Vulnerability of Biodiversity. In O. Barrière, M. Behnassi, G. David, V. Douzal, M. Fargette, T. Libourel, M. Loireau, L. Pascal, C. Prost, V. Ravena-Cañete, F. Seyler, & S. Morand (Eds.), *Coviability of Social and Ecological Systems: Reconnecting Mankind to the Biosphere in an Era of Global Change: Vol. 2: Coviability Questioned by a Diversity of Situations* (pp. 187–202). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-78111-2\\_10](https://doi.org/10.1007/978-3-319-78111-2_10)
- Brown, M., & Botha, P. A. (2004). Smoke seed germination studies and a guide to seed propagation of plants from the major families of the Cape Floristic Region, South Africa. *South African Journal of Botany*, 70(4), 559–581. [https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(15\)30194-0](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)30194-0)
- Brown, N. A. C. (1993). Promotion of germination of fynbos seeds by plant-derived smoke. *New Phytologist*, 123(3), 575–583. <https://doi.org/10.1111/J.1469-8137.1993.TB03770.X>
- Brown, N. A. C., & van Staden, J. (1997). Smoke as a germination cue: A review. *Plant Growth Regulation*, 22(2), 115–124. <https://doi.org/10.1023/A:1005852018644>

- Buytaert, W., Cuesta-Camacho, F., & Tobón, C. (2011). Potential impacts of climate change on the environmental services of humid tropical alpine regions. *Global Ecology and Biogeography*, 20(1), 19–33. <https://doi.org/10.1111/J.1466-8238.2010.00585.X>
- Cadet, L. J. T. (1977). *La végétation de l'île de la Réunion: Étude phytoécologique et phytosociologique*. Aix-Marseille III [PhD thesis].
- Campbell, M. H. (1985). Germination, emergence and seedling growth of *Hypericum perforatum* L. *Weed Research*, 25(4), 259–266. <https://doi.org/10.1111/J.1365-3180.1985.TB00643.X>
- Cerabolini, B., Andreis, R. D., Ceriani, R. M., Pierce, S., & Raimondi, B. (2004). Seed germination and conservation of endangered species from the Italian Alps: *Physoplexis comosa* and *Primula glaucescens*. *Biological Conservation*, 117(3), 351–356. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2003.12.011>
- Chau, M. M., Chambers, T., Weisenberger, L., Keir, M., Kroessig, T. I., Wolkis, D., Kam, R., & Yoshinaga, A. Y. (2019). Seed freeze sensitivity and ex situ longevity of 295 species in the native Hawaiian flora. *American Journal of Botany*, 106(9), 1248–1270. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1351>
- Chiwocha, S. D. S., Dixon, K. W., Flematti, G. R., Ghisalberti, E. L., Merritt, D. J., Nelson, D. C., Riseborough, J. A. M., Smith, S. M., & Stevens, J. C. (2009). Karrikins: A new family of plant growth regulators in smoke. *Plant Science*, 177(4), 252–256. <https://doi.org/10.1016/J.PLANTSCI.2009.06.007>
- Çirak, C., Kevseroğlu, K., & Ayan, A. K. (2007). Breaking of seed dormancy in a Turkish endemic *Hypericum* species: *Hypericum aviculariifolium* subsp. *depilatum* var. *depilatum* by light and some pre-soaking treatments. *Journal of Arid Environments*, 68(1), 159–164. <https://doi.org/10.1016/J.JARIDENV.2006.03.027>
- Côme, D., & Corbineau, F. (2006). *Dictionnaire de la biologie des semences et des plantules*. 226.
- Cotado, A., Garcia, M. B., & Munné-Bosch, S. (2020). Physiological seed dormancy increases at high altitude in Pyrenean saxifrage (*Saxifraga longifolia* Lapeyr.). *Environmental and Experimental Botany*, 171, 103929. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.103929>
- Dechaine, J. M., Gardner, G., & Weinig, C. (2009). Phytochromes differentially regulate seed germination responses to light quality and temperature cues during seed maturation. *Plant, Cell & Environment*, 32(10), 1297–1309. <https://doi.org/10.1111/J.1365-3040.2009.01998.X>
- Díaz, H. F., Grosjean, M., & Graumlich, L. (2003). Climate Variability and Change in High Elevation Regions: Past, Present and Future. *Climatic Change*, 59(1), 1–4. <https://doi.org/10.1023/A:1024416227887>
- Donohue, K. (2002). Germination Timing Influences Natural Selection on Life-History Characters in *Arabidopsis thaliana*. *Ecology*, 83(4), 1006–1016. <https://doi.org/10.2307/3071909>
- Elias, R. B., Gil, A., Silva, L., Fernández-Palacios, J. M., Azevedo, E. B., & Reis, F. (2016). Natural zonal vegetation of the Azores Islands: Characterization and potential distribution. *Phytocoenologia*, 46(2), 107–123. <https://doi.org/10.1127/PHYTO/2016/0132>
- Fernández-Pascual, E., Carta, A., Mondoni, A., Cavieres, L., Rosbakh, S., Venn, S., Satyanti, A., & Guja, L. (2021). The seed germination spectrum of alpine plants: A global meta-analysis. *New Phytologist*, 2021(6), 3573–3586. <https://doi.org/10.1111/nph.17086i>
- Fernández-Pascual, E., Jiménez-Alfaro, B., Caujapé-Castells, J., Jaén-Molina, R., & Díaz, T. E. (2013). A local dormancy cline is related to the seed maturation environment, population genetic composition and climate. *Annals of Botany*, 112(5), 937–945. <https://doi.org/10.1093/aob/mct154>



- Flores, J., González-Salvatierra, C., & Jurado, E. (2016). Effect of light on seed germination and seedling shape of succulent species from Mexico. *Journal of Plant Ecology*, *9*(2), 174–179. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtv046>
- Flores, J., Jurado, E., & Arredondo, A. (2006). Effect of light on germination of seeds of Cactaceae from the Chihuahuan Desert, Mexico. *Seed Science Research*, *16*(2), 149–155. <https://doi.org/10.1079/SSR2006242>
- Flores, J., Jurado, E., Chapa-Vargas, L., Ceroni-Stuva, A., Dávila-Aranda, P., Galíndez, G., Gurvich, D., León-Lobos, P., Ordóñez, C., Ortega-Baes, P., Ramírez-Bullón, N., Sandoval, A., Seal, C. E., Ullian, T., & Pritchard, H. W. (2011). Seeds photoblastism and its relationship with some plant traits in 136 cacti taxa. *Environmental and Experimental Botany*, *71*(1), 79–88. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.10.025>
- Frazier, A. G., & Brewington, L. (2020). Current Changes in Alpine Ecosystems of Pacific Islands. In *Encyclopedia of the World's Biomes* (pp. 607–619). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11881-0>
- Harter, D. E. V., Irl, S. D. H., Seo, B., Steinbauer, M. J., Gillespie, R., Triantis, K. A., Fernández-Palacios, J.-M., & Beierkuhnlein, C. (2015). Impacts of global climate change on the floras of oceanic islands – Projections, implications and current knowledge. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *17*(2), 160–183. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2015.01.003>
- Heschel, M. S., Selby, J., Butler, C., Whitelam, G. C., Sharrock, R. A., & Donohue, K. (2007). A new role for phytochromes in temperature-dependent germination. *New Phytologist*, *174*(4), 735–741. <https://doi.org/10.1111/J.1469-8137.2007.02044.X>
- Hill, R. L., Gourlay, A. H., & Barker, R. J. (2001). Survival of *Ulex europaeus* seeds in the soil at three sites in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, *39*(2), 235–244. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2001.9512734>
- Hughes, F., Vitousek, P. M., & Tunison, T. (1991). Alien Grass Invasion and Fire In the Seasonal Submontane Zone of Hawai'i. *Ecology*, *72*(2), 743–747. <https://doi.org/10.2307/2937215>
- Irl, S. D. H., Steinbauer, M. J., Babel, W., Beierkuhnlein, C., Blume-Werry, G., Messinger, J., Martínez, Á. P., Strohmeier, S., & Jentsch, A. (2012). An 11-yr exclosure experiment in a high-elevation island ecosystem: Introduced herbivore impact on shrub species richness, seedling recruitment and population dynamics. *Journal of Vegetation Science*, *23*(6), 1114–1125. <https://doi.org/10.1111/J.1654-1103.2012.01425.X>
- Irl, S. D. H., Steinbauer, M. J., Messinger, J., Blume-Werry, G., Palomares-Martínez, Á., Beierkuhnlein, C., & Jentsch, A. (2014). Burned and Devoured-Introduced Herbivores, Fire, and the Endemic Flora of the High-Elevation Ecosystem on La Palma, Canary Islands. *Artic, Antarctic, and Alpine Research*, *46*(4), 859–869. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-46.4.859>
- Juan, C., Emerson, B. C., Oromí, P., & Hewitt, G. M. (2000). Colonization and diversification: Towards a phylogeographic synthesis for the Canary Islands. *Trends in Ecology & Evolution*, *15*(3), 104–109. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01776-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01776-0)
- Juvik, J., Kueffer, C., Juvik, S., & Nagata, S. (2014). Introduction—Losing the High Ground: Rapid Transformation of Tropical Island Alpine and Subalpine Environments. *Artic, Antarctic, and Alpine Research*, *46*(4), 705–708. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-46.4.705>
- Juvik, J. O., Nullet, D., Banko, P., & Hughes, K. (1993). Forest climatology near the tree line in Hawai'i. *Agricultural and Forest Meteorology*, *66*(3–4), 159–172. [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(93\)90068-S](https://doi.org/10.1016/0168-1923(93)90068-S)

- Kildisheva, O. A., Dixon, K. W., Silveira, F. A. O., Chapman, T., Sacco, A. D., Mondoni, A., Turner, S. R., & Cross, A. T. (2020). Dormancy and germination: Making every seed count in restoration. *Restoration Ecology*, 28(S3), S256–S265. <https://doi.org/10.1111/REC.13140>
- Koutsovoulou, K., Daws, M. I., & Thanos, C. A. (2014). Campanulaceae: A family with small seeds that require light for germination. *Annals of Botany*, 113(1), 135–143. <https://doi.org/10.1093/aob/mct250>
- Kulkarni, M. G., Sparg, S. G., & van Staden, J. (2007). Germination and post-germination response of *Acacia* seeds to smoke-water and butenolide, a smoke-derived compound. *Journal of Arid Environments*, 69(1), 177–187. <https://doi.org/10.1016/J.JARIDENV.2006.09.001>
- Lacoste, M., Delbosc, P., & Picot, F. (2014). *Typologie descriptive des habitats naturels et semi-naturels de La Réunion* (Rapport technique non publié No. 8; p. 137). Conservatoire Botanique National de Mascarin.
- Lacoste, M., & Picot, F. (2011). *Cahiers d'habitats de La Réunion: Étage altimontain* (Rapport technique non publié No. 7; p. 173 + annexes). Conservatoire Botanique National de Mascarin.
- Leperlier, C., Riviere, J. N. E., Allibert, A., Dessauw, D., Lacroix, S., & Fock-Bastide, I. (2018). Overcoming dormancy and light requirements in seeds of *Heteropogon contortus*, a target species for savanna restoration. *Ecological Engineering*, 122, 10–15. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.07.017>
- Leuschner, C. (1996). Timberline and alpine vegetation on the tropical and warm-temperate oceanic islands of the world: Elevation, structure and floristics. *Plant Ecology*, 123, 193–206.
- Liu, K., Baskin, J. M., Baskin, C. C., Bu, H., Du, G., & Ma, M. (2013). Effect of Diurnal Fluctuating versus Constant Temperatures on Germination of 445 Species from the Eastern Tibet Plateau. *PLOS ONE*, 8(7), e69364. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0069364>
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., & De Poorter, M. (2000). *100 of the World's Worst Invasive Alien Species A selection from the Global Invasive Species Database* [First published as special lift-out in *Aliens* 12, December 2000. Updated and reprinted version: November 2004.]. Published by The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN).
- Luzuriaga, A. L., Escudero, A., & Pérez-García, F. (2006). Environmental maternal effects on seed morphology and germination in *Sinapis arvensis* (Cruciferae). *Weed Research*, 46(2), 163–174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2006.00496.x>
- Lymperopoulos, P., Msanne, J., & Rabara, R. (2018). Phytochrome and phytohormones: Working in tandem for plant growth and development. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1037. Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01037>
- Meteo France (2022). Official database. [<https://meteofrance.re/fr/climat/relevés>]
- Milberg, P., Andersson, L., & Thompson, K. (2000). Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Science Research*, 10(1), 99–104. <https://doi.org/10.1017/s0960258500000118>
- Ng, F. S. P. (1978). Strategies of establishment in Malayan forest trees. In Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2014). *Seeds: Ecology, Biogeography, and, Evolution of Dormancy and Germination*. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/C2013-0-00597-X>
- Nikolaeva, M. G. (1969). *Physiology of Deep Dormancy in Seeds*. Izdatel'stvo. Nauka, Leningrad. C. Translated from Russian by Z. Shapiro, NSF, Washington, DC. Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2014). *Seeds: Ecology, Biogeography, and, Evolution of Dormancy and Germination*. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/C2013-0-00597-X>

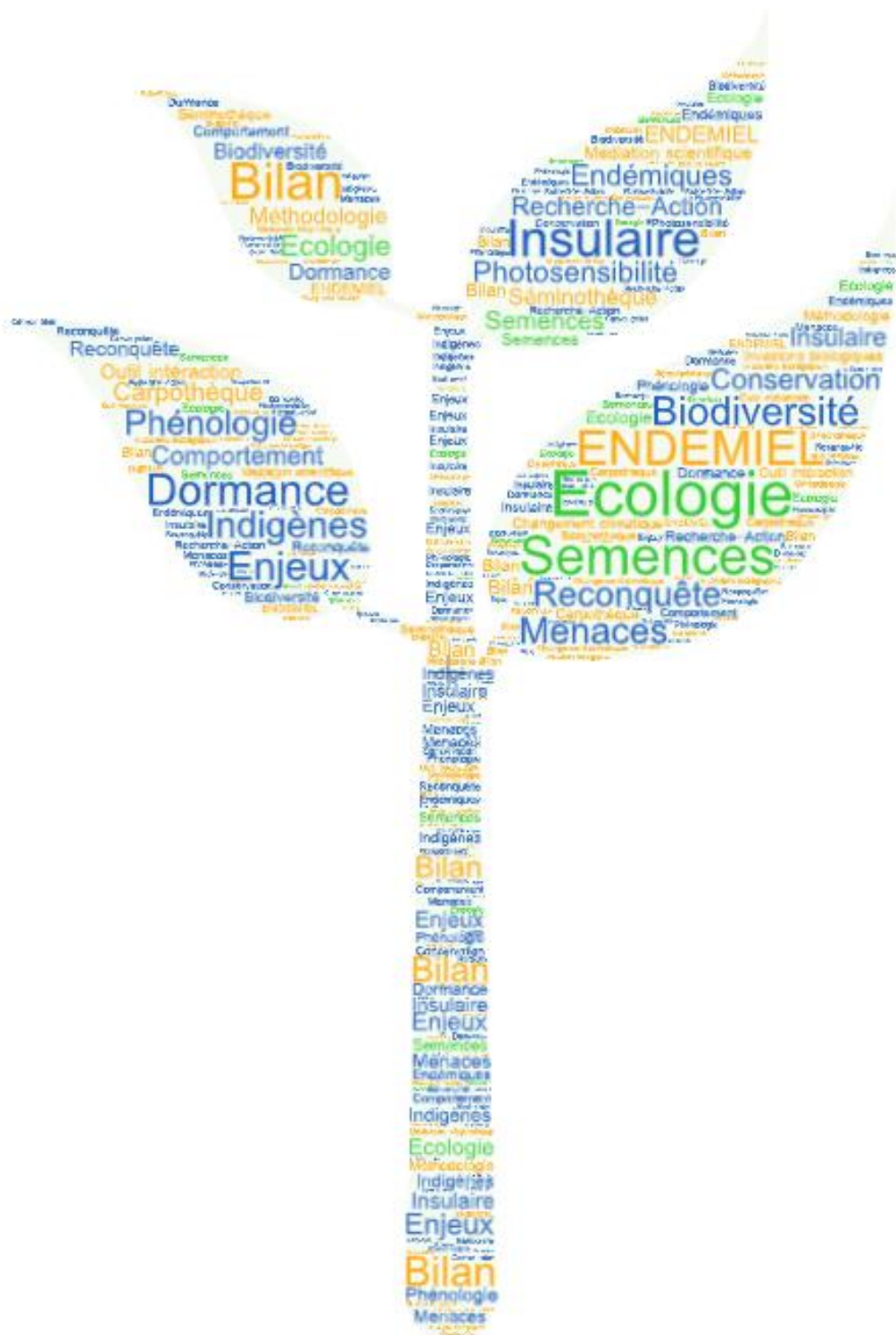
- Oh, E., Yamaguchi, S., Kamiya, Y., Bae, G., Chung, W.-I., & Choi, G. (2006). Light activates the degradation of PIL5 protein to promote seed germination through gibberellin in *Arabidopsis*. *Plant Journal*, *47*(1), 124–139. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2006.02773.x>
- Ooi, M. K. J., Auld, T. D., & Denham, A. J. (2011). Projected soil temperature increase and seed dormancy response along an altitudinal gradient: Implications for seed bank persistence under climate change. *Plant and Soil* *2011 353:1*, *353*(1), 289–303. <https://doi.org/10.1007/S11104-011-1032-3>
- Ortega-Baes, P., & Rojas-Aréchiga, M. (2007). Seed germination of *Trichocereus terscheckii* (Cactaceae): Light, temperature and gibberellic acid effects. *Journal of Arid Environments*, *69*(1), 169–176. <https://doi.org/10.1016/J.JARIDENV.2006.09.009>
- Parmesan, C., & Hanley, M. E. (2015). Plants and climate change: Complexities and surprises. *Annals of Botany*, *116*(6), 849–864. <https://doi.org/10.1093/AOB/MCV169>
- Payet, G., Barbarin, G., & Mercier, M. (2015). Suivi scientifique des zones incendiées en cœur de Parc national et gestion des espèces exotiques envahissantes: Stratégies, bilans et perspectives. *Actes du séminaire des Gestionnaires de la Conservation de la Biodiversité à La Réunion GECOBIO 1, Parc national de La Réunion*, 26–31.
- Pepin, N., Bradley, R. S., Diaz, H. F., Baraer, M., Caceres, E. B., Forsythe, N., Fowler, H., Greenwood, G., Hashmi, M. Z., Liu, X. D., Miller, J. R., Ning, L., Ohmura, A., Palazzi, E., Rangwala, I., Schöner, W., Severskiy, I., Shahgedanova, M., Wang, M. B., ... Mountain Research Initiative EDW Working Group. (2015). Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nature Climate Change*, *5*(5), 424–430. <https://doi.org/10.1038/nclimate2563>
- Pérez-Sánchez, R. M., Jurado, E., Chapa-Vargas, L., & Flores, J. (2011). Seed germination of Southern Chihuahuan Desert plants in response to elevated temperatures. *Journal of Arid Environments*, *75*(10), 978–980. <https://doi.org/10.1016/J.JARIDENV.2011.04.020>
- Pouteau, R., Meyer, J.-Y., Taputuarai, R., & Stoll, B. (2010). La fonte de la biodiversité dans les îles: Modélisation de l'impact du réchauffement global sur la végétation orophile de Tahiti (Polynésie française). *VertigO : La Revue Électronique En Sciences de l'environnement*, *10*(3), 0–0.
- R Core Team. (2021). *A language and environment for statistical computing*. Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Razmjoo, K., Khodaeian, N., Razzazi, A., & Askari, E. (2009). Breaking Seed Dormancy of *Clematis ispanhanica* Bioss. A Medicinal Plant of Iran. *Seed Technology*, *31*(1), 101–107.
- Russel, V. L. (2021). *Emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means*. *R package version 1.6.1*. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
- Russell, J. C., & Kueffer, C. (2019). Island Biodiversity in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources*, *44*, 31-60. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-101718>
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, *9*(7), 671–675. <https://doi.org/doi:10.1038/nmeth.2089>
- Schwilk, D. W., & Zavala, N. (2012). Germination response of grassland species to plant-derived smoke. *Journal of Arid Environments*, *79*, 111–115. <https://doi.org/10.1016/J.JARIDENV.2011.12.002>
- Seo, M., Nambara, E., Choi, G., & Yamaguchi, S. (2009). Interaction of light and hormone signals in germinating seeds. *Plant Mol. Biol.*, *69*, 463. <https://doi.org/10.1007/s11103-008-9429-y>
- Shimono, Y., & Kudo, G. (2005). Comparisons of germination traits of alpine plants between fellfield and snowbed habitats. *Ecological Research* *2005 20:2*, *20*(2), 189–197. <https://doi.org/10.1007/S11284-004-0031-8>

- Small, J. G. C., Robbertse, P. J., Grobbelaar, N., & Badenhorst, C. M. (1982). The effect of time of application and sterilization method of gibberellic acid, and temperature on the seed germination of *Erica junonia*, an endangered species. *South African Journal of Botany*, 1(4), 139–141. [https://doi.org/10.1016/S0022-4618\(16\)30164-4](https://doi.org/10.1016/S0022-4618(16)30164-4)
- Steven, C. R. L., & Hess, C. (2016). Conversion of native terrestrial ecosystems in Hawai'i to novel grazing systems: A review. *Biological Invasions*, 19, 161-177. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1270-7>
- 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. *Biodiversity & Conservation* 14:12, 14(12), 3015–3032. <https://doi.org/10.1007/S10531-004-0258-2>
- Todorović, S., Živković, S., Giba, Z., Grubišić, D., & Mišić, D. (2007). Basic seed germination characteristics of the endemic species *Nepeta rtanjensis* (Lamiaceae). *Plant Species Biology*, 22(3), 205–210. <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2007.00193.x>
- Udo, N., Tarayre, M., & Atlan, A. (2017). Evolution of germination strategy in the invasive species *Ulex europaeus*. *Journal of Plant Ecology*, 10(2), 375–385. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw032>
- UNESCO WHC. (2013). *Decisions adopted by the world heritage committee at its 37<sup>th</sup> session (PHNOM PENH, 2013)* (p. 249). <https://whc.unesco.org/archive/2013/whc13-37com-20-en.pdf>
- van Staden, J., Jiiger, A. K., & Strydom, A. (1995). Interaction between a plant-derived smoke extract, light and phytohormones on the germination of light-sensitive lettuce seeds. *Plant Growth Regulation* (Vol. 17, pp. 213–218). Kluwer Academic Publishers.
- Walck, J. L., Hidayati, S. N., Dixon, K. W., Thompson, K., & Poschlod, P. (2011). Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology*, 17(6), 2145–2161. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2486.2010.02368.X>
- Walters, C., Wheeler, L. M., & Grotenhuis, J. M. (2005). Longevity of seeds stored in a genebank: Species characteristics. *Seed Science Research*, 15(1), 1–20. <https://doi.org/10.1079/SSR2004195>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- Woolley, J. T., & Stoller, E. W. (1978). Light Penetration and Light-induced Seed Germination in Soil. *Plant Physiology*, 61(4), 597–600. <https://doi.org/10.1104/pp.61.4.597>
- Wu, H., Wang, S., Wei, X., & Jiang, M. (2019). Sensitivity of seed germination to temperature of a relict tree species from different origins along latitudinal and altitudinal gradients: Implications for response to climate change. *Trees*, 33(5), 1435–1445. <https://doi.org/10.1007/S00468-019-01871-0>
- Yoshinaga, A. Y., & Walters, C. (2003). Conservation of Tropical Island Seeds: An example from Hawai'i. In R.D. Smith, J.B. Dickie, S.H. Linington, H.W. Pritchard and R.J. Probert (eds) *Seed Conservation: Turning science into practice* (pp. 957–963).



# Discussion générale & Perspectives

---





Contrairement à d'autres îles comme la Nouvelle Calédonie ou Hawaï, l'écologie des semences est une discipline très récemment étudiée d'un point de vue académique (2019) à La Réunion (e.g. Chau et al., 2019 ; Ititiaty, 2019 ; Leperlier, 2019 ; Zongo, 2010). Cette thèse a ainsi permis d'apporter de nouvelles connaissances morphologiques et physiologiques pour sept espèces indigènes et endémiques le long de l'étagement de la végétation réunionnaise (de la forêt semi-sèche jusqu'à la végétation subalpine) (Figure 1). Nous avons présenté également des axes d'améliorations méthodologiques pour la réalisation des futures études. Par ailleurs, une partie des données a fait l'objet d'un transfert de connaissances techniques et scientifiques, notamment dans le cadre de l'élaboration d'un outil numérique (projet ENDEMIEL). D'autres formes de valorisation (carpo-séminothèque numérique et support de médiation scientifique) sont également proposées dans cette discussion générale.

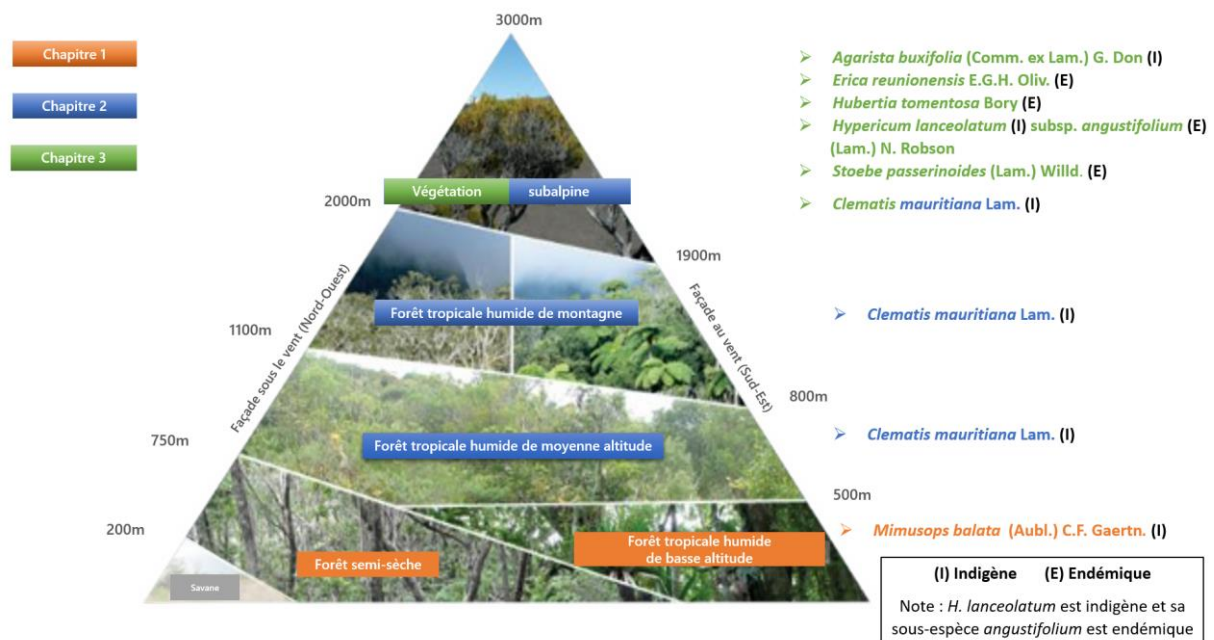


Figure 1 : Espèces étudiées et étages de végétation associés (d'après Cadet, (1977), nomenclature de Strasberg et al., (2005) et infographie du Parc national de La Réunion)



# 1. Vers une meilleure valorisation scientifique de l'écologie des semences en milieu insulaire tropical

La germination est l'une des caractéristiques les plus étudiées en physiologie végétale, mais de nombreuses lacunes sont encore constatées (Baskin & Baskin, 2014 ; Nonogaki et al., 2010). Les îles sont particulièrement concernées par les besoins de connaissances en écologie des semences, notamment dans le cadre de multiplications d'espèces indigènes, à des fins de restauration écologique et de végétalisation (Delnatte, 2017 ; L'Huillier et al., 2010 ; LIFE+ COREXERUN, 2009 ; Sarrailh et al., 2007). Pourtant, l'acquisition des données est très fragmentaire et inégale selon les îles (e.g. Chau et al., 2019 ; Ititiaty, 2019 ; Leperlier, 2019 ; Zongo, 2010). Par ailleurs, l'écologie des semences ne se réduit pas à la germination mais s'étend aussi à d'autres caractéristiques physiologiques, telles que les besoins en lumière ou le comportement à la conservation (Boutherin & Bron, 2013 ; Côme & Corbineau, 2006).

Cette thèse a permis de compléter les données sur sept espèces, avec la détection de dormance, l'évaluation des besoins en lumière (photosensibilité) et le comportement à la conservation (Figure 2).

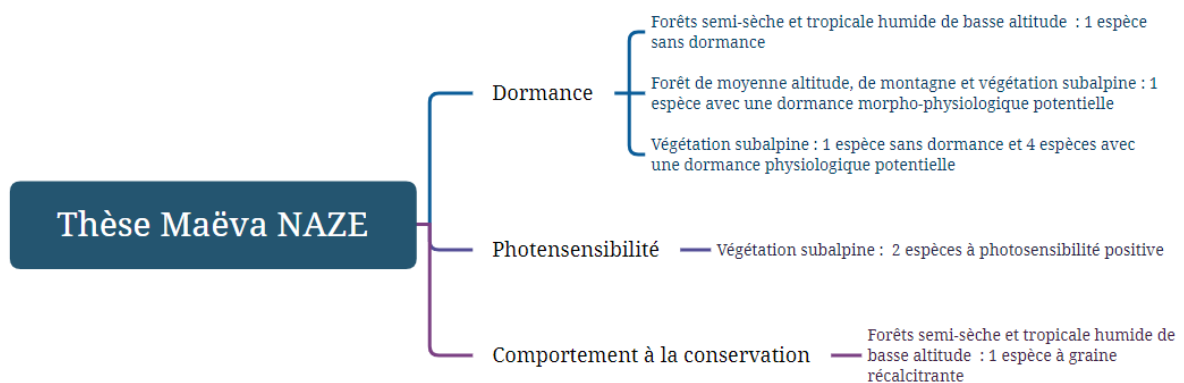


Figure 2 : Synthèse des apports de la thèse pour trois caractéristiques physiologiques

À ces données s'ajoutent celles acquises antérieurement sur 30 espèces ainsi que la sous-espèce *Hypericum lanceolatum* subsp. *lanceolatum*, compatible en tant qu'espèce dans la suite de cette discussion (Derroire et al., 2007 ; Leperlier, 2019 ; Leperlier et al., 2018, 2020 ; Riviere et al., 2008). Néanmoins, ce nombre reste très limité étant donné que l'effectif de la flore spontanée à La Réunion s'élève à 898 espèces indigènes (CBNM, 2021). Par ailleurs, toutes les caractéristiques physiologiques (dormance, photosensibilité et comportement à la conservation) n'ont pas été étudiées pour chaque espèce.

**Toutefois, nous avons réalisé un état des lieux des connaissances disponibles pour évaluer si des patterns ressortent et discuter des besoins futurs en écologie des semences.** Il est à noter que c'est l'étage de végétation étudié qui est pris en compte et non l'aire de distribution complète de l'espèce. Par exemple, *Molinaea alternifolia* est aussi présente au sein des étages de végétation de basse altitude, mais son étude a porté sur une population en forêt tropicale de montagne.

## 1.1 Dormance pour 33 espèces indigènes et endémiques de La Réunion

### 1.1.1 Bilan global

Quand la germination n'a pas lieu, cela peut être dû à une perte de viabilité ou bien à la présence d'une dormance (Baskin & Baskin, 2014). Une dormance peut être définie comme une condition interne de la graine viable empêchant sa germination dans des conditions d'humidité, thermiques et gazeuses considérées favorables (Benech-Arnold et al., 2000 ; Bewley, 1997). Ainsi, c'est l'une des caractéristiques les plus étudiées, avec l'identification de la dormance, et en particulier sa levée (Fogliani et al., 2017 ; Kildisheva et al., 2020 ; Leperlier et al., 2018, 2020 ; Zhang et al., 2021).

À La Réunion, les études relatives aux dormances sont inégalement réparties par étage de végétation. L'identification des types de dormance initiée dans les travaux de Leperlier (2019) demande à être poursuivie. Les connaissances alors acquises portent sur 14 espèces indigènes de La Réunion occupant des étages de végétation de basse altitude (littoraux, savanes et forêt semi-sèche à l'exception de *Mimusops balata*, Figure 3). Ils incluent notamment la levée de la dormance physiologique d'*Heteropogon contortus*, une espèce clé des savanes réunionnaises (Leperlier et al., 2018) et celle physique de quatre espèces de la famille des Malvaceae de la forêt semi-sèche et des littoraux (Figure 3, Leperlier et al., 2020). Les travaux de cette thèse complètent ces données avec l'identification de l'absence de dormance pour *Mimusops balata*, espèce présente à la fois au sein de la forêt semi-sèche et de la forêt tropicale humide de basse altitude (chapitre 1). Au sein de la forêt de montagne, 12 espèces ne présentent pas de dormance (Figure 3). Ceci est également le cas pour *Stoebe passerinoides*, présente dans la végétation subalpine (chapitre 3).

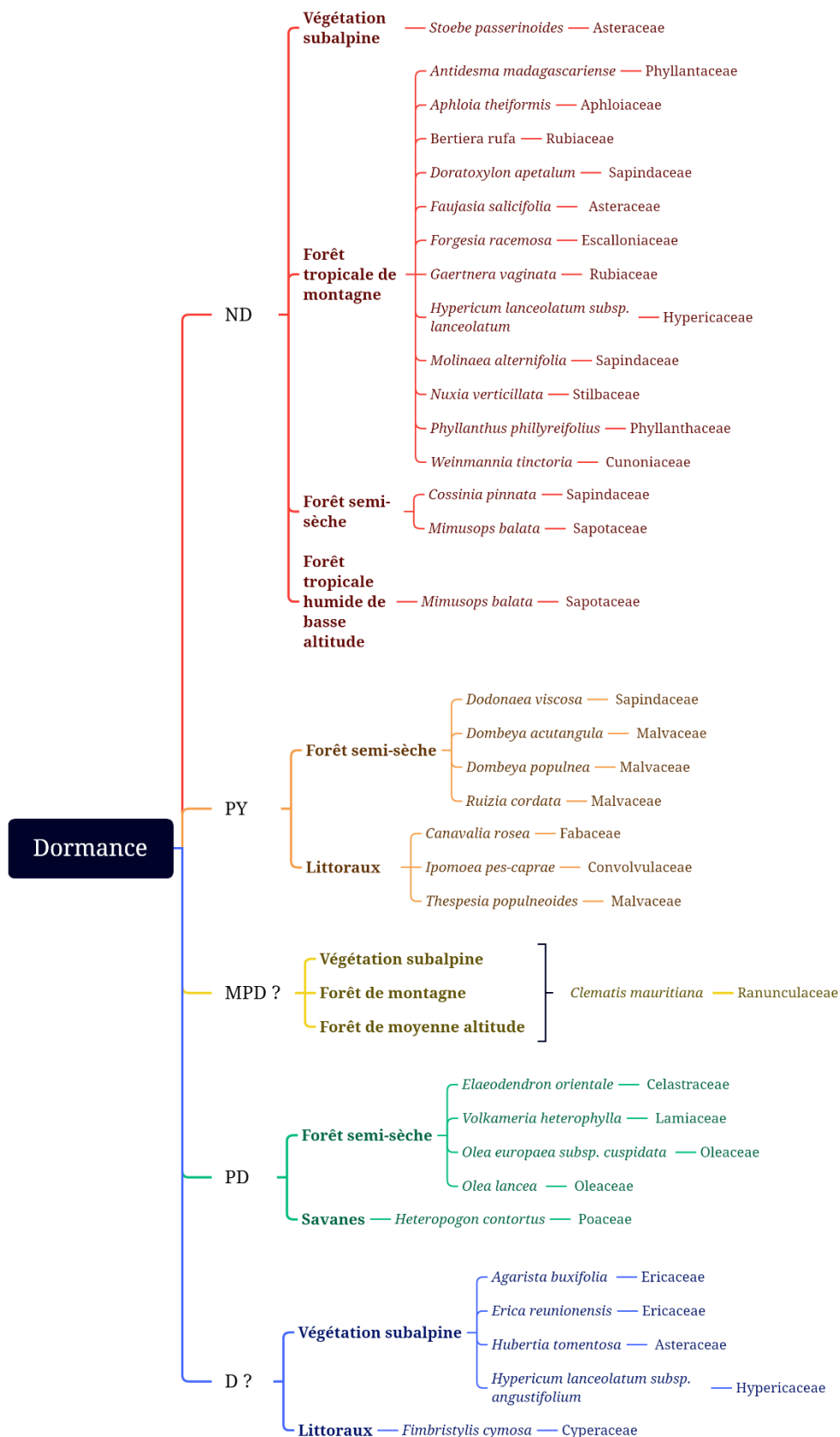


Figure 3 : Identification des dormances par étage de végétation pour 33 espèces (ND = Pas de dormance, PY = Dormance physique, MPD ? = Dormance morpho-physiologique potentielle, PD = Dormance physiologique, D ? = Dormance suspectée) - Annexe 2

### 1.1.2 Pattern(s) identifié(s)

➔ **Par zone bioclimatique** : les étages de végétation connus pour leur pluviométrie élevée (> 1000 mm/an, Météo-France, 2022), *i.e.* forêt tropicale humide de basse et moyenne altitude, forêt tropicale de montagne et végétation subalpine, présentent une majorité d'espèces à graines sans dormance (14 espèces, soit 74%, Figure 3). En comparaison avec les forêts tropicales humides, « rainforests » dans la littérature scientifique, l'absence de dormance et la germination rapide sont les stratégies les plus communes (estimé à 49%), exceptés pour 25% des espèces présentant une dormance physique (Baskin & Baskin, 2014 ; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1993). Ces stratégies permettent de produire des banques de plantules au lieu de graines dormantes dans le sol, afin de limiter le parasitisme et la prédation favorisés dans un environnement humide (Duncan, 1977 ; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1993). Cela est concordant avec nos observations de terrain sur *Mimusops balata* (chapitre 1), où certaines « plantules » pourraient être âgées de plusieurs dizaines d'années (Riviere, comm. pers.).

À l'inverse, le cortège de la forêt semi-sèche présente quatre espèces avec des graines à dormance physiologique et deux espèces avec des graines sans dormance (dont *M. balata*, chapitre 1). L'effectif est limité pour dresser une comparaison quantitative avec la littérature scientifique. Néanmoins, cette première tendance semble concorder avec celle rapportée par Baskin & Baskin (2014) avec une estimation de 38% de dormance physiologique représentée.

➔ **Par famille** : Quatre espèces de la famille des Malvaceae (*Dombeya acutangula*, *Dombeya populnea*, *Ruizia cordata* et *Thespesia populneoides*) présentent des graines à dormance physique (Leperlier et al., 2020). Toutefois, cela ne signifie pas que d'une manière générale, toutes les espèces d'une même famille présentent le même type de dormance (Annexe 3) (Kildisheva et al., 2020 ; L'Huillier et al., 2010).

## 1.2 Photosensibilité pour 31 espèces indigènes et endémiques de La Réunion

Associée ou non à une dormance, la lumière peut être un facteur déterminant pour la germination des graines (Flores et al., 2006, 2011 ; Lymperopoulos et al., 2018). En milieu tropical, ce facteur semble être moins étudié que les dormances, mais quelques études rapportent que les besoins en lumière peuvent conditionner la germination, notamment pour les graines d'espèces pionnières (Derroire et al., 2007 ; Pearson et al., 2003 ; Riviere et al., 2008 ; van Rooden et al., 1970).

### 1.2.1 Bilan global

À La Réunion, la forêt tropicale humide de montagne est l'étage de végétation avec le plus grand nombre d'espèces ayant fait l'objet d'une étude de la photosensibilité (Figure 4). Plus précisément, sur 17 espèces étudiées, quatre espèces présentent des graines à photosensibilité positive (*i.e.* lumière requise pour la germination), 13 espèces germent aussi bien à la lumière qu'à l'obscurité.

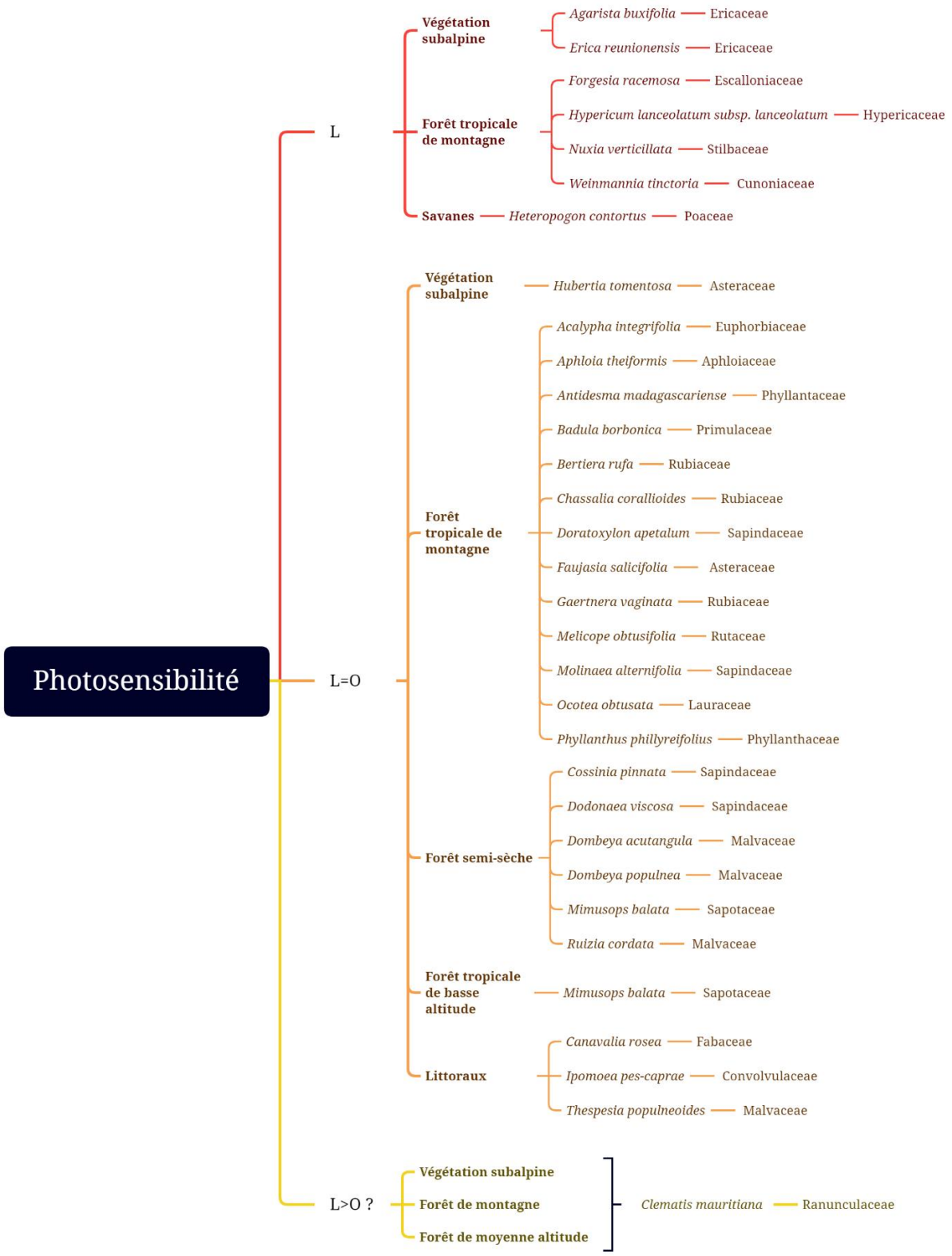


Figure 4 : Identification du niveau de besoin en lumière par étage de végétation pour 31 espèces (L = lumière requise pour la germination, L > O = taux de germination supérieur à la lumière par rapport à l'obscurité, L = O : photosensibilité indifférente, ? = à étudier/à approfondir) - Annexe 2

Quant aux graines de *C. mauritiana* (chapitre 2), celles-ci pourraient avoir une amélioration du taux de germination à la lumière par rapport à l'obscurité (Naze et al., données non publiées). Pour cinq espèces de la forêt semi-sèche (Figure 4), la lumière n'est pas requise pour la germination (Leperlier, 2019 ; Leperlier et al., 2020). S'y ajoute une espèce supplémentaire, *M. balata*, dans la forêt semi-sèche et tropicale humide de basse altitude (chapitre 1). Au sein de la végétation subalpine, *Agarista buxifolia* et *Erica reunionensis* présentent des graines à photosensibilité positive, mais à un niveau variable à 15°C (chapitre 3). Par ailleurs, au sein des savanes sèches de basse altitude, *Heteropogon contortus*, une espèce clé de cet étage, présente des graines à photosensibilité positive (Leperlier et al., 2018). S'agissant de deux lianes littorales indigènes de La Réunion, les graines de *Canavalia rosea* et *Ipomoea pes-caprae* germent aussi bien à la lumière qu'à l'obscurité.

### 1.2.2 Pattern(s) identifié(s)

➔ **Taille de graines** : Les sept espèces à graines à photosensibilité positive ont le point commun morphologique de mesurer environ 1 mm (chapitre 3 ; Naze et al., 2022), excepté pour celles d'*Heteropogon contortus* mesurant 8 mm (Leperlier, 2019). Cela est concordant avec la relation rapportée dans la littérature, plus la taille/masse de la graine et du pied-mère est petite, plus la probabilité de présenter une photosensibilité positive est élevée (Flores et al., 2011, 2016 ; Koutsovoulou et al., 2014 ; Milberg et al., 2000). Néanmoins, s'agissant de la hauteur du pied-mère, cela ne s'applique pas aux espèces de la forêt tropicale de montagne réunionnaise pouvant mesurer jusqu'à six à dix mètres (Bossier et al., 1976).

## 1.3 Comportement à la conservation pour 11 espèces indigènes et endémiques de La Réunion

La majorité des Angiospermes présente des graines orthodoxes, à l'exception d'environ 8% d'entre elles, qui se trouvent en particulier dans les régions tropicales (Tweddle et al., 2003). Dans le cas de graines récalcitrantes, cela peut être un obstacle majeur à la conservation de ressources génétiques, notamment celles menacées (De Vitis et al., 2020 ; Wyse et al., 2018). Ce comportement ne permet pas de conserver les graines dans des banques de graines à long terme (durée de conservation inférieure à 12 mois) (Hong & Ellis, 1996 ; Wyse et al., 2018). Plus précisément, l'impossibilité de stockage *ex situ* concernerait, à l'échelle mondiale, environ 20% à 40% des espèces menacées (en fonction de la catégorie de la liste rouge IUCN) (Wyse et al., 2018).

Dans les îles, le niveau d'acquisition de connaissances est très variable selon la localisation, avec par exemple, 295 espèces à Hawaï contre 11 espèces à La Réunion (Chau et al., 2019 ; Ititiaty et al., 2020 ; Leperlier, 2019 ; chapitre 1).

### 1.3.1 Bilan global

Ainsi, à La Réunion, le comportement à la conservation des semences est la caractéristique pour laquelle le manque de données est encore très important. Les travaux au sein de la forêt semi-sèche ont permis d'identifier le comportement à la conservation du plus grand nombre d'espèces avec les résultats pour sept espèces issus des travaux de Leperlier (2019) (Figure 5). S'ajoutent ceux pour *M. balata* (chapitre 1), présente aussi dans la forêt tropicale humide de basse altitude. Cette espèce est également la première à La Réunion identifiée comme possédant des graines récalcitrantes.

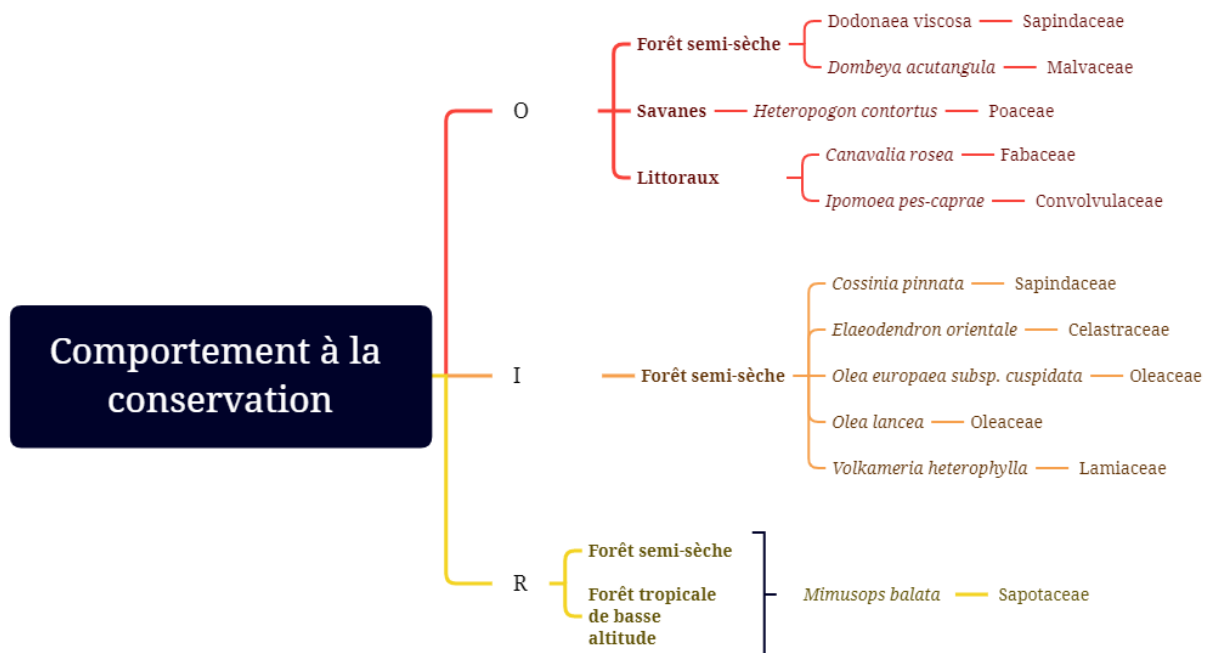


Figure 5 : Identification du comportement à la conservation par étage de végétation pour 11 espèces (O = orthodoxe, I = intermédiaire, R = récalcitrante) - Annexe 2

### 1.3.2 Pattern(s) identifié(s)

Il n'y a pas de patterns majeurs qui ressortent. Cela s'explique notamment par l'effectif limité d'espèces, sur lesquelles a porté une étude sur le comportement à la conservation.

Néanmoins, dans la forêt semi-sèche, il semblerait que le comportement intermédiaire soit fréquent (Figure 5, Leperlier, 2019). Il serait intéressant d'approfondir ce résultat, en appliquant les protocoles d'expérimentation de Hong & Ellis (1996) pour déterminer le type de comportement intermédiaire (vie courte ou sensibilité au gel).

## 1.4 Regards croisés sur les trois bilans

Cet état des lieux permet d'identifier les priorités et perspectives d'étude :

**Considérant les enjeux de conservation** : la forêt semi-sèche est l'un des étages de végétation avec les besoins les plus importants de données à des fins de restauration écologique. En effet, sa surface est très faible (1%) et son degré d'invasion biologique très élevé (58%, considéré comme lourdement envahis) (Baret et al., 2006 ; Fenouillas et al., 2021 ; Strasberg et al., 2005). La richesse spécifique dans cette forêt est de 126, dont 30 endémiques strictes à La Réunion (Strasberg et al., 2005). Il serait alors intéressant d'intégrer dans les études en écologie des semences, les espèces exotiques envahissantes, car les processus de régénération et d'installation des espèces ne se limitent pas aux espèces indigènes et endémiques. En effet, des espèces exotiques envahissantes, telles que *Hiptage benghalensis* sont très préoccupantes en forêt semi-sèche (Ahmed Abdou et al., 2017). L'étude du comportement à la conservation des graines d'*H. benghalensis* est en cours au sein de l'UMR PVBMT, dans le cadre d'une commande par la Région Réunion.

Par ailleurs, les travaux initiés dans le cadre de cette thèse sur la végétation subalpine demandent à être poursuivis, notamment au niveau des données inexistantes sur le comportement à la conservation des graines et des banques de graines du sol. Ces études pourraient intégrer les espèces exotiques envahissantes. Bien que cet étage soit considéré comme relativement préservé, en réalité, nos données sur *Erica reunionensis* et *Agarista buxifolia* montrent que la germination peut être inhibée sans lumière. Cela peut être le résultat de la colonisation du milieu par les espèces exotiques envahissantes (chapitre 3). Par ailleurs, Fenouillas et al., (2021) montrent que 25% de l'étage ne sont pas envahis, soit 75% qui pourraient impacter la germination et l'installation d'espèces indigènes.

**Considérant les caractéristiques en écologie des semences** : l'étude du comportement à la conservation est une priorité, vu le niveau de connaissances très limité. Un des apports majeurs serait de dresser une typologie d'espèces dont la conservation est possible dans une structure de stockage de ressources génétiques/ graineterie et celles dont la récolte doit être suivie très rapidement d'un semis. **Ainsi, acquérir de nouvelles connaissances sur le comportement à la conservation des espèces indigènes et endémiques à La Réunion devient une priorité, afin de mieux appréhender la conservation *ex situ* de matériel végétal d'espèce d'intérêt écologique.**

**Considérant les perspectives d'étude par famille** : il serait intéressant d'étudier si des patterns se dessinent par famille (Kildisheva et al., 2020 ; L'Huillier et al., 2010). Cela pourrait également orienter et/ou extrapoler les résultats sur les espèces menacées pour lesquelles les études sont impossibles à réaliser en raison de l'indisponibilité du matériel biologique dédié à la Recherche. Par ailleurs, le jeu



de données pourrait également intégrer d'autres espèces provenant d'autres îles pour renforcer cette approche par famille (Wyse & Dickie, 2018).

## 2. Propositions d'axes d'améliorations méthodologiques pour les futures études

**Comblent ces lacunes est indispensable et peut uniquement se concrétiser en optimisant également les méthodologies d'études.**

### 2.1 L'écologie des semences ne se limite pas à une population à un temps donné

Les facteurs génétiques, environnementaux et leurs interactions conditionnent les étapes cruciales de la maturation des fruits, de la germination et plus largement de l'installation des espèces (Cotado et al., 2020 ; Fernández-Pascual et al., 2013 ; Luzuriaga et al., 2006). Par exemple, des variations morphologiques et physiologiques peuvent être observées en fonction des lots de graines récoltés dans une population à une date de récolte donnée (Baskin & Baskin, 2014 ; Mariko et al., 1993).

Dans notre étude, nous avons également montré que cet effet « lot de graines », voire même « population », n'est pas négligeable pour certaines espèces comme *Clematis mauritiana* (chapitre 2).

Sur cette espèce, le stade de développement de l'embryon est une caractéristique clé pour la germination et varie selon le site de collecte et surtout le moment de récolte. Cela peut s'expliquer par le fait que cette espèce soit présente dans plusieurs étages de végétation avec des conditions environnementales différentes (Bossier et al., 1976).

Néanmoins, pour d'autres espèces, il n'y a pas de variation significative au niveau de la stratégie de germination entre les lots de graines. Ceci est le cas pour *Mimusops balata* dans deux types de forêts écologiquement contrastées (chapitre 1) et pour *Stoebe passerinoides* et *Hubertia tomentosa* au sein de la végétation subalpine (chapitre 3).

Toutefois, il est à noter que cette volonté de constituer des lots provenant de plusieurs populations est dans certains cas très difficile à appliquer concrètement. Cela est particulièrement le cas lorsqu'on travaille sur des espèces indigènes et endémiques en milieu insulaire tropical majoritairement escarpé où le matériel biologique est limité ou difficilement accessible. Néanmoins, il reste important d'obtenir un nombre suffisant de graines pour réaliser suffisamment de répétitions pour garantir la robustesse des analyses statistiques et la représentativité des résultats.

En perspectives, pour étudier cette variation morphologique et physiologique entre populations, nous suggérons le modèle *Hypericum lanceolatum* Lam. Deux sous-espèces sont décrites dans la *Flore des Mascareignes*, *H. lanceolatum* subsp. *lanceolatum* (550 m à 1800 m) et *H. lanceolatum* subsp.

*angustifolium* (1900 m à 2400 m, chapitre 3) ainsi que des formes morphologiques intermédiaires (entre 1500 et 1900 m). Plus précisément, les critères suivants les discriminent : la taille, la forme, la nervation des feuilles et la longueur du style (Bossier et al., 1976). Au-delà de l'intérêt scientifique, l'espèce présente un intérêt médicinal certain, avec son inscription à la Pharmacopée Française depuis 2013 et les études scientifiques en biologie médicale réalisées sur l'espèce (ANSM, 2021 ; Checkouri et al., 2020). Elle est également reconnue pour son intérêt mellifère (Triolo, 2009). Par ailleurs, un morphotype qualifié de « Fleur jaune rouge » serait à prendre en considération en raison de son intérêt ornemental très prisé (Figure 6, Annexe 4).

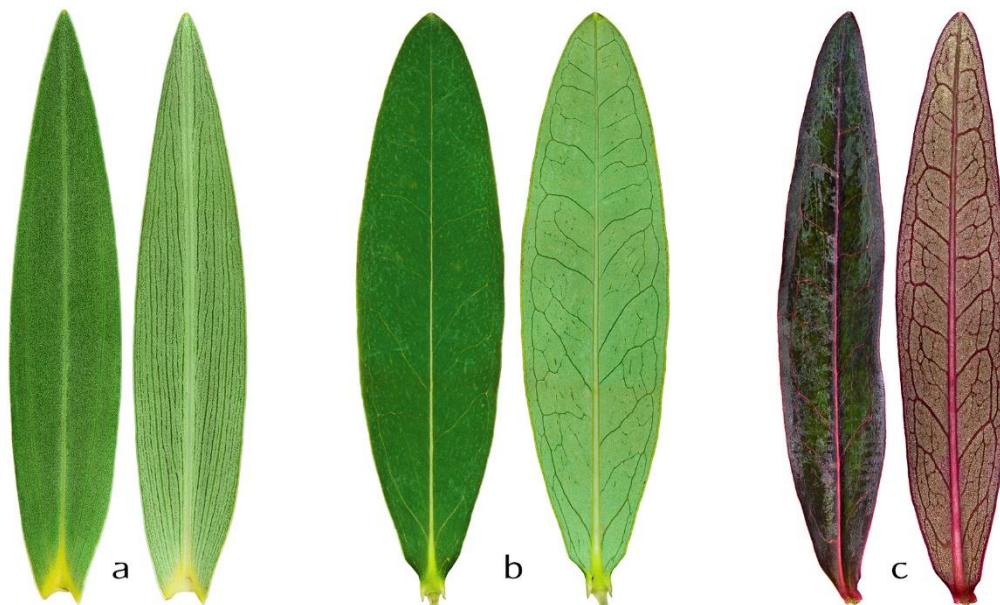


Figure 6 : Feuilles d'*Hypericum lanceolatum*, (a) sous espèce *angustifolium*, avec des nervures parallèles (longueur :  $2,99 \pm 0,57$  cm, Naze et al. unpublished data), (b) sous espèce *lanceolatum*, avec des nervures secondaires (longueur :  $3,14 \pm 0,60$  cm, Naze et al. unpublished data), et (c) forme rouge, (longueur estimée : 2 cm) (Photos : Antoine FRANCK, 2020)

## 2.2 L'écologie des semences ne se limite pas aux températures et photopériodes constantes

Pour étudier de manière optimale l'écologie des semences, **les graines doivent être exposées à un large panel de conditions environnementales, se rapprochant des conditions des aires naturelles de distribution de l'espèce (Baskin & Baskin, 2014).**

La température est un facteur déterminant pour la germination des graines (Baskin & Baskin, 2014 ; Fernández-Pascual et al., 2021). **Utiliser des régimes alternatifs de températures et de photopériodes serait préconisé par rapport aux températures constantes en laboratoire (Baskin et al., 2006).**

Dans notre cas, nous avons sélectionné des températures constantes en raison de la couverture des études sur une zone d'étude large avec cinq étages de végétation. Par ailleurs, la sensibilité aux conditions constantes et alternatives est variable selon l'espèce. Les études récentes à La Réunion ont été réalisées à températures et photopériodes constantes, mais n'ont pas entraîné une inhibition de la levée de dormance (Leperlier et al., 2018, 2020). Par ailleurs, dans notre chapitre 1, la germination de l'espèce *Mimusops balata* n'a pas été inhibée à 25°C à l'obscurité. Cette condition avait été sélectionnée d'après le retour d'expérience de l'UMR PVMT dans le cadre de travaux en pépinière sur l'espèce avec un témoin en laboratoire et les recommandations d'experts (Joët, IRD, comm. pers.). Le choix des températures (15°C et 20°C) a été réalisé selon les données issues de Derroire et al., (2007) et Riviere et al., (2008).

Nous avons également considéré le principe que les petites graines seraient moins sensibles aux régimes alternatifs de température par rapport aux grosses graines, *e.g.* une étude de cas sur 445 espèces de la végétation subalpine et alpine au Tibet oriental en Chine (Liu et al., 2013).

Néanmoins, il serait intéressant d'évaluer l'effet des régimes alternatifs sur la germination. L'expérimentation a été initiée mais n'a pas abouti en raison de problème technique. Pour cela, nous voulions adapter la photopériode et la température avec deux régimes pour les espèces de la végétation subalpine : l'un se rapprochant des conditions de la période estivale et l'autre, de celles de la période hivernale. S'agissant de la photopériode, il s'agissait de mobiliser un éclairage de 13H pour le premier mimant la période estivale et 11H pour la période hivernale, en se basant sur la longueur du jour. Il serait également judicieux de prospecter davantage sur la qualité de l'éclairage à adopter (intensité, ...) (ISTA, 1985 ; Toole, 1963).

## 2.3 L'écologie des semences ne se limite pas aux semences

De manière plus large, l'écologie des semences ne se limite pas qu'aux expérimentations réalisées sur les semences en laboratoire.

### 2.3.1 Reconnaissance des stades phénologiques

Si la reconnaissance de la morphologie et de la maturité des fruits et graines, en particulier n'est pas acquise, alors l'objectif de mener une étude germinative est voué à l'échec (Hay & Smith, 2003). Le chapitre 3 avec le modèle d'étude, *Erica reunionensis*, illustre bien ce verrou que nous avons dû lever pour récolter des semences destinées à la réalisation de tests de germination.

Sur les espèces à petites graines (non visibles à l'œil nu), la Flore des Mascareignes ne décrit pas les graines de certaines espèces (Bossier et al., 1976). Ainsi, cette étude a permis de produire, pour la première fois, des planches botaniques de haute définition sur cinq espèces indigènes et endémiques de La Réunion de la végétation subalpine (chapitre 3).

Par ailleurs, cela a également permis d'expliquer l'absence de germination pour le lot d'*Erica reunionensis* provenant du Maïdo, qui présentait des capsules non mures (moins ouvertes) par rapport à celles du site du Volcan. Il serait intéressant d'approfondir cette étude avec des données quantitatives et de compléter les planches avec des descriptions botaniques universelles pour une valorisation auprès de la communauté scientifique.

Plus précisément, il serait judicieux de réaliser un suivi dans le temps en prenant pour référence la floraison et l'état physiologique des fruits et graines qui en découle (viabilité, caractéristiques morphologiques), comme réalisés dans plusieurs études rapportées par Hay & Smith (2003).

### 2.3.2 Approche pluridisciplinaire : cas de la biologie florale

Par ailleurs, la considération de l'écologie des semences dès la floraison, pourrait également apporter des éléments de réponse sur la présence et l'absence de production de fruits et/ou l'absence de la germination pour certaines espèces (Cardoso et al., 2018 ; Heilbuth et al., 2007). Cela est le cas sur *Erica reunionensis* (chapitre 3), où nous avons observé l'absence de production de fruits pour quelques pieds-mères fleuris que nous surveillions à des fins de récolte de semences. Cela concorderait avec la dioécie, soupçonnée sur l'espèce (Bossier et al., 1976). Ce système présente des individus unisexués (fleurs avec uniquement des étamines ou un pistil) dans une population (Barrett, 2010a, 2010b ; Cardoso et al., 2018). La dioécie est relativement plus fréquente en milieu insulaire, jusqu'à 21% en Nouvelle-Calédonie (Schlessman et al., 2014), par rapport au milieu continental et à la tendance mondiale (qui est d'environ 5%) (Käfer et al., 2017).

Mieux comprendre ces systèmes de reproduction et leur évolution permettrait de mieux appréhender la manière de récolter des semences indigènes (par exemple, repérer les individus avec des fruits stériles) et plus globalement d'intégrer et valoriser ces espèces dans les opérations de restauration écologique et de végétalisation (Barrett, 2010a ; Sreekala, 2017).

*Weinmannia tinctoria* est une espèce endémique de La Réunion et Maurice, à enjeux de conservation et de valorisation économique pour laquelle la compréhension du système de reproduction pourrait apporter des réponses sur l'absence de germination de certains lots (pépiniéristes, île de La Réunion, comm. pers. ; Sarrailh et al., 2007).

En effet, à Maurice, il s'agit d'une espèce rare en danger critique d'extinction sur la liste rouge de l'IUCN (Page, 1998). L'espèce présente des stratégies de germination particulières en milieu naturel, notamment en ayant comme support des fougères arborescentes (Derroire et al., 2007 ; Riviere et al., 2008). Aussi, l'exploitation massive de fougères du genre *Alsophila* (anciennement *Cyathea*) transformées en pot servant de support pour des plantes ornementales, a pu être à l'origine de cette raréfaction (Guillaumet & Morat, 1990). Des itinéraires techniques de production de l'espèce en tenant compte de ces problématiques ont été développés via l'outil ARBORUN (Sarrailh et al., 2007). Toutefois, des questions sur la biologie et l'écologie de l'espèce demeurent sur les traits floraux, la phénologie et le comportement à la conservation des semences. Par exemple, de manière concrète, des pépiniéristes de l'Office National des Forêts (ONF) ont signalé que certains semenciers présentaient des semences non viables (Riviere, comm. pers). De plus, l'espèce est, actuellement particulièrement prisée pour les opérations de végétalisation à La Réunion (*e.g.* projet ENDEMIEL de la commune du Tampon), en perspectives d'accroître la production d'un miel patrimonial à La Réunion, le « Miel Vert ».

Les données préliminaires acquises dans cette thèse seront ainsi complétées dans les années à venir par une étude plus large sur la biologie florale de *W. tinctoria*. (Figure 7 ; Annexe 5).

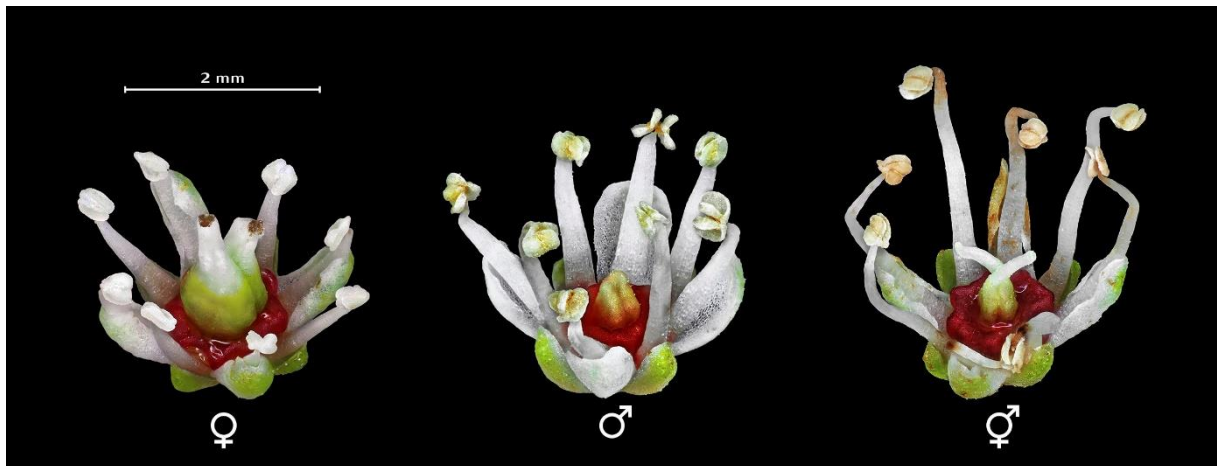


Figure 7 : Fleurs de *Weinmannia tinctoria* et sexe potentiel associé dont la fonctionnalité est à confirmer par la future étude (Photos : Antoine FRANCK, CIRAD)

### 3. La Recherche-Action en écologie des semences au service de la reconquête de la biodiversité insulaire tropicale

Ces optimisations méthodologiques et apports pluridisciplinaires pourront contribuer à mieux appréhender les menaces sur la régénération des espèces indigènes. Par ailleurs, ces connaissances en écologie de semences pourraient être valorisées sous d'autres formes (transfert scientifique et technique, médiation scientifique, ...).

#### 3.1 Mieux appréhender les menaces sur la régénération

À travers de nos trois chapitres, deux menaces majeures sur la régénération des espèces indigènes et endémiques en milieu insulaire ressortent.

##### 3.1.1 Menace n°1 : les invasions biologiques

Les invasions sont considérées comme la première menace sur la biodiversité insulaire (Russell & Kueffer, 2019). La zone du Sud-Ouest de l'Océan Indien figure parmi les zones insulaires les plus envahies au Monde, notamment aux Seychelles, aux Comores et à La Réunion (Admed-Abdou, 2021). À La Réunion, 85% des habitats indigènes sont envahis, dont 38% légèrement, 26% modérément et 22% lourdement (Fenouillas et al., 2021). Deux chapitres de cette thèse en particulier soulignent les potentiels impacts des invasions biologiques sur la germination et l'installation de plantules.

Dans le chapitre 2, les observations réalisées lors de la récolte des semences de *Clematis mauritiana* ont permis de formuler l'hypothèse que les bryophytes, en contexte forestier et autre couvert végétal ou petites cavités rocheuses sur lapilli subalpins, pourraient favoriser la germination des graines. Deux rôles majeurs sont envisagés :

- La régulation hydrique et thermique pour les graines (Ah-Peng et al., 2017)

- L'accès à la lumière favorisant la germination, comme pour d'autres espèces forestières (Derroire et al., 2007 ; Pearson et al., 2003 ; Riviere et al., 2008).

Le remplacement de ce couvert végétal en contexte forestier par les espèces exotiques envahissantes pourrait alors nuire à l'état physiologique des graines, après dispersion. Par ailleurs, nous avons pu observer sur le site de Trous Blancs (21° 12' 17" S ; 55° 36' 38 " E, 1916 m, Sud de l'île), des « tapis » de graines dans un milieu très humide qui ne présentaient pas de plantules contrairement à certaines poches comprenant des bryophytes.

Si cette hypothèse est vérifiée, cela conforte le fait que les opérations de restauration et de réhabilitation écologique visant une reprise de la régénération naturelle doivent intégrer toutes les strates et pas seulement les arbres et arbustes.

**La lutte contre les espèces exotiques envahissantes est aussi une action à part entière de la restauration écologique.**

Le chapitre 3 en est une illustration au sein de la végétation subalpine. Par exemple, *Ulex europaeus* est l'une des espèces les plus envahissantes dans le monde (Lowe et al., 2000). Elle est particulièrement favorisée dans ce milieu par les incendies (*e.g.* Payet et al., 2015). Or, dans notre étude, nous avons identifié au moins deux espèces d'Ericaceae, *Erica reunionensis* et *Agarista buxifolia*, qui présentent des graines photosensibles d'environ 1 mm. Face à la colonisation rapide d'espèces exotiques envahissantes contrairement aux indigènes et endémiques (Cadet, 1977 ; Payet et al., 2015), l'accès à la lumière pourrait être donc trop limité pour la germination des graines.

### 3.1.2 Menace n°2 : le changement climatique

Le changement climatique pourrait également amplifier les invasions biologiques, notamment dans les îles (Loope & Giambelluca, 1998 ; Segan et al., 2016). Quelques études insulaires présentent des modélisations des effets du changement climatique sur la perte de la biodiversité. Tel est le cas des travaux de Pouteau et al. (2010), sur l'île de Tahiti (Polynésie Française) où une augmentation de 3,1°C en 2100 entraînerait la disparition de la zone subalpine (chapitre 3), la fragmentation de la forêt de nuage (type de végétation correspondant à la forêt de montagne dans le chapitre 2) et l'expansion des espèces exotiques envahissantes. À La Réunion, à notre connaissance, il n'y a pas de modélisation similaire publiée. Toutefois, des travaux sur les sujets avec pour modèles biologiques, les bryophytes et fougères existent (Ah-Peng et al., 2014).

Notre étude ajoute alors quelques impacts potentiels du changement climatique sur la régénération d'espèces indigènes et endémiques de La Réunion. En effet, les réponses à l'augmentation de température sont variables en fonction des espèces (Ooi et al., 2011 ; Pérez-Sánchez et al., 2011).

Dans le chapitre 2, nous avons montré que les graines de *Clematis mauritiana* ne germaient pas à 25°C, contrairement à 20°C. Par ailleurs, une question se pose sur la résilience de l'espèce et sa résistance dans le temps face aux augmentations de température. Il semblerait que *C. mauritiana* en milieu subalpin soit plus résistante et adaptée.

### 3.2 Optimiser la multiplication d'espèces indigènes et endémiques de La Réunion

Les opérations comprenant la plantation d'espèces indigènes et endémiques sont un moyen pour éviter celle des espèces exotiques au potentiel invasif (Cuidet et al., 2018 ; DAUPI, 2014 ; Parc national de La Réunion, 2012). Par ailleurs, elles permettent la création d'espaces végétalisés pour la diminution des îlots de chaleur dans un contexte de changement climatique (LEU REUNION et al., 2020 ; Perrau, 2019). Néanmoins, pour leur réalisation, la multiplication des espèces est une étape cruciale nécessitant l'apport de connaissances physiologiques et écologiques.

Dans notre cas, une partie des données morphologiques et physiologiques de cette thèse ont pu être valorisées dans le cadre du projet ENDEMIEL. Pour rappel, ce projet ambitionne de planter massivement plus de 61 000 arbres/arbustes indigènes et endémiques de La Réunion d'intérêt mellifère, médicinal et ornemental, le long d'un itinéraire routier et au sein de jardins dits « endémiques » sur 36 km allant de 400 m à 1600 m et traversant plusieurs étages de végétation.

La collectivité souhaitait élargir sa palette végétale maîtrisée d'un point de vue culturel (minimum de huit nouvelles espèces) pour une production en régie dans ses pépinières communales.

Ainsi, la collectivité a lancé un marché public en 2019, contenant le lot 2 « développement d'itinéraires techniques de production d'espèces indigènes ou endémiques de La Réunion non maîtrisées culturellement ». La candidature du CIRAD a été retenue pour la réalisation de huit itinéraires techniques sous forme d'un outil/ouvrage numérique interactif à livrer pour le mois de mai 2022. Huit autres espèces avec des connaissances partielles étaient également à joindre aux livrables. Cette thèse a participé à l'obtention de ces données et à l'édition d'un ouvrage technique et de recherche « Multiplication de 16 plantes indigènes et endémiques d'intérêt mellifère – Île de La Réunion » (Naze et al., 2022).

Ainsi, les contributions directes des travaux de la thèse sont :

- Le chapitre 1 sur *Mimusops balata* a permis pour la première fois d'illustrer concrètement une espèce indigène de La Réunion présentant des graines récalcitrantes.
- Le chapitre 2 sur *Clematis mauritiana* est celui qui a été le plus innovant dans le cadre de l'élaboration de l'outil. Il a permis de mettre au point pour la première fois une fiche technique sur l'espèce. Sa mise au point s'est appuyée sur les données de l'article en préparation et



d'autres données complémentaires non montrées (par exemple, données préliminaires de suivi phénologique).

- Le chapitre 3 sur cinq espèces de la végétation subalpine a contribué à la mise au point de quatre fiches techniques complètes ou partielles sur *Erica reunionensis*, *Hypericum lanceolatum* subsp. *angustifolium*, *Hubertia tomentosa* et *Stoebe passerinoides*. *Agarista buxifolia* a été exclue en raison du caractère toxique de la plante, pouvant être controversé dans le cadre d'un projet portant sur les espèces d'intérêt mellifère.

Principalement, deux principaux transferts de connaissances sur ces espèces ont été réalisés : (1) la préconisation du semis des graines en surface en raison de la photosensibilité des graines ; (2) les planches de reconnaissance des espèces, en particulier les stades phénologiques et le stade de maturité des graines.

### 3.3 Diffuser les connaissances sur les semences à un large public

Outre cet ouvrage interactif, les perspectives de cette thèse pourraient prendre deux autres formes de valorisation pour ce qui concerne les données en écologie des semences d'espèces indigènes et endémiques de La Réunion.

#### 3.3.1 Proposition n°1 : carpo-séminothèque numérique

L'UMR PVBMT (CIRAD/Université de La Réunion), présente une collection de graines en chambre froide hydro-thermorégulée (6-8 °C) de plus de 34 espèces indigènes et endémiques, soit 174 lots de graines dont 111 récoltés depuis 2019. Ces lots ont été acquis dans le cadre de travaux techniques du CIRAD depuis 1995 et des deux thèses récentes sur les semences indigènes réalisées au sein de l'UMR (Leperlier, 2019 et Naze, 2022).

L'UMR PVBMT fait partie des concepteurs de l'outil PI@nt Net permettant l'identification de plantes à partir de photographies d'organe ciblé (fleur, feuille, fruit, ...) (CIRAD, 2021). Une base de données de planches photographiques d'une centaine d'espèces, telles que celles présentées dans les chapitres de cette thèse, est également en cours de construction.

Il serait donc intéressant de réaliser une carpo-séminothèque numérique, outil indispensable pour la recherche scientifique mais aussi la conservation *ex-situ* de ressources génétiques avec une traçabilité rigoureuse (Dalrymple & Abeli, 2019 ; FAO, 2014 ; Ghent University Museum, 2022 ; O'Donnell & Sharrock, 2017). Une carpothèque et une séminothèque comportent respectivement des collections de fruits et de graines sèches (*e.g.* Jardin botanique de l'Université de Strasbourg) mais aussi dans certains cas, une banque de matériel vivant (*e.g.* le jardin des plantes du Muséum national d'Histoire naturelle).

L'objectif serait de permettre la diffusion de données descriptives et quantitatives en écologie des semences à un public le plus large possible (scientifiques locaux et internationaux, particuliers, ...). Il serait intéressant d'intégrer une section "données morphométriques géolocalisées " (Figure 8).

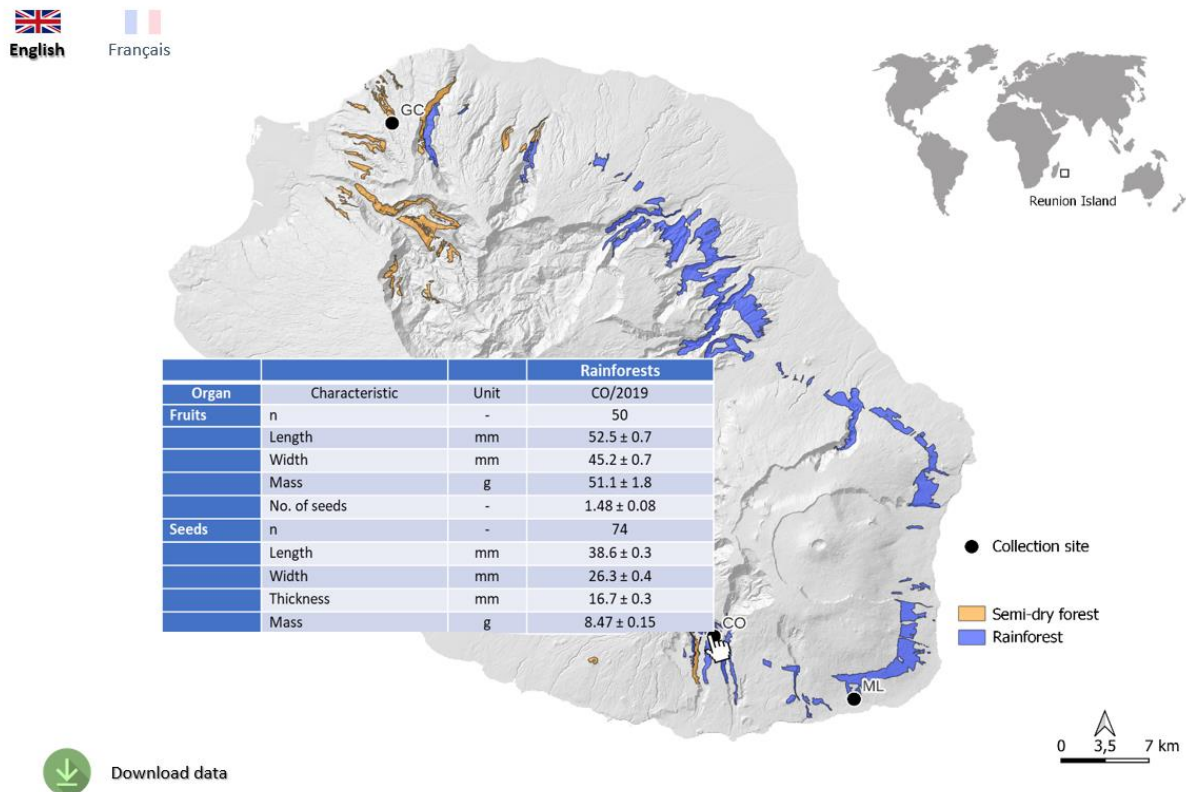


Figure 8 : Simulation de l'interface de la proposition de carpo-seminothèque sur l'étude de cas *Mimusops balata* (chapitre 1)

Néanmoins, nous identifions des verrous à lever tels que la définition de la gouvernance, la maintenance du site et le suivi scientifique.

*L'objectif est que la carpo-séminothèque ne se réduise pas une simple boîte à outils hors-service mais devienne un outil dynamique au service du plus grand nombre.*

### 3.3.2 Proposition n°2 : support ludique et pédagogique de médiation scientifique autour des espèces végétales indigènes

Par ailleurs, il est important d'impliquer la population en tant qu'actrice directe au sein de la démarche de reconquête de la biodiversité. Nous suggérons la réalisation d'un support de médiation scientifique ayant plusieurs vocations :

- Une meilleure connaissance botanique des espèces indigènes et endémiques de La Réunion et de leurs services écosystémiques.
- Une sensibilisation de la population sur les enjeux de conservation et des volets réglementaires associés (par exemple, lutter contre le braconnage et le prélèvement dans le Parc national de La Réunion)
- Vulgariser les connaissances relatives à l'écologie des semences.

La toponymie à La Réunion est une opportunité pour la mise en œuvre d'un jeu s'inspirant d'un plateau de Monopoly®. En effet, plusieurs noms vernaculaires d'espèces indigènes et endémiques sont éponymes de quartiers, lieu-dit, rivières, ... (Notter, 2018).

Par exemple, un joueur pourrait arriver sur la case « Quartier de Tan Rouge ». Le Tan rouge, fait référence à l'espèce, *Weimannia tinctoria* Sm.. La carte associée présenterait les volets évoqués précédemment (Figure 9, Tableau 1) :

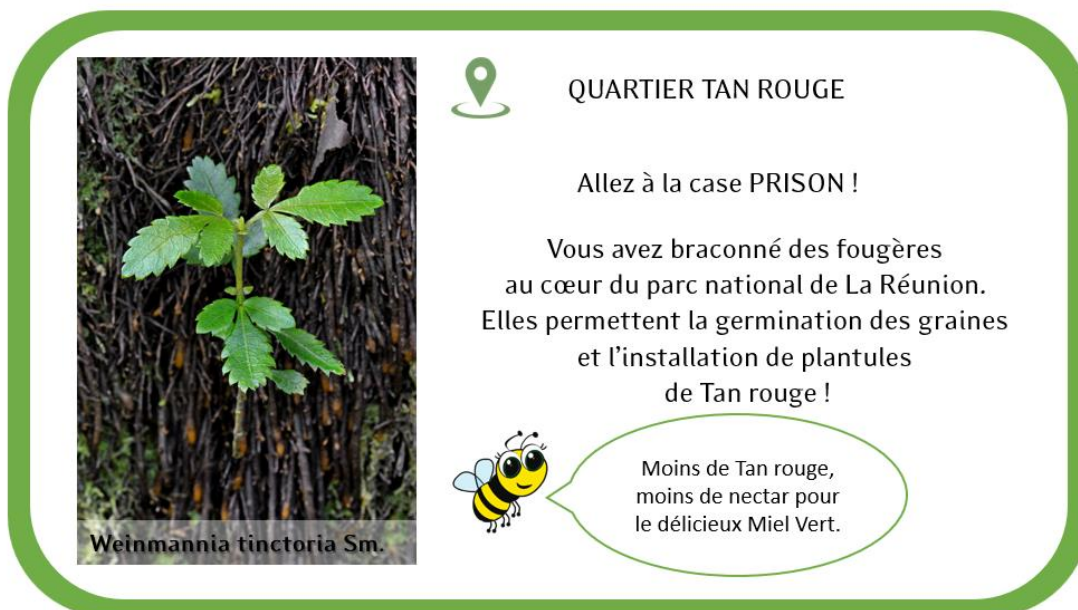


Figure 9 : Simulation de carte de jeu

Tableau 1 : Décryptage des messages pédagogiques et scientifiques associés à la carte

<p>Une meilleure connaissance botanique des espèces indigènes et endémiques de La Réunion et de leurs services écosystémiques</p>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Information sur le nom scientifique et la famille (Boullet, 2020)</li> <li>- Intérêt mellifère de l'espèce avec le nectar produisant le miel patrimonial « Miel vert » (Aymé, 2014 ; Rasoloarijao, 2018)</li> </ul>
<p>Une sensibilisation de la population sur les enjeux de conservation et des volets réglementaires associés</p>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Prélèvement interdit au sein du Parc national de La Réunion (Décret n°2007-296 du 5 mars 2007 créant le Parc national de La Réunion)</li> </ul>
<p>Vulgariser les connaissances relatives à l'écologie des semences</p>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Lien avec les fougères arborescentes permettant la germination des graines de l'espèce (Derroire et al., 2007 ; Riviere et al., 2008)</li> </ul>

**« L'écologie des semences n'est pas un jeu, mais peut être certaines fois un jeu d'enfant ! »**

## Références bibliographiques

- Admed-Abdou, A. (2021). Diversité des écosystèmes terrestres de La Grande Comores et invasion par les plantes introduites : État des lieux, régénération sur coulées de lave et comparaison avec les îles du Sud-Ouest de l’océan Indien [Phdthesis, Université de la Réunion]. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-03374273>
- Ahmed Abdou, A., M’Déré, A., Notter, J.-C., & Baret, S. (2017). Cartographie et impacts de la liane *Hiptage benghalensis* envahissante à La Réunion et identification des priorités de lutte. *Revue d’Ecologie, Terre et Vie*, 72(2), 147–158.
- Ah-Peng, C., Cardoso, A. W., Flores, O., West, A., Wilding, N., Strasberg, D., & Hedderson, T. A. J. (2017). The role of epiphytic bryophytes in interception, storage, and the regulated release of atmospheric moisture in a tropical montane cloud forest. *Journal of Hydrology*, 548, 665–673. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2017.03.043>
- Ah-Peng, C., Flores, O., Wilding, N., Bardat, J., Marline, L., Hedderson, T. A. J., & Strasberg, D. (2014). Functional Diversity of Subalpine Bryophyte Communities in an Oceanic Island (La Réunion). *Citic, Antarctic, and Alpine Research*, 46(4), 841–851. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-46.4.841>
- ANSM. (2021). La Pharmacopée française—ANSM. Agence nationale de sécurité du médicament et de produits de santé. <https://ansm.sante.fr/documents/referance/pharmacopee/la-pharmacopee-francaise>
- Aymé, A. (2014). Synthèse des connaissances sur l’apiculture réunionnaise et enjeux pour la filière [Other]. <https://oatao.univ-toulouse.fr/12208/>
- 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 Réunion (Indian Ocean, Mascarene islands). *Austral Ecology*, 31(6), 747–758. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2006.01636.x>
- Barrett, S. C. H. (2010a). Understanding plant reproductive diversity. In *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* (Vol. 365, Issue 1537, pp. 99–109). Royal Society. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0199>
- Barrett, S. C. H. (2010b). Darwin’s legacy: The forms, function and sexual diversity of flowers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1539), 351–368. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0212>
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2014). Seeds: Ecology, biogeography, and, evolution of dormancy and germination. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/C2013-0-00597-X>
- Baskin, C. C., Thompson, K., & Baskin, J. M. (2006). Mistakes in germination ecology and how to avoid them. *Seed Science Research*, 16(3), 165–168. <https://doi.org/10.1079/SSR2006247>
- Benech-Arnold, R. L., Sánchez, R. A., Forcella, F., Kruk, B. C., & Ghera, C. M. (2000). Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. *Field Crops Research*, 67(2), 105–122. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(00\)00087-3](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(00)00087-3)
- Bewley, J. (1997). Seed Germination and Dormancy. *The Plant Cell*, 9(7), 1055–1066. <https://doi.org/10.1105/tpc.9.7.1055>
- Bosser, J., Cadet, T., Guého, J., & Marais, W. (1976). Flore des Mascareignes (Sugar Industry Research Institute (Mauritius), Institut de Recherche pour le Développement (IRS, Paris), Royal Botanic Gardens (Kew), Vol. 1–24).

- Boullet, V. (2020). *Weinmannia tinctoria* Sm—Index taxonomique de la flore vasculaire de La Réunion (ITR) version 2020.1 du 4 dec. 2020). Mascarine Cadetiana - CBNM. [https://mascarine.cbnm.org/index.php/flore/index-de-la-flore/nom?code\\_taxref=706059](https://mascarine.cbnm.org/index.php/flore/index-de-la-flore/nom?code_taxref=706059)
- Cadet, L. J. T. (1977). La végétation de l'île de la Réunion : Étude phytoécologique et phytosociologique. Aix-Marseille III.
- Cardoso, J. C. F., Viana, M. L., Matias, R., Furtado, M. T., Caetano, A. P. de S., Consolaro, H., & Brito, V. L. G. de. (2018). Towards a unified terminology for angiosperm reproductive system. In *Acta Botanica Brasilica* (Vol. 32, Issue 3, pp. 329–348). Sociedade Botanica do Brasil. <https://doi.org/10.1590/0102-33062018abb0124>
- CBNM. (2021). Statistiques sur la flore. Mascarine Cadetiana. <https://mascarine.cbnm.org/index.php/flore/statistiques/statistiques-sur-la-flore>
- Chau, M. M., Chambers, T., Weisenberger, L., Keir, M., Kroessig, T. I., Wolkis, D., Kam, R., & Yoshinaga, A. Y. (2019). Seed freeze sensitivity and ex situ longevity of 295 species in the native Hawaiian flora. *American Journal of Botany*, 106(9), 1248–1270. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1351>
- Checkouri, E., Reignier, F., Robert-Da Silva, C., & Meilhac, O. (2020). Evaluation of Polyphenol Content and Antioxidant Capacity of Aqueous Extracts from Eight Medicinal Plants from Reunion Island: Protection against Oxidative Stress in Red Blood Cells and Preadipocytes. *Antioxidants*, 9(10), 959. <https://doi.org/10.3390/antiox9100959>
- CIRAD. (2021). PI@ntNet : L'application qui fait progresser la botanique. CIRAD. <https://www.cirad.fr/nos-activites-notre-impact/notre-impact/recits-d-impact/plantnet>
- Cotado, A., Garcia, M. B., & Munné-Bosch, S. (2020). Physiological seed dormancy increases at high altitude in Pyrenean saxifrage (*Saxifraga longifolia* Lapeyr.). *Environmental and Experimental Botany*, 171, Article 103929. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.103929>
- Cuidet, Y., Gigord, L., Josserond, D., Lavergne, C., Mallet, B., & Rochier, T. (2018). Démarche Aménagements Urbains et Plantes indigènes (DAUPI) : Bilan d'activités 2016-20177. Rapport technique non publié (p. 92 + annexes). Conservatoire Botanique National et Centre Permanent d'Initiatives pour l'Environnement de Mascarin.
- Cybèle, M. C. (2018). Une analyse socio-économique de la gestion et du contrôle des plantes envahissantes dans l'archipel des Mascareignes [Phdthesis, Université de la Réunion]. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-02076447>
- Dalrymple, S. E., & Abeli, T. (2019). Ex situ seed banks and the IUCN Red List. *Nature Plants*, 5(2), 122–123. <https://doi.org/10.1038/s41477-019-0366-3>
- DAUPI. (2014). Principes et objectifs. Démarche Aménagement Urbain et Plantes Indigènes. <https://daupi.cbnm.org/index.php/daupi/principes-et-objectifs>
- De Vitis, M., Hay, F. R., Dickie, J. B., Trivedi, C., Choi, J., & Fiegenger, R. (2020). Seed storage: Maintaining seed viability and vigor for restoration use. *Restoration Ecology*, 28(S3), S249–S255. <https://doi.org/10.1111/rec.13174>
- Delnatte, C. (2017). Guide de valorisation des plantes locales dans les aménagements aux Antilles. DIRECTION DE L'ENVIRONNEMENT, DE L'AMENAGEMENT ET DU LOGEMENT MARTINIQUE. <https://side.developpement-durable.gouv.fr/Default/doc/SYRACUSE/395198/guide-de-valorisation-des-plantes-locales-dans-les-amenagements-aux-antilles>
- Derroire, G., Schmitt, L., Rivière, J. N., Sarrailh, J. M., & Tassin, J. (2007). The essential role of tree-fern trunks in the regeneration of *Weinmannia tinctoria* in rain forest on Réunion, Mascarene Archipelago. *Journal of Tropical Ecology*, 23(4), 487–492. <https://doi.org/10.1017/S026646740700418X>

- Duncan, M. L. (1977). Ants foraging on Jelutong seeds [in Malaysia]. *Malaysian Forester*.  
[https://scholar.google.com/scholar\\_lookup?title=Ants+foraging+on+Jelutong+seeds+%5Bin+Malaysia%5D.&author=Duncan+M.L.&publication\\_year=1977](https://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Ants+foraging+on+Jelutong+seeds+%5Bin+Malaysia%5D.&author=Duncan+M.L.&publication_year=1977)
- FAO. (2014). *Genebank Standards for Plant Genetic Resources for Food and Agriculture*.
- Fenouillas, P., Ah-Peng, C., Amy, E., Bracco, I., Dafreville, S., Gosset, M., Ingrassia, F., Lavergne, C., Lequette, B., Notter, J.-C., Pausé, J.-M., Payet, G., Payet, N., Picot, F., Pougavanon, N., Strasberg, D., Thomas, H., Triolo, J., Turquet, V., & Rouget, M. (2021). Quantifying invasion degree by alien plants species in Reunion Island. *Austral Ecology*, 46(7), 1025–1037.  
<https://doi.org/10.1111/aec.13048>
- Fernández-Pascual, E., Carta, A., Mondoni, A., Cavieres, L., Rosbakh, S., Venn, S., Satyanti, A., & Guja, L. (2021). The seed germination spectrum of alpine plants: A global meta-analysis. *New Phytologist*, 2021(6), 3573–3586. <https://doi.org/10.1111/nph.17086>
- Fernández-Pascual, E., Jiménez-Alfaro, B., Caujapé-Castells, J., Jaén-Molina, R., & Díaz, T. E. (2013). A local dormancy cline is related to the seed maturation environment, population genetic composition and climate. *Annals of Botany*, 112(5), 937–945.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mct154>
- Flores, J., González-Salvatierra, C., & Jurado, E. (2016). Effect of light on seed germination and seedling shape of succulent species from Mexico. *Journal of Plant Ecology*, 9(2), 174–179.  
<https://doi.org/10.1093/jpe/rtv046>
- Flores, J., Jurado, E., & Arredondo, A. (2006). Effect of light on germination of seeds of Cactaceae from the Chihuahuan Desert, Mexico. *Seed Science Research*, 16(2), 149–155.  
<https://doi.org/10.1079/SSR2006242>
- Flores, J., Jurado, E., Chapa-Vargas, L., Ceroni-Stuva, A., Dávila-Aranda, P., Galíndez, G., Gurvich, D., León-Lobos, P., Ordóñez, C., Ortega-Baes, P., Ramírez-Bullón, N., Sandoval, A., Seal, C. E., Ullian, T., & Pritchard, H. W. (2011). Seeds photoblastism and its relationship with some plant traits in 136 cacti taxa. *Environmental and Experimental Botany*, 71(1), 79–88.  
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.10.025>
- Fogliani, B., Gâteblé, G., Villegente, M., Fabre, I., Klein, N., Anger, N., Baskin, C. C., & Scutt, C. P. (2017). The morphophysiological dormancy in *Amborella trichopoda* seeds is a pleiomorphic trait in angiosperms. *Annals of Botany*, 119(4), 581–590. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw244>
- Ghent University Museum. (2022). *Le Jardin botanique : Une collection scientifique bigarrée*.  
<https://www.gum.gent/fr/le-jardin-botanique-une-collection-scientifique-bigarree>
- Guillaumet, J.-L., & Morat, P. (1990). Menace sur la flore. *Cahiers d'outre-Mer*, 43(172), 343–362.  
<https://doi.org/10.3406/caoum.1990.3353>
- Hay, F. R., & Smith, R. D. (2003). Seed maturity: When to collect seeds from wild plants. *Seed Conservation: Turning Science into Practice*. London: Royal Botanic Gardens, Kew, 97–133.
- Heilbut, J. C., Ilves, K. L., & Otto, S. P. (2007). THE CONSEQUENCES OF DIOECY FOR SEED DISPERSAL: MODELING THE SEED-SHADOW HANDICAP. *Evolution*, 55(5), 880–888.  
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00605.x>
- Hong, T. D., & Ellis, R. H. (1996). *A Protocol to Determine Seed Storage Behaviour*. Bioversity International.
- ISTA. (1985). International rules for seed testing. Rules 1985. *Seed Science and Technology*, 13(2), 299–513.

- Ititiaty, Y., Brescia, F., Bordez, L., Gensous, S., McCoy, S., & Fogliani, B. (2020). Implications of seed traits for restoration of ultramafic plant taxa from the Goro plateau in the subtropical hotspot of New Caledonia. *Restoration Ecology*, 28(6), 1505–1516. <https://doi.org/10.1111/rec.13248>
- Ititiaty, Y. F. (2019). Etude sur la dispersion/germination en lien avec la dynamique des écosystèmes restaurés : Le cas du plateau de Goro en Nouvelle-Calédonie (Issue 2019NCAL0005) [Theses, Université de la Nouvelle-Calédonie]. <https://hal-unc.archives-ouvertes.fr/tel-03180367>
- Jardin botanique de l'Université de Strasbourg. (2022). Jardin botanique : Carpothèque et séminothèque—Université de Strasbourg. <https://jardin-botanique.unistra.fr/collections-inertes/carpotheque-et-seminotheque/>
- Käfer, J., Marais, G. A. B., & Pannell, J. R. (2017). On the rarity of dioecy in flowering plants. *Molecular Ecology*, 26(5), 1225–1241. <https://doi.org/10.1111/mec.14020>
- Kildisheva, O. A., Dixon, K. W., Silveira, F. A. O., Chapman, T., Sacco, A. D., Mondoni, A., Turner, S. R., & Cross, A. T. (2020). Dormancy and germination: Making every seed count in restoration. *Restoration Ecology*, 28(S3), S256–S265. <https://doi.org/10.1111/REC.13140>
- Koutsovoulou, K., Daws, M. I., & Thanos, C. A. (2014). Campanulaceae: A family with small seeds that require light for germination. *Annals of Botany*, 113(1), 135–143. <https://doi.org/10.1093/aob/mct250>
- Leperlier, C. (2019). Données écologiques et physiologiques pour l'utilisation d'espèces indigènes de La Réunion en revégétalisation [Phdthesis, Université de la Réunion].
- Leperlier, C., Riviere, J. N. E., Allibert, A., Dessauw, D., Lacroix, S., & Fock-Bastide, I. (2018). Overcoming dormancy and light requirements in seeds of *Heteropogon contortus*, a target species for savanna restoration. *Ecological Engineering*, 122, 10–15. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.07.017>
- Leperlier, C., Rivière, J. N. E., Lacroix, S., & Fock-Bastide, I. (2020). Overcoming germination barriers in four native Malvaceae shrub species of Reunion island to improve restoration in arid habitats. *Global Ecology and Conservation*, 21, e00855. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00855>
- LEU REUNION, Laboratoire EIFFEL, DELHOM Acoustique, & GANDEMER, J. (2020). JACO, des JARDINS pour le CONfort—Guide utilisateur (p. 19). Partenaires financiers : ADEME, PACTE EDF. [https://www.leureunion.fr/wp-content/uploads/2020/05/JACO\\_guide.pdf](https://www.leureunion.fr/wp-content/uploads/2020/05/JACO_guide.pdf)
- L'Huillier, L., Jaffré, T., & Wulff, A. (2010). Mines et environnement en Nouvelle-Calédonie : Les milieux sur substrats ultramafiques et leur restauration. Éd. IAC.
- LIFE+ COREXERUN. (2009, 2014). LIFE+ COREXERUN | Projet Life, Corexerun, Restauration, Fôret semi-sèche, La Réunion, 974, Parc national. <http://www.lifecorexerun.fr/>
- Liu, K., Baskin, J. M., Baskin, C. C., Bu, H., Du, G., & Ma, M. (2013). Effect of Diurnal Fluctuating versus Constant Temperatures on Germination of 445 Species from the Eastern Tibet Plateau. *PLOS ONE*, 8(7), e69364. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0069364>
- Loope, L. L., & Giambelluca, T. W. (1998). Vulnerability of Island Tropical Montane Cloud Forests to Climate Change, with Special Reference to East Maui, Hawaii. *Climatic Change*, 39(2), 503–517. <https://doi.org/10.1023/A:100537211842>
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., & De Poorter, M. (2000). 100 of the World's Worst Invasive Alien Species A selection from the Global Invasive Species Database [First published as special lift-out in *Aliens* 12, December 2000. Updated and reprinted version: November 2004.]. Published by The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN).



- Luzuriaga, A. L., Escudero, A., & Pérez-García, F. (2006). Environmental maternal effects on seed morphology and germination in *Sinapis arvensis* (Cruciferae). *Weed Research*, 46(2), 163–174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2006.00496.x>
- Lymperopoulos, P., Msanne, J., & Rabara, R. (2018). Phytochrome and Phytohormones: Working in Tandem for Plant Growth and Development. *Frontiers in Plant Science*, 9. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2018.01037>
- Mariko, S., Koizumi, H., Suzuki, J. ichirou, & Furukawa, A. (1993). Altitudinal variations in germination and growth responses of *Reynoutria japonica* populations on Mt Fuji to a controlled thermal environment. *Ecological Research*, 8(1), 27–34. <https://doi.org/10.1007/BF02348604>
- Météo-France. (2022). PLUVIOMÉTRIE ET TEMPÉRATURES À LA RÉUNION par Météo-France. <https://meteofrance.re/fr/climat/pluviometrie-et-temperatures-la-reunion>
- Milberg, P., Andersson, L., & Thompson, K. (2000). Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Science Research*, 10(1), 99–104. <https://doi.org/10.1017/s0960258500000118>
- Muséum national d’Histoire naturelle. (2022). Séminothèque du Jardin des Plantes. Muséum national d’Histoire naturelle. <https://www.mnhn.fr/fr/seminotheque-du-jardin-des-plantes>
- Naze, M., Rivière, J.-N. E., & Franck, A. (2022). Multiplication de 16 plantes indigènes et endémiques d’intérêt mellifère—Île de La Réunion. <https://doi.org/10.18167/agritrop/00689>
- Nonogaki, H., Bassel, G. W., & Bewley, J. D. (2010). Germination—Still a mystery. *Plant Science*, 179(6), 574–581. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.02.010>
- Notter, J.-C. (2018). Toponymie des îles créoles de l’océan Indien [Phdthesis, Université de la Réunion]. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01950691>
- O’Donnell, K., & Sharrock, S. (2017). The contribution of botanic gardens to ex situ conservation through seed banking. *Plant Diversity*, 39(6), 373–378. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2017.11.005>
- Ooi, M. K. J., Auld, T. D., & Denham, A. J. (2011). Projected soil temperature increase and seed dormancy response along an altitudinal gradient: Implications for seed bank persistence under climate change. *Plant and Soil* 2011 353:1, 353(1), 289–303. <https://doi.org/10.1007/S11104-011-1032-3>
- Page, W. (1998). *Weinmannia tinctoria*. The IUCN Red List of Threatened Species. 1998: E.T30547A9562150. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.1998.RLTS.T30547A9562150.en>
- Parc national de La Réunion. (2012). Les projets Plantation d’Espèces indigènes | Parc national de la Réunion. <http://www.reunion-parcnational.fr/fr/des-actions/protger-et-gerer/les-projets-plantation-d-especes-indigenes>
- Payet, G., Barbarin, G., & Mercier, M. (2015). Suivi scientifique des zones incendiées en cœur de Parc national et gestion des espèces exotiques envahissantes : Stratégies, bilans et perspectives. Actes du séminaire des Gestionnaires de la Conservation de la Biodiversité à La Réunion GECOBIO 1, Parc national de La Réunion, 26–31.
- Pearson, T. R. H., Burslem, D. F. R. P., Mullins, C. E., & Dalling, J. W. (2003). Functional significance of photoblastic germination in neotropical pioneer trees: A seed’s eye view. *Functional Ecology*, 17(3), 394–402. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00747.x>
- Pérez-Sánchez, R. M., Jurado, E., Chapa-Vargas, L., & Flores, J. (2011). Seed germination of Southern Chihuahuan Desert plants in response to elevated temperatures. *Journal of Arid Environments*, 75(10), 978–980. <https://doi.org/10.1016/J.JARIDENV.2011.04.020>

- Perrau, A. (2019). "Influence de la ventilation naturelle dans l'évolution de l'architecture tropicale". "Évaluation de cette influence au travers un regard d'architecte et d'urbaniste exerçant à La Réunion" [Phdthesis, Université de la Réunion]. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-02951850>
- Pouteau, R., Meyer, J.-Y., Taputuarai, R., & Stoll, B. (2010). La fonte de la biodiversité dans les îles : Modélisation de l'impact du réchauffement global sur la végétation orophile de Tahiti (Polynésie française). *VertigO : La Revue Électronique En Sciences de l'environnement*, 10(3), 0–0.
- Rasoloarijao, T. M. (2018). Écologie de l'abeille, *Apis mellifera unicolor* Latreille, dans les écosystèmes forestiers naturels de Ranomafana (Madagascar) et Mare Longue (Réunion) : Étude du comportement de butinage et de l'utilisation des ressources florales par approche méliissopalynologique [Phdthesis, Université de la Réunion]. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-02076367>
- Riviere, J.-N., Hivert, J., Schmitt, L., Derroire, G., Sarrailh, J.-M., & Baret, S. (2008). Rôle des fougères arborescentes dans l'installation des plantes à fleurs en forêt tropicale humide de montagne à la Réunion (Mascareignes, océan Indien). *Revue d'Ecologie, Terre et Vie*, 63(3), 199–207.
- Russell, J. C., & Kueffer, C. (2019). Island Biodiversity in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources*, 44(1), 31–60. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-101718-033245>
- Sarrailh, J.-M., Baret, S., Riviere, E., & Le Bourgeois, T. (2007). Arbo-Run V.1—Arbres et arbustes indigènes de la forêt réunionnaise : Description et multiplication. CIRAD.
- Schlessman, M. A., Vary, L. B., Munzinger, J., & Lowry, P. P. (2014). Incidence, correlates, and origins of dioecy in the island flora of new caledonia. *International Journal of Plant Sciences*, 175(3), 271–286. <https://doi.org/10.1086/674452>
- Segan, D. B., Murray, K. A., & Watson, J. E. M. (2016). A global assessment of current and future biodiversity vulnerability to habitat loss–climate change interactions. *Global Ecology and Conservation*, 5, 12–21. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2015.11.002>
- Sreekala, A. K. (2017). Importance of plant reproductive biology in conservation. View project Studies on Reproductive Biology and Conservation of selected RET species of Western Ghats View project.
- 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. *Biodiversity & Conservation* 14:12, 14(12), 3015–3032. <https://doi.org/10.1007/S10531-004-0258-2>
- Toole, V. K. (1963). Light control of seed germination. *Proceedings of the Association of Official Seed Analysts*, 53, 124–143.
- Triolo, J. (2009). Miels, ruchers et plantes endémiques dans les forêts publiques (p. 79) [Étude commandée par la DIREN Réunion à l'ONF Réunion par MAPA n° 2009 223 0531 04 06 du 28 juillet 2009.]. Office National des Forêt.
- Tweddle, J. C., Dickie, J. B., Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2003). Ecological aspects of seed desiccation sensitivity. *Journal of Ecology*, 91(2), 294–304. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00760.x>
- van Rooden, J., Akkermans, L. M. A., & van der Veen, R. (1970). A study on photoblastism in seeds of some tropical weeds. *Acta Botanica Neerlandica*, 19(2), 257–264.

- Vázquez-Yanes, C., & Orozco-Segovia, A. (1993). Patterns of Seed Longevity and Germination in the Tropical Rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24(1), 69–87. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.000441>
- Wyse, S. V., & Dickie, J. B. (2018). Taxonomic affinity, habitat and seed mass strongly predict seed desiccation response: A boosted regression trees analysis based on 17 539 species. *Annals of Botany*, 121(1), 71–83. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx128>
- Wyse, S. V., Dickie, J. B., & Willis, K. J. (2018). Seed banking not an option for many threatened plants. *Nature Plants*, 4(11), 848–850. <https://doi.org/10.1038/s41477-018-0298-3>
- Zhang, K., Ji, Y., Song, X., Yao, L., Liu, H., & Tao, J. (2021). Deep complex morphophysiological dormancy in seeds of *Clematis hexapetala* Pall. (Ranunculaceae). *Scientia Horticulturae*, 286, 110247. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.110247>
- Zongo, C. (2010). Données biologiques et physiologiques sur les semences de quelques espèces de milieux ultramaïques néo-calédoniens [Phdthesis, Université de la Nouvelle-Calédonie]. <https://hal-unc.archives-ouvertes.fr/tel-02975933>

# Annexes

---



## Annexe 1 : Techniques de levée de dormance

Le Tableau 1 présente les traitements pré-germinatifs possibles par type de dormance (Kildisheva et al., 2020).

Tableau 1 : Traitements pré-germinatifs par type de dormance, avec PD = Dormance physiologique ; PY = Dormance physique ; MD = Dormance morphologique ; MPD = Dormance morpho-physiologique

Dormance	Traitement pré-germinatif	Description
PY	Scarification mécanique	Ecailler (avec un scalpel ou un sécateur), limer, poncer, abraser ou enlever une partie du tégument pour permettre l'absorption de l'eau (imbibition), loin de l'axe de la radicule pour éviter d'endommager l'embryon
	Scarification par percussion	Placer les graines dans un récipient en métal, puis agiter sur un agitateur de peinture industriel pendant 3 à 20 minutes, selon l'espèce
	Scarification chimique (par acide)	Immerger les graines dans de l'acide sulfurique concentré pendant 120 minutes maximum
	Scarification à l'air comprimé	Placer les graines à l'intérieur d'une chambre de scarification ( <i>e.g.</i> scarificateur de graines pneumatique PSS2000, OEM Inc.) recouverte d'un matériau abrasif ( <i>e.g.</i> papier de verre) puis ajuster la pression d'air pendant au moins 20 secondes, selon l'épaisseur de la graine
	Chaleur sèche	Placer les graines dans un four (90 -100°C pendant 30 minutes maximum selon l'espèce)
	Chaleur humide	Immerger les graines dans de l'eau chaude (70-90°C pendant 30 secondes voire quelques minutes, selon l'espèce)
PD	Stratification au froid	Exposer les graines aux températures froides (< 10°C), mimant les conditions hivernales
	Stratification à la chaleur	Exposer les graines aux températures chaudes (> 20°C), mimant les conditions estivales
	Après maturation sèche (dry after-ripening)	Placer les graines à la chaleur, dans des conditions modérément humides ( <i>e.g.</i> 50-60% RH) pendant plusieurs semaines ou mois, mimant une saison sèche en milieu naturel
	Encoche mécanique	Enlever une portion du tégument de la graine près de l'extrémité de la radicule avec un scalpel
	Exposition flash à une flamme	Placer les graines dans un tambour rotatif avec une flamme directe pendant plusieurs secondes La distance flamme-graine et la durée de l'exposition varient selon l'espèce
	Stimulation chimique de croissance	Exposer les graines aux substances chimiques telles que le nitrate de potassium (KNO <sub>3</sub> ), l'acide gibbérellique (GA <sub>3</sub> ) ou une solution d'eau fumigée pour induire la germination

PY + PD	Combinaison de traitements PY et PD	Appliquer plusieurs traitements pour lever la dormance physique et physiologique
MD	Exposition à des conditions favorables pour le développement de l'embryon	Placer les graines imbibées à une température donnée pendant quatre semaines, en se basant sur les conditions environnementales au moment et au lieu de la dispersion naturelle
MPD	Combinaison de traitements PD et MD	Exposer les graines à des conditions données, en se basant sur les conditions naturelles, pour permettre le développement de l'embryon et la levée de la dormance physiologique

## Annexe 2 : Détails des données des figures 3, 4 et 5 de la discussion générale

Le Tableau 1 présente les données disponibles en écologie des semences pour 38 espèces (incluant les deux sous-espèces d'*Hypericum lanceolatum*) au niveau de la dormance, de la photosensibilité et du comportement à la conservation par étage de végétation.

Tableau 1 : Données en écologie des semences de 38 espèces par étage de végétation à La Réunion. Les cases en gris désignent les étages de végétation couverts par l'étude. Les lignes surlignées correspondent aux espèces étudiées dans cette thèse

Modèle biologique	Etage de végétation							Caractéristique physiologique			Références
	Etage subalpin	Forêt tropicale de Montagne	Forêt de moyenne altitude	Forêt tropicale humide de basse altitude	Forêt semi-sèche	Savane	Littoraux	Dormance	Photosensibilité	Comportement à la conservation	
<i>Acalypha integrifolia</i>								?	L = O	?	(Riviere et al., 2008)
<i>Agarista buxifolia</i>								PD ?	L	?	Thèse Naze, 2022
<i>Antidesma madagascariense</i>								ND	L = O	?	(Riviere et al., 2008; Sarrailh et al., 2007)
<i>Aphloia theiformis</i>								ND	L = O		(Riviere et al., 2008; Sarrailh et al., 2007)
<i>Badula borbonica</i>								?	L = O		(Riviere et al., 2008)



Modèle biologique	Etage de végétation							Caractéristique physiologique			Références
	Etage subalpin	Forêt tropicale de Montagne	Forêt de moyenne altitude	Forêt tropicale humide de basse altitude	Forêt semi-sèche	Savane	Littoraux	Dormance	Photosensibilité	Comportement à la conservation	
<i>Bertiera rufa</i>								ND	L = O		(Riviere et al., 2008; Sarrailh et al., 2007)
<i>Canavalia rosea</i>								PY	L = O	O	(Leperlier, 2019)
<i>Chassalia corallioides</i>								?	L = O		(Riviere et al., 2008)
<i>Clematis mauritiana</i>								MPD ?	L > O	?	Thèse Naze, 2022
<i>Cossinia pinnata</i>								ND	L = O	I	(Leperlier, 2019)
<i>Dodonaea viscosa</i>								PY	L = O	O	(Leperlier, 2019)
<i>Dombeya acutangula</i>								PY	L = O	O	(Leperlier et al., 2020)
<i>Dombeya populnea</i>								PY	L = O	?	(Leperlier et al., 2020)
<i>Doratoxylon apetalum</i>								ND	L = O		(Riviere et al., 2008)
<i>Elaeodendron orientale</i>								PD	?	I	(Leperlier, 2019)

Modèle biologique	Etage de végétation							Caractéristique physiologique			Références
	Etage subalpin	Forêt tropicale de Montagne	Forêt de moyenne altitude	Forêt tropicale humide de basse altitude	Forêt semi-sèche	Savane	Littoraux	Dormance	Photosensibilité	Comportement à la conservation	
<i>Erica reunionensis</i>								PD ?	L		Thèse Naze, 2022
<i>Faujasia salicifolia</i>								ND	L = O		(Riviere et al., 2008)
<i>Forgesia racemosa</i>								ND	L		(Riviere et al., 2008)
<i>Fimbristylis cymosa</i>								D ?	?	?	(Leperlier, 2019)
<i>Gaertnera vaginata</i>								ND	L = O		(Riviere et al., 2008)
<i>Heteropogon contortus</i>								PD	L > O	O	(Leperlier et al., 2018)
<i>Hubertia tomentosa</i>								D ?	L = O ?	?	Thèse Naze, 2022
<i>Hypericum lanceotalum</i> subsp. <i>angustifolium</i>								D ?	?	?	Thèse Naze, 2022
<i>Hypericum lanceotalum</i> subsp. <i>lanceolatum</i>								ND	L	?	(Riviere et al., 2008)
<i>Ipomoea pes-caprae</i>								PY	L = O	O	(Leperlier, 2019)

Modèle biologique	Etage de végétation							Caractéristique physiologique			Références
	Etage subalpin	Forêt tropicale de Montagne	Forêt de moyenne altitude	Forêt tropicale humide de basse altitude	Forêt semi-sèche	Savane	Littoraux	Dormance	Photosensibilité	Comportement à la conservation	
<i>Mimusops balata</i>								ND	L = O	R	Thèse Naze, 2022
<i>Melicope obtusifolia</i>								?	L = O		(Riviere et al., 2008)
<i>Molinaea alternifolia</i>								ND	L = O		(Riviere et al., 2008)
<i>Nuxia verticillata</i>								ND	L		(Riviere et al., 2008)
<i>Ocotea obtusata</i>								?	L = O		(Riviere et al., 2008)
<i>Olea europaea cuspidata</i>								PD	?	I	(Leperlier, 2019)
<i>Olea lancea</i>								PD	?	I	(Leperlier, 2019)
<i>Phyllanthus phillyreifolius</i>								ND	L = O		(Riviere et al., 2008)
<i>Ruizia cordata</i>								PY	L = O	?	(Leperlier et al., 2020)
<i>Stoebe passerinoides</i>								ND	?	?	Thèse Naze, 2022

Modèle biologique	Etage de végétation							Caractéristique physiologique			Références
	Etage subalpin	Forêt tropicale de Montagne	Forêt de moyenne altitude	Forêt tropicale humide de basse altitude	Forêt semi-sèche	Savane	Littoraux	Dormance	Photosensibilité	Comportement à la conservation	
<i>Thespesia populneoides</i>								PY	L>O	?	(Leperlier et al., 2020)
<i>Volkameria heterophylla</i>								PD	?	I	(Leperlier, 2019)
<i>Weinmannia tinctoria</i>								ND	L	?	(Derroire et al., 2007; Riviere et al., 2008)

**Dormance** : = inconnue, D ? = dormance mais type non identifié/non confirmé, MPD ? : dormance morpho-physiologique probable, PY = dormance physique, PD = dormance physiologique, ND = pas de dormance

**Photosensibilité** : ? = non identifiée, L = lumière requise pour la germination, L > O = taux de germination supérieur à la lumière par rapport à l'obscurité, L = O : photosensibilité indifférente

**Comportement à la conservation** : ? = pas de données, R/I ? = récalcitrante ou intermédiaire probable, R = récalcitrante, I = intermédiaire, O = orthodoxe

## Annexe 3 : Compilation de données des classes de dormance par famille

Le Tableau 1 présente une compilation de données des classes de dormance observées pour plusieurs familles botaniques (Kildisheva et al., 2020 ; L’Huillier et al., 2010).

Tableau 1 : Classe de dormance par famille (référence de L’Huillier et al., 2010 en gras, cas insulaire avec la Nouvelle Calédonie), avec PD = Dormance physiologique ; PY = Dormance physique ; MD = Dormance morphologique ; MPD = Dormance morpho-physiologique.

	Famille	Classe de dormance				
		PD	PY	PY+ PD	MD	MPD
A	<b>Acanthaceae</b>					
	Aceraceae					
	Allicaceae					
	Amaranthaceae					
	<b>Anacardiaceae</b>					
	<b>Annonaceae</b>					
	Apiaceae					
	Apocynaceae					
	<b>Aquifoliaceae</b>					
	<b>Araliaceae</b>					
	<b>Araucariaceae</b>					
	Arecaceae					
	Aristolochiaceae					
	Asteraceae					
B	<b>Balanophoraceae</b>					
	Balsaminaceae					
	Brassicaceae					
	Biebersteiniaceae					
	<b>Bignoniaceae</b>					
	Bixaceae					
	<b>Burseraceae</b>					
	Byblidaceae					
C	Cannaceae					
	Campanulaceae					
	Caprifoliaceae					
	Caryophyllaceae					
	<b>Celastraceae</b>					
	<b>Chloranthaceae</b>					
	Cistaceae					
	<b>Clusiaceae</b>					
	<b>Combretaceae</b>					
	Commelinaceae					
	Convolvulaceae					
	Cucurbitaceae					
	Cupressaceae					
	Cycaceae					

	Famille	Classe de dormance				
		PD	PY	PY+ PD	MD	MPD
D	<b>Cyperaceae</b>					
	<b>Dilleniaceae</b>					
	Dioncophyllaceae					
	Dipterocarpaceae					
	Droseraceae					
E	Drosophyllaceae					
	<b>Ebenaceae</b>					
	<b>Elaeocarpaceae</b>					
	Ephedraceae					
	<b>Ericaceae</b>					
	<b>Erythroxylaceae</b>					
F	Euphorbiaceae					
	Fabaceae					
	Fagaceae					
G	Flacourtiaceae					
	Gentianaceae					
	Geraniaceae					
	Ginkgoaceae					
H	<b>Goodeniaceae</b>					
	<b>Hippocrateceae</b>					
I	Iridaceae					
L	<b>Lamiaceae</b>					
	<b>Lauraceae</b>					
	Lentibulariaceae					
	<b>Liliaceae</b>					
	<b>Loranthaceae</b>					
M	Magnoliaceae					
	Malvaceae					
	Melastomataceae					
	Meliaceae					
	<b>Monimiaceae</b>					
	<b>Moraceae</b>					
	<b>Myrtaceae</b>					
N	Nelumbonaceae					
	Nymphaeaceae					
O	<b>Olacaceae</b>					
	Orchidaceae					
	Oleaceae					
P	Papaveraceae					
	Pinaceae					
	<b>Piperaceae</b>					
	<b>Pittosporaceae</b>					
	Plantaginaceae					
	<b>Poaceae</b>					
	<b>Podocarpaceae</b>					
	Primulaceae					
R	Ranunculaceae					
	<b>Rhamnaceae</b>					

		Classe de dormance				
Famille		PD	PY	PY+ PD	MD	MPD
S	<b>Rhizophoraceae</b>					
	Rosaceae					
	<b>Rubiaceae</b>					
	<b>Rutaceae</b>					
	<b>Santalaceae</b>					
	<b>Sapindaceae</b>					
	<b>Sapotaceae</b>					
	Sarcolaenaceae					
	Sarraceniaceae					
	<b>Simaroubaceae</b>					
	<b>Smilacaceae</b>					
T	<b>Solanaceae</b>					
	Sphaerosepalaceae					
U	Surianaceae					
	<b>Taxaceae</b>					
V	<b>Tiliaceae</b>					
	Ulmaceae					
W	Urticaceae					
	Violaceae					
Z	Vitaceae					
	Winteraceae					
	Zamiaceae					

## Annexe 4 : Données phénologiques sur *Hypericum lanceolatum*

### Rappel des éléments de contexte

Pour étudier une variation morphologique et physiologique entre populations, l'espèce *Hypericum lanceolatum* Lam. est un modèle pertinent. Deux sous-espèces sont décrites dans la *Flore des Mascareignes*, *H. lanceolatum* subsp. *lanceolatum* (550 m à 1800 m) et *H. lanceolatum* subsp. *angustifolium* (1900 m à 2400 m, chapitre 3) ainsi que des formes morphologiques intermédiaires (entre 1500 et 1900 m). Plus précisément, les critères suivants les discriminent : la taille, la forme, la nervation des feuilles et la longueur du style (Bossier et al., 1976). Au-delà de l'intérêt scientifique, l'espèce présente un intérêt médicinal certain avec son inscription à la Pharmacopée Française depuis 2013 et les études scientifiques en biologie médicale réalisées sur l'espèce (ANSM, 2021 ; Checkouri et al., 2020). Elle est également reconnue pour son intérêt mellifère (Triolo, 2009).

### Objectif de l'étude

Cette étude avait pour objectif de comparer les patterns phénologiques entre trois populations d'*Hypericum lanceolatum*.

### Sites d'étude

Soixante individus (vingt par population) présents sur le gradient altitudinal Ouest du Massif du Piton de la Fournaise ont fait l'objet d'un suivi phénologique mensuel de 2019 à 2021 (Figure 1).



Figure 1 : Populations d'*H. lanceolatum* suivies en 2019, 2020 et 2021



## Extrait des résultats pour le suivi phénologique

Le Tableau 1 présente la quantification des stades phénologiques, adaptée de Dafni (1992)<sup>1</sup> :

Tableau 1 : Classes utilisées pour le suivi phénologique

Notation classe	Classe
0	Aucune feuille, ni fleur, ni fruit
1	0 à 5 %
2	6 à 25 %
3	26 à 50 %
4	51 à 100 %

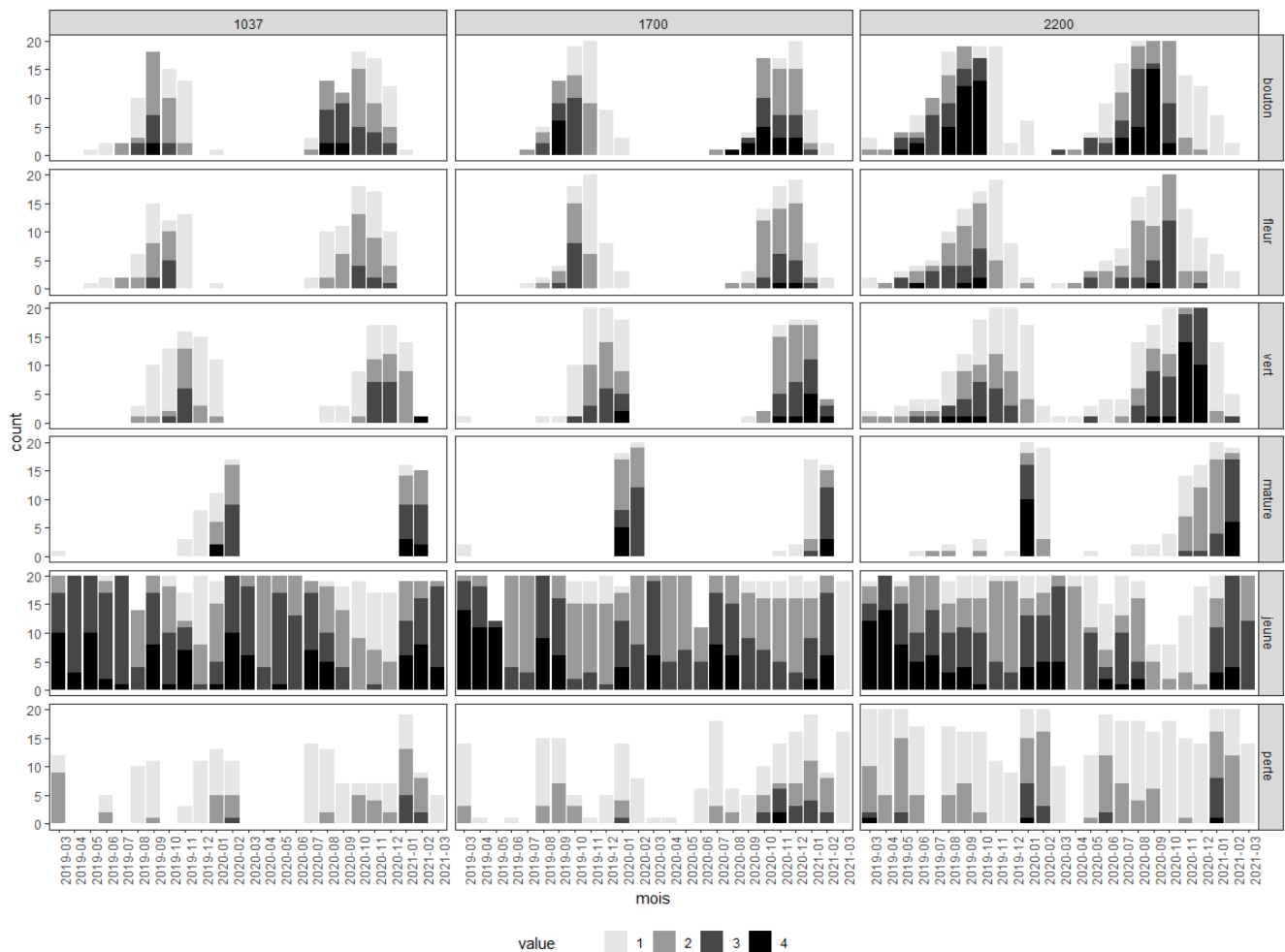


Figure 2 : Quantification du suivi phénologique chez *H. lanceolatum* à trois altitudes sur le Massif de la Fournaise

Note : vert = fruit immature, mature = fruit mature, jeune = jeune feuilles et perte = perte de feuilles

<sup>1</sup> Dafni, A. (1992). Pollination ecology: a practical approach. Pollination Ecology: A Practical Approach.

Une analyse statistique polynomiale permettra d'avoir des interprétations plus précises. Néanmoins, nous formulons les hypothèses suivantes (Figure 2) :

- Les cycles semblent homogènes et sont répétés d'une année à l'autre (2019 et 2020).
- Il ne semble pas avoir de décalage marquant entre les trois altitudes au niveau de la floraison et de la fructification.
- Le niveau de feuillaison est à son minimum lors des phases de floraison et de fructification (mobilisation ciblée des réserves énergétiques de la plante).

## Annexe 5 : Évaluation de la présence/absence d'embryon en fonction de la morphologie florale sur *Weinmannia tinctoria*

---

### Rappel des éléments de contexte

*Weinmannia tinctoria* est une espèce endémique de La Réunion et Maurice, à enjeux de conservation et de valorisation économique pour laquelle la compréhension du système de reproduction pourrait apporter des réponses sur l'absence de germination de certains lots (pépiniéristes, île de La Réunion, comm. pers., Sarrailh et al., 2007).

En effet, à Maurice, il s'agit d'une espèce rare en danger critique d'extinction sur la liste rouge de l'IUCN (Page, 1998). L'espèce présente des stratégies de germination particulières en milieu naturel, notamment en ayant comme support des fougères arborescentes (Derroire et al., 2007 ; Riviere et al., 2008). Aussi, l'exploitation massive de fougères du genre *Alsophila* (anciennement *Cyathea*) transformées en pot servant de support pour des plantes ornementales, a pu être à l'origine de cette raréfaction (Guillaumet & Morat, 1990). Des itinéraires techniques de production de l'espèce en tenant compte de ces problématiques ont été développés via l'outil ARBORUN (Sarrailh et al., 2007). Toutefois, des questions sur la biologie et l'écologie de l'espèce demeurent notamment sur la morphologie florale, la phénologie et le comportement à la conservation des semences. Par exemple, de manière concrète, des pépiniéristes de l'Office National des Forêts (ONF) ont signalé que certains semenciers présentaient des semences non viables (Riviere, comm. pers). De plus, l'espèce est actuellement particulièrement prisée pour les opérations de revégétalisation à La Réunion (e.g. projet ENDEMIEL de la commune du Tampon), en perspectives d'accroître la production d'un miel patrimonial à La Réunion, le « Miel Vert ».

### Objectif de l'étude

L'objectif de cette étude était d'évaluer dans quelles mesures le morphotype floral (forme sexuée) pourrait impacter la germination.

### Sites d'étude

**Trois populations** (Figure 1) ont fait l'objet d'un suivi phénologique (résultat non montré), avec notamment pour objectif l'échantillonnage de graines :

- 1) La forêt de Notre Dame de La Paix (NDP)
- 2) Un site dans la zone de Grand Coude et de Jean Petit (GCO)
- 3) La Forêt de Bon Accueil – Makes (MAK)

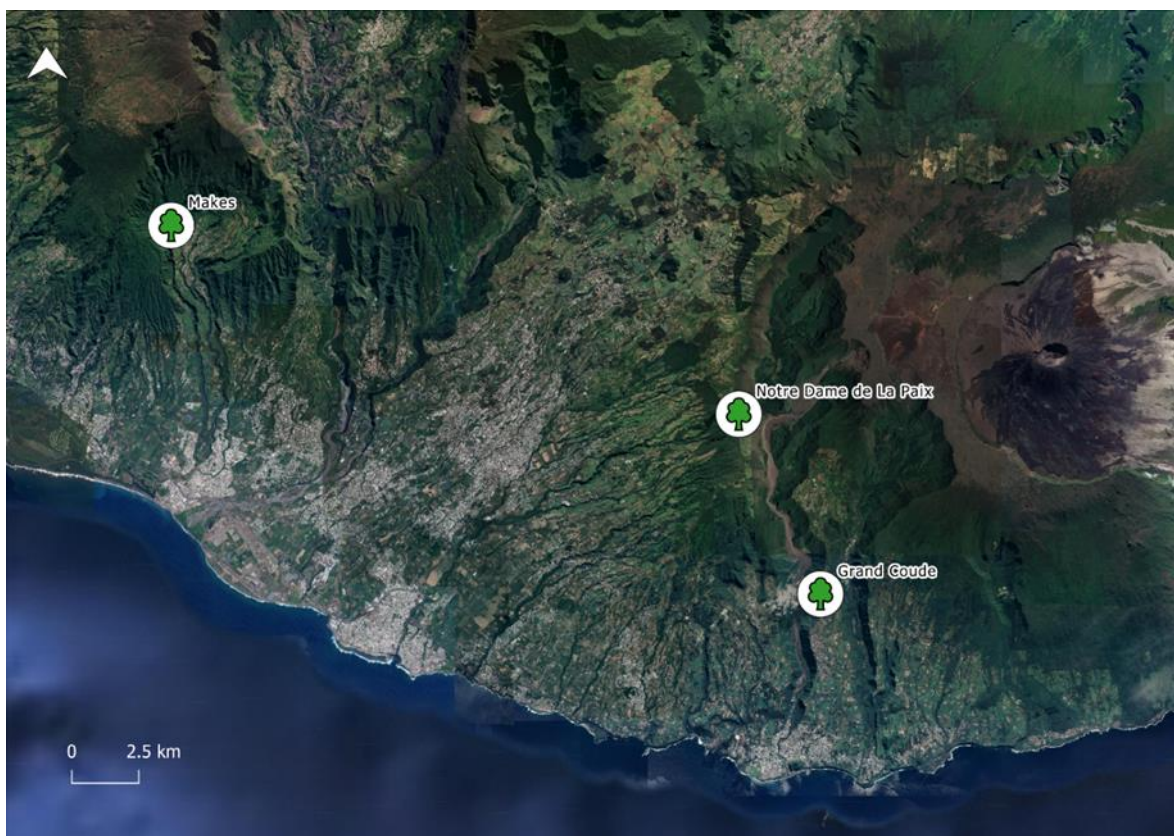


Figure 1 : Populations d'échantillonnage des graines dans le Sud de l'île

### Expérimentation sur les graines

Des coupes sont réalisées sur 50 d'entre elles. Le but est d'observer si celles-ci sont vides ou pleines (présence de l'embryon et de l'albumen) sous loupe binoculaire.

### Extrait des résultats

L'individu considéré comme mâle par ses caractéristiques morphologiques florales ne présente pas de graines avec un embryon, contrairement aux individus considérés femelles et hermaphrodites (Tableau 1).

Tableau 1 : Résultats de la coupe de graines (N=50) par individu en 2019 et 2020

Population	Individu	Forme sexuée potentielle	Taux de graines pleines (%) en 2019	Taux de graines pleines (%) en 2020
Notre Dame de La Paix	NDP11	h	90	98
	NDP12	f	98	98
	NDP13	f	92	90
	NDP14	f	94	88
	NDP15	h	96	A
	NDP16	f	22	72
	NDP17	h	82	80
	NDP18	h	96	A
	NDP19	f	100	100

Population	Individu	Forme sexuée potentielle	Taux de graines pleines (%) en 2019	Taux de graines pleines (%) en 2020
	NDP20	m	0	A
<b>Makes</b>	MAK27	f	74	94
	MAK26	f	96	96
	MAK23	ND	A	86
<b>Grand Coude</b>	GCO2	f	78	92
	GCO4	f	74	A
	GCO6	f	A	98
	GCO6b	ND	ND	100
	GCO11	ND	ND	90

Formes sexuées potentielles : f = femelle, m = mâle, h= hermaphrodite et ND= Non Déterminé et A=absence de graines

## Abstract

---

The blue Planet is also a Green World, with tropical islands known for their exceptional but vulnerable biodiversity (e.g. facing the threats of habitat transformation, biological invasions, climate change, ...). Listed as a UNESCO World Heritage Site (40% of its area), belonging to a global biodiversity hotspot, Reunion Island is no exception to these issues for conservation of its native and endemic species. Massively planting native species in restoration and revegetation is a mean for recovering biodiversity. However, this political and societal will come up against several scientific and technical obstacles for seed collection, storage, germination, seedling emergence and planting. In addition, little is known in seed ecology, the scientific field which is associated with these obstacles. By crossing scientific and technical issues, this thesis aims to contribute to the seed morpho-physiological characterization of native and endemic species along vegetation zones of an oceanic island with a strong altitudinal gradient.

In two types of lowland forests, the chapter 1 studies the morphological characteristics and seed germination on *Mimusops balata*. The species is present in both dry forest and lowland rainforest. We observed a morphological variation in fruits and seeds depending on collection site and year, with a probably strong influence of climatic factors. At the species level, *M. balata* have recalcitrant seeds with no dormancy.

In rainforest, tropical montane cloud forests and subalpine vegetation, the chapters 2 studies the same type of characterization on a native liana in Reunion Island, *Clematis mauritiana*. There are no distinctive morphological groups for forest and subalpine environments. But, some seed morphological and physiological characteristics in subalpine vegetation raise the question of the existence of phenotypic plasticity or a morphotype. At the species level, *C. mauritiana* have dormant seeds with at least a morphological component.

In subalpine vegetation, the chapter 3 focuses on dormancy and photoblasty detection of five emblematic species. One species has no dormant seeds contrary to the four others, with potentially a physiological dormancy. Two species require light for seed germination. Gibberellic acid substitutes for light but not Smoke Water, except for a species for specific conditions.

Overall, these studies notice a still too great lack of knowledge about seed storage behavior, and more largely in seed ecology. For planting programs, these data permit to design a tool with scientific and technical data for ENDEMIEL project. This initiative aims to plant 61,000 native or endemic trees/shrubs along an altitudinal gradient (36 km – ranging from 400 to 1600 m a.s.l, crossing different habitats). These Research works highlight also the necessary to complete data about seed morphology and maturity. This leads us to propose to design a numerical fruit and seed collection/library with a database of morphological measurement.

*Using native plants is good, but using them properly is better!*

**Keywords:** *Morphological characterization, seed dormancy, photoblasty, vegetation zones, Reunion Island, tropical oceanic island*

## Résumé

---

La Terre est une planète bleue mais c'est aussi un monde vert abritant des îles tropicales reconnues pour leur biodiversité exceptionnelle mais vulnérable (e.g. face aux menaces de transformation des habitats, des invasions biologiques, du changement climatique, ...). Appartenant à un hotspot mondial de la biodiversité, La Réunion n'échappe pas aux problématiques de sauvegarde de ses espèces indigènes et endémiques, notamment avec 40% de sa surface inscrite au Patrimoine mondial de l'UNESCO. Planter massivement des espèces indigènes en restauration écologique et en revégétalisation devient ainsi un moyen pour reconquérir la biodiversité réunionnaise. Toutefois, cette volonté politique et sociétale se heurte à plusieurs verrous scientifiques et techniques tels que comment récolter, stocker, faire germer, obtenir des plants et planter ces espèces. Par ailleurs, sur le plan académique, peu de données sont disponibles sur les champs scientifiques associés à ces problématiques. En croisant les enjeux scientifiques et techniques, ce travail de thèse vise à contribuer à la caractérisation morpho-physiologique de semences d'espèces indigènes et endémiques le long de l'étagement de végétation d'une île océanique à fort gradient altitudinal.

Au sein de deux forêts de basse altitude, le chapitre 1 porte sur les caractéristiques morphologiques et la germination des graines de *Mimusops balata*, présente à la fois dans la forêt sèche et dans la forêt tropicale humide de basse altitude. Une variation morphologique des fruits et graines est observée en fonction des sites et de l'année de récolte, avec une influence probablement forte des conditions climatiques. Au niveau de l'espèce, *M. balata* présente des graines récalcitrantes sans dormance.

Au sein de la forêt tropicale humide de moyenne altitude, de montagne et la végétation subalpine, le chapitre 2 traite cette même caractérisation sur une liane indigène de La Réunion, *Clematis mauritiana*. Il n'y a pas de groupes morphologiques discriminants entre le milieu forestier et subalpin. Mais certaines caractéristiques morphologiques et physiologiques des graines de la végétation subalpine posent la question de l'existence d'une forme de plasticité phénotypique ou de l'existence potentiel d'un morphotype. Au niveau de l'espèce, une dormance avec au moins une composante morphologique est détectée.

Au sein de la végétation subalpine, le chapitre 3 se focalise sur la détection de dormance et de la photosensibilité de cinq espèces emblématiques de l'étage. Une espèce ne présente pas de dormance contrairement aux quatre autres, avec potentiellement une composante physiologique. Deux espèces ont des graines à photosensibilité positive. L'acide gibbérellique peut se substituer à la lumière mais pas l'eau fumée, sauf pour une espèce dans certaines conditions.

Globalement, ces travaux relèvent notamment un manque de connaissances encore trop important sur le comportement à la conservation des semences, et plus largement en écologie des semences. En termes de transferts de connaissances, ces données ont permis concrètement d'élaborer une partie des itinéraires techniques de production destinés au projet ENDEMIEL ambitionnant de planter plus de 61 000 arbres/arbustes indigènes et endémiques le long d'un gradient altitudinal de 36 km allant de 400 à 1600 mètres et traversant plusieurs étages de végétation. Ces travaux soulignent également l'importance de compléter les données de caractérisation morphologique et de maturité des semences, amenant à la proposition de mettre en place une carpo-séminothèque numérique contenant une base de données morphométriques.

*Vouloir utiliser des plantes indigènes, c'est bien mais bien le faire c'est mieux !*

Mots-clés : *Caractérisation morphologique, dormances, photosensibilité, étages de végétation, île de La Réunion, milieu insulaire tropical*