

Académie de La Réunion

THESE

Présentée à l'Université de La Réunion pour obtenir le grade de

DOCTEUR D'UNIVERSITE

Spécialité : Biologie des Populations et Ecologie
Ecole doctorale : Interdisciplinaire de La Réunion

DIVERSITÉ, DISTRIBUTION ET BIOGÉOGRAPHIE DES BRYOPHYTES DES COULÉES DE LAVES DU PITON DE LA FOURNAISE (LA RÉUNION)

Claudine AH-PENG

Diplômée en Recherches Technologiques

Soutenue publiquement le 12 décembre 2007 devant le Jury composé de :

Président	M. Jean-Yves Dubuisson	Professeur Université Pierre et Marie Curie (Paris 6)
Rapporteur	M. Terry Albert J. Hedderson	Professeur Université de Cape Town
Rapporteur	M. Stephan Robbert Gradstein	Professeur Université de Göttingen
Examineur	M. Vincent Boulet	Docteur Conservatoire Botanique National de Mascarin Réunion
Directeur de thèse	M. Dominique Strasberg	Professeur Université de La Réunion
Co-directeur de thèse	M. Jacques Bardat	Docteur (HDR) Muséum National d'Histoire Naturelle Paris

*... In telling their story, I've come to see the world through
moss (liverwort) – coloured glasses
There is an ancient conversation going on between mosses
and rocks, poetry to be sure ...*

d'après Kimmerer, 2003

Remerciements

Ce travail est issu d'une collaboration entre le laboratoire Peuplements végétaux et bioagresseurs en milieu tropical (UMR C_53) à l'Université de La Réunion et le département de Systématique et Evolution du Muséum National d'Histoire Naturelle (UMR CNRS_5202).

En premier lieu, mes plus vifs remerciements s'adressent à mes deux directeurs de recherche, sans qui ce travail n'aurait pas vu le jour :

Jacques Bardat, qui a su me faire confiance dès le départ à Paris en acceptant de co-encadrer ce travail de thèse ; il m'a consciencieusement suivie tout au long de ce travail et a partagé ma barque dans l'océan que représente l'étude de ces bryophytes tropicales : une aventure qui j'espère se poursuivra...

Dominique Strasberg, qui sans me connaître au départ a accepté de co-encadrer ce travail. Chemin faisant, il a su me diriger vers les orientations à prendre pour le bon déroulement de ces trois années de recherches et m'encourager en laissant une grande latitude à mes initiatives personnelles.

Je remercie les membres du jury qui ont accepté d'examiner ce travail.

Je tiens vivement à remercier Pierre Staménoff qui a réalisé la majeure partie du tri des échantillons de bryophytes pour ce travail et a développé l'outil S.I.G. BRYO, ainsi que les étudiants Fabien Ah-Peng, Joffrey Lebreton et Emilie Dangles qui ont informatisé une grande partie des données.

Merci aux collègues à l'Université de La Réunion, Blandine, Carole, Claire, Christine, Fabien, Florent, Françoise, Jacques, Johanna, Julien, Laurence pour leur bonne humeur quotidienne et encouragement qui ont permis ce travail dans les meilleures conditions et du Cirad, Carole, Claire, Erwann et Frédéric pour leur aide.

Merci à la Maison des Langues de l'Université de La Réunion de m'avoir autorisée à préparer le Diplôme Universitaire d'Anglais Professionnel et Scientifique en parallèle de mon doctorat, obtenu avec Mention Bien en 2006 ; ainsi qu'au bureau de l'Ecole doctorale qui a su répondre à mes questions administratives efficacement.

Je remercie les différents acteurs de la Conservation de la Nature de La Réunion, par l'intermédiaire de Julien Triolo (Office National des Forêts), Vincent Boulet, Jean Hivert, Stéphane Baret et Frédéric Picot (Conservatoire Botanique de Mascarin), Lucien Tron (anciennement Mission Parc National des Hauts) pour leur appui et intérêt dans mes recherches.

Mes remerciements s'adressent également aux collègues du Muséum National d'Histoire Naturelle, Amandine, Sébastien, Alain, Marie, Sandrine, Denis, Drin à Bordeaux, Julie à Rennes qui ont également encouragé ces recherches malgré la distance.

Nombreux sont les bryologues qui à travers le monde m'ont apporté leur soutien, aide et encouragements dans mes travaux (expertise, conseils), ainsi mes remerciements s'adressent à tout ceux qui ont suivi de près ou de loin ce travail de thèse, Min Chuah-Petiot (Kenya), Terry Hedderson et Sarie Perold (Afrique du Sud), Robert Gradstein, Jan-Peter Frahm, Michael Kessler et Elena Reiner-Drehwald (Allemagne), Len Ellis, Angela Newton, Brian O'Shea, Martin Wigginton et Joanna Wilbraham (Angleterre), Ida Bruggeman-Nannenga (Pays-Bas), Catherine La Farge (Canada), Herman Stieperaere (Belgique), Tamás Pócs (Hongrie), Yong Kien Thai et Low (Malaisie), Steven Goodman (Madagascar), Ibrahim Yahaha (Comores), Alain Unterheiner (France).

Je tiens particulièrement à remercier ma famille, mes amis qui ont été patients et compréhensifs tout au long de ces dernières années ; und Danggä dir min Liebä, du hesch so viel gemacht für mich!

Pour le soutien financier qui a permis l'aboutissement de ce travail de doctorat, je voudrais remercier :

- Le Ministère Français de la Recherche pour m'avoir gratifié d'une allocation nationale de recherche
- Le laboratoire Peuplements Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical (UMR C_53) pour avoir pris en charge mes frais de recherche et de conférence à l'étranger, via des fonds de la Région Réunion
- Le programme SYNTHESYS (« *SYNTHESYS enables researchers based in Europe to access the Earth and life science collections* ») pour avoir financé totalement ma mission d'un

mois au Jardin Botanique National de Belgique à Meise en novembre 2006 (BE-TAF Project n° 2475)

- Le programme DAAD (Deutscher Akademischer Austauschdienst) pour le financement de mon séjour d'un mois à l'Institut de Botanique Systématique à Göttingen en Allemagne en juin 2007 (n° A/07/70059)
- Le Groupement de Recherches Interdisciplinaires (GDRI) Afrique du Sud - France pour avoir pris en charge les frais de transport pour participer au workshop « Dynamique de la Biodiversité dans les écosystèmes en Afrique australe »
- L'Association Internationale de Bryologie (IAB) pour m'avoir attribuée une bourse de voyage afin de participer à la conférence mondiale de bryologie tenue à Kuala Lumpur (Malaysia) en juillet 2007

Sommaire

Chapitre I : Introduction générale

1. Les bryophytes : premières plantes à coloniser les terres.....	3
2. Caractéristiques biologiques des bryophytes : groupe original.....	5
3. Les bryophytes et leurs rôles dans les écosystèmes forestiers tropicaux.....	8
4. Contexte géographique de l'étude : caractéristiques géologiques, climatiques et écologiques de La Réunion	11
5. La Réunion : <i>hot spot</i> de biodiversité.....	15
6. Les enjeux pour la conservation.....	17
7. Problématique, objectifs et plan de la thèse.....	19
8. Références bibliographiques.....	22

Chapitre II : Diversité des bryophytes de l'île de La Réunion : collecte, analyse et organisation des connaissances

Aspects : Bibliographie, taxonomie, biodiversité

1. Premier historique des travaux de recherche en bryologie sur l'île.....	31
2. <i>Check list</i> des bryophytes de La Réunion.....	39
Article 1 : Ah-Peng <i>et al.</i> 2005. Check list of the bryophytes of Réunion Island (France). <i>Tropical Bryology</i> 26: 89-118.	
3. Additions à la bryoflore réunionnaise.....	73
3.1. A partir de spécimens d'herbier.....	73
Article 2 : Ah-Peng <i>et al.</i> (sous presse). Additions to the bryoflora of Réunion Island 2: Anthocerotopsida, Marchantiopsida and Jungermanniopsida from the herbarium of the National Botanic Garden of Belgium. <i>Journal of Bryology</i> .	
3.2. A partir d'inventaires floristiques.....	91
Article 3 : Ah-Peng <i>et al.</i> 2005. Additions to the bryoflora of Réunion Island (France). <i>Lindbergia</i> 30: 43-45.	
Article 4 : Ah-Peng <i>et al.</i> (soumis). Un nouveau genre d'hépatique (Bryophytes, Hepaticopsida) découvert à La Réunion : <i>Leptolejeunea</i> (Spruce) Schiffn. (Lejeuneaceae).	
3.3. Nouvelle espèce pour la Science de bryophyte découverte à La Réunion.....	102
4. Index commenté des bryophytes : référence taxonomique et nomenclaturale.....	103
5. Diversité, endémicité et distribution des bryophytes à La Réunion : synthèse.....	105
Article 5 : Ah-Peng <i>et al.</i> (soumis). Diversité, endémicité et distribution des bryophytes à La Réunion.	
6. Références bibliographiques.....	143

Chapitre III : Matériels, méthodes et stratégie d'échantillonnage sur les coulées volcaniques

1. Localisation de l'aire et des sites d'étude	149
1.1. Aire d'étude : L'Enclos Fouqué et Le Grand Brûlé.....	149
1.2. Les sites d'étude.....	150
1.2.1. Coulée 2004 : Eruption du 13 août 2004.....	151
1.2.2. Coulée 2002 : Eruption du 16 novembre 2002.....	152
1.2.3. Coulée 1998 : Eruption du 9 mars 1998.....	153
1.2.4. Coulée 1986 : Eruption du 17 mars 1986.....	154
1.2.5. Coulée 1899.....	155
1.2.6. Coulée 1700.....	156
2. Stratégie d'échantillonnage et protocole de récolte des échantillons	159
2.1. Les relevés	161
2.2. Echantillonnage.....	164
2.2.1. Succession des bryophytes sur les coulées de lave.....	164
2.2.2. Etude de la diversité des bryophytes le long d'un gradient altitudinal sur la coulée 1986.....	164
3. L'identification des spécimens.....	166
4. Références bibliographiques.....	173

Chapitre IV : Colonisation et succession des bryophytes des coulées de lave du Piton de la Fournaise

Aspect : Ecologie des communautés le long d'un gradient spatio-temporel

1. Succession des bryophytes, ptéridophytes et angiospermes le long d'une chronoséquence de coulées de lave.....	179
Article 6 : Ah-Peng <i>et al.</i> (en préparation). Succession of bryophytes, pteridophytes and angiosperms along a chronosequence of lava flows: general temporal pattern?	
2. Succession des bryophytes en fonction de leurs microhabitats le long d'une chronoséquence de coulées de lave.....	194
Article 7 : Ah-Peng <i>et al.</i> (en préparation). Successional patterns of bryophytes in microhabitats along a chronosequence of lava flows (Piton de la Fournaise, Réunion).	
3. Caractérisation des groupements bryophytiques des coulées de laves de basse altitude du Piton de la Fournaise (La Réunion) Approche floristique, écologique et dynamique.....	228
Article 8 : Bardat J. & Ah-Peng C. (en préparation). Caractérisation des groupements bryophytiques des coulées de lave de basse altitude du Piton de la Fournaise (La Réunion). Approche floristique, écologique et dynamique.	

Chapitre V : Diversité et distribution des bryophytes le long d'un gradient altitudinal

Aspect : *Ecologie des communautés le long d'un gradient altitudinal*

Article 9 : Ah-Peng *et al.* 2007. Bryophyte diversity and distribution along an altitudinal gradient on a lava flow in La Réunion. *Diversity and Distribution* 13: 654-662.

Chapitre VI : Biogéographie des bryophytes des coulées de lave

Aspect : *Biogéographie*

1. Biogéographie des bryophytes des coulées de lave du Piton de la Fournaise : résultats préliminaires.....273
Article 10 : Ah-Peng *et al.* (soumis). Phytogeography of bryophytes on the Piton de la Fournaise volcano (Réunion Isl., France): preliminary results.
2. Origine de la bryoflore d'une île océanique : biogéographie et stratégies de vie des espèces.....284
Article 11 : Ah-Peng *et al.* (en préparation). Origin of the flora of an oceanic island: phytogeography and life strategies of bryophytes.

Chapitre VII : Conclusions et perspectives de recherche

1. Biodiversité à l'échelle locale (alpha-diversité).....327
2. Gradients spatio-temporel et altitudinal sur les coulées de lave.....329
3. Perspectives de recherche333
4. Références bibliographiques.....337

Annexes

- Annexe A : Liste des récolteurs de bryophytes à La Réunion.....343
- Annexe B : Utilisation d'un arbre indigène pionnier comme indicateur de l'âge des coulées...347
- Annexe C : Clés d'identification d'hépatiques.....353
- Annexe D : Tableaux des relevés phytosociologiques.....361
- Annexe E : Distribution des bryophytes le long d'un gradient altitudinal. Est-ce que les patrons généraux sont également pertinents pour les espèces pionnières ?.....401
- Article 12** : Descamps-Julien *et al.* (en préparation). Bryophyte species distribution along a tropical elevational gradient: are general patterns relevant for pioneer species?

Liste des Figures

Figure 1 : Arbre phylogénétique simplifié montrant l'étendue stratigraphique minimale de groupes de plantes sélectionnés basé sur des macrofossiles (barres grisées) et leur étendue minimale supposée (ligne fine). Illustrés en marge de l'échelle de temps l'apparition des caractéristiques importantes pour les plantes terrestres (depuis le bas) : tétrade de spores, cuticule, simple spore trilete, macrofossiles et stomates, d'après Kenrick & Crane (1997). L'encadré vert représente les trois classes de bryophytes.	4
Figure 2 : Cycle de vie haplodiplophasique des bryophytes d'après Augier (1966) modifié par Bardat 2007	5
Figure 3 : Situation géographique de l'archipel des Mascareignes	11
Figure 4 : Localisation des massifs volcaniques (d'après Peltier 2007)	12
Figure 5 : (A) Photographie (crédit OPVF) présentant la localisation des cratères sommitaux et la limite des caldeiras en rouge (B) Localisation des principales structures du Piton de la Fournaise (Fond de carte : synthèse géologique Bachèlery & Mairine (1990), figure issue de Peltier (2007))	13
Figure 6 : Carte de la végétation indigène actuelle de l'île de La Réunion (Strasberg <i>et al.</i> 2005)	16
Figure 7 : Régions les plus riches au monde en bryophytes (World Conservation Monitoring Centre 1992), ajout de l'Amérique centrale et du Sud (région tropicale) avec des données récentes (Gradstein <i>et al.</i> 2001a)	17
Figure 8 : Distribution des échantillons anciens et récents de bryophytes dans 4 herbiers majeurs pour la bryoflore réunionnaise.	36
Figure 9 : Photo du spécimen type <i>Fissidens ah-pengae</i> , gamétophyte humide	102
Figure 10 : Etagement de la végétation à La Réunion (Rivals 1952 ; Cadet 1980 ; Dupouey & Cadet 1986)	110
Figure 11 : Distribution des espèces de mousses en fonction de la famille	112
Figure 12 : Distribution des espèces d'hépatiques et d'anthocérotes en fonction de la famille	113
Figure 13 : Nombres d'espèces d'hépatiques en fonction des genres de la famille des Lejeuneaceae, chaque (*) représente une espèce endémique pour le genre	114
Figure 14 : Distribution des espèces endémiques par genre, et du nombre total d'espèces pour chaque genre ; (X) signale les genres qui comptent une seule espèce qui est endémique de l'île	116
Figure 15 : Carte de distribution des spécimens de bryophytes récoltés à La Réunion, maille de 1 x 1 km (Données issues des herbiers : BR, EGR, PC, REU, S)	119
Figure 16 : Carte de richesse spécifique de la distribution des spécimens de bryophytes endémiques de La Réunion (Données issues des herbiers : BR, EGR, PC, REU, S)	121
Figure 17 : Dendrogrammes réalisés à partir de deux matrices de dissimilarité, basée sur l'indice de Jaccard, à partir de données de présence/absence (1) de mousses et (2) d'hépatiques et anthocérotes sur les territoires étudiés : MAU : Maurice, REU : Réunion, MAD : Madagascar, TAN : Tanzanie, ROD : Rodrigue	126
Figure 18 : Recensement des éruptions au Piton de la Fournaise entre 1640 et 2005 (Villeneuve & Bachèlery 2006)	150
Figure 19 : Coulée de lave de 2004 dans l'Enclos Fouqué : (a) Représentation cartographique de la coulée 2004, (b) Vue de la coulée 2004, (c) Lave pahoehoe	151
Figure 20 : Coulée 2002 : (a) Représentation cartographique de la coulée 2002, (b) Vue de la coulée, (c) Petits gamétophytes de mousses sur paroi verticale de blocs de lave (d) Points blancs des premières populations lichéniques	152

Figure 21 : Coulée 1998 (a) Représentation cartographique de la coulée 1998, (b) Vue de la coulée, (c) Présence de la fougère <i>Nephrolepis abrupta</i> (Bory) Mett. dans les fissures des blocs de lave	153
Figure 22 : Coulée 1986 : (a) Représentation cartographique de la coulée 1986, (b) Vue de la coulée, recouvrement lichénique total des blocs de basalte	154
Figure 23 : Coulée 1899 (a) Représentation cartographique de la coulée 1899, (b) Vue de la coulée, (c) Fourrés denses de la fougère <i>Dicranopteris linearis</i> (Burm.f) Underw. d'où émergent <i>Agarista salicifolia</i> (Comm.ex Lam) G. Don	155
Figure 24 : Coulée 1700 : (a) Représentation cartographique de la coulée 1700, (b) Vue du sous-bois d'un kipuka, (c) Vue de la coulée, (crédit photographique : Bardat)	157
Figure 25 : Site d'étude (a) chronoséquence de 6 coulées de lave, (b) schéma du protocole d'échantillonnage	160
Figure 26 : Schéma du protocole de terrain pour le gradient altitudinal sur la coulée hors enclos de 1986	160
Figure 27 : Nombre de compartiments observés occupés et nombre d'échantillons récoltés de bryophytes selon un gradient de laves (~ 504 ans)	162
Figure 28 : Méthodologie du pliage des pochettes d'herbier de bryophytes	165
Figure 29 : Séquence d'identification des mousses, <i>Campylopus aureonitens</i> (Müll.Hal) A. Jaeger	168
Figure 30 : Séquence d'identification des hépatiques à feuille, <i>Acrolejeunea emergens</i> (Mitt.) Steph. et à thalle, <i>Metzgeria furcata</i> (L.) Dumort	169
Figure 31 : Séquence d'identification des anthocérotes, <i>Dendroceros borbonicus</i> Steph. (Crédit photographique : Ah-Peng et Bardat)	170
Figure 32 : Average species richness of hornwort, liverwort, moss, pteridophyte and angiosperm along the chronosequence (1-, 7-, 19-, 106-, and 305 years old). Liverwort average species richness dominates the diversity.	185
Figure 33 : Graphical results of the Mantel test; bryo : bryophytes, angio : angiosperms, pterido : pteridophytes	186
Figure 34 : Gain and loss of liverworts, mosses, pteridophytes and angiosperms species along the chronosequence (~304 years)	188
Figure 35 : Rate of percent turnover (filled symbols) and species richness (open symbols) for liverworts, mosses, pteridophytes and angiosperms along the primary succession on lava flows of Piton de la Fournaise volcano (~304 years).	189
Figure 36 : Location of the study site: (a) The Mascarenes archipelago (b) Map of La Réunion (c) The Enclos Fouqué and the chronosequence of six lava flows (d) Sampling methodology per lava flow	198
Figure 37 : Bryophyte species richness (H : hornworts; M : mosses; L : liverworts) and number of microhabitats (black squares) along a chronosequence of lava flows	202
Figure 38 : Rarefaction curves of bryophytes plot in early (crosses), intermediate (open triangles) and forest (filled triangles) stages along a chronosequence of lava flows (average number of species as a function of number of individuals pooled)	203
Figure 39 : Changes of total species richness in different microhabitats along a chronosequence of lava flows	205
Figure 40 : Changes of mean bryophyte species per microplot (50 cm ²) in the different microhabitats along the chronosequence	206
Figure 41 : Family distribution in the mineral, organic and vegetal compartment for mosses (a), (c), (e) and for liverworts (b), (d), (f) along the chronosequence of lava flows	207

Figure 42 : Principal components analysis in the early stage of succession along the lava flows, numbers represents samples and table of the components loadings of the PCA considering the early stage (2002, 1998 and 1986)	210
Figure 43 : Principal components analysis in the intermediate stage of succession along the lava flows and table of the components loadings in the intermediate stage (1899)	211
Figure 44 : Principal components analysis in the forest stage of succession along the lava flows	213
Figure 45 : Patrons de distribution de la richesse spécifique suivant un gradient altitudinal (a) La relation unimodale avec un pic de richesse spécifique à une altitude intermédiaire est basée sur un modèle géométrique de distribution des gammes altitudinales des espèces (Colwell & Lees 2000) (b) La loi de Rapoport statue sur une diminution de la richesse spécifique avec l'augmentation de l'altitude (Stevens 1992) (Figure issue de Des-camps-Julien B, Ah-Peng C. & Strasberg D., Projet Bryolat, IFB 2007)	259
Figure 46 : Location of the study sites in the Enclos Fouqué, on the slopes of the Piton de la Fournaise volcano	277
Figure 47 : Chronosequence of the studied lava flows of the Piton de la Fournaise volcano	278
Figure 48 : Phytogeographical patterns of bryophytes on lava flows	280
Figure 49 : Phytogeographical distribution of the bryophytes on lava flows of the Piton de la Fournaise volcano.	291
Figure 50 : Boxplot of the results of the ACM + represents only one species that fills the character, the last table represents the frequency of relevés	294
Figure 51 : Distribution of liverworts and mosses according to their spore diameter and their phytogeographical distribution along the chronosequence of 6 lava flows (304 yrs).	296
Figure 52 : Distribution of liverworts and mosses by (a) breeding systems (b) mean spore size (c) life forms (d) Phytogeographical elements for species occurring more than 4 times along the chronosequence (1-304 yrs).	297
Figure 53 : Images et localisation de l'éruption majeure de mai-avril 2007, qui a détruite les placettes d'étude (1899 et 1700)	332
Figure 54 : Linear regression between diameter and date of lava flow.	349
Figure 55 : Piton de la Fournaise, drawn by Bory de St-Vincent in 1801 during his expedition in the island	350

Liste des Tableaux

Tableau 1 : Bryophytes rapportées des voyages des naturalistes à La Réunion (Bescherelle 1880). Données de localisation des herbiers à PC, Muséum National d'Histoire Naturelle, A. Allard (com. pers.)	32
Tableau 2 : Comparaison géographique entre les trois îles principales de l'archipel des Mascareignes ; l'âge indiqué correspond à la datation des roches les plus anciennes de ces îles (Montaggioni & Nativel 1988)	109
Tableau 3 : Liste des bryophytes endémiques de La Réunion (H : Hépatiques, M : Musci)	118
Tableau 4 : Comparatif de la diversité bryophytique pour la Réunion, Hawaï, l'Afrique subsaharienne et l'Amérique tropicale ; (espèces = taxon + taxon infraspécifique)	123
Tableau 5 : Diversité des bryophytes à La Réunion, Maurice, Rodrigue, Madagascar et Tanzanie (Les données de MAU, ROD, TAN et MAD sont issues de O'Shea 2006 et Wigginton 2004)	124
Tableau 6 : Bilan hydrique annuel de la zone de l'Enclos Fouqué (Barcelo 1996)	149
Tableau 7 : Localisation des placettes le long de la chronoséquence (NA : données non disponibles), A1, B1, C1 et D1 représentent les placettes du gradient altitudinal	158
Tableau 8 : Liste des microhabitats pour chaque compartiment écologique prélevé et répartition de la fréquence d'occupation de ces microhabitats par les bryophytes	163
Tableau 9 : Références disponibles pour l'identification de taxons difficiles ; les versions définitives de clés de Bardat seront intégrées dans la future flore des hépatiques de La Réunion, les clés provisoires ont ici été utilisées et testées sur du matériel frais (Annexe C)	171
Tableau 10 : Les coefficients d'abondance-dominance (CAD) et l'échelle d'estimation de recouvrement des bryophytes avec le pourcentage de recouvrement et le pourcentage de recouvrement moyen. La fonction <code>vegtrans ()</code> du package <code>labdsv</code> sous R a été utilisée pour convertir les données de classe en données quantitatives de pourcentage de recouvrement moyen	171
Tableau 11 : Total species number per land plants group	184
Tableau 12 : Similarity indices and shared species of bryophytes, pteridophytes and angiosperms between lava flows.	187
Tableau 13 : Results of ANOVA on bryophytes species diversity per 2 X 2 m plot relative to age of lava flow, ecological compartment (mineral, organic and vegetal), and microhabitats (7 mineral, 1 organic, 15 vegetal)	203
Tableau 14 : Jaccard similarity indices for bryophyte species composition among the 23 microhabitats along the chronosequence of lava flows	212
Tableau 15 : Typologie des microhabitats	233
Tableau 16 : Liste des unités élémentaires individualisées	235
Tableau 17 : Profils de types biologiques des groupements corticoles de la coulée 1899, nb : nombre d'espèces	248
Tableau 18 : Hypothèse de dynamique des groupements corticoles dans les kipukas	249
Tableau 19 : Profils de types biologiques des groupements corticoles de la coulée 1700, nb=nombre d'espèces	249
Tableau 20 : Profils de types biologiques des groupements humicoles et saprolignicoles de la coulée 1700	250
Tableau 21 : Overall bryophyte richness along 6 lava flows of the Piton de la Fournaise volcan	290

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1. Les bryophytes : premières plantes à coloniser les terres

L'origine des plantes terrestres estimée entre 480 et 360 millions d'années constitue un événement important de l'histoire de la vie et lourd de conséquences pour l'évolution des organismes terrestres et de l'environnement global (Kenrick & Crane 1997). Identifier les premières branches de l'arbre de la vie est à l'origine de nombreuses recherches depuis une vingtaine d'années. Il est désormais accepté que des plantes possédant les caractéristiques des bryophytes actuelles étaient les premières plantes terrestres après les algues vertes (Kenrick & Crane 1997). Les bryophytes représentent des organismes clés pour la compréhension des adaptations des plantes aquatiques de la lignée au milieu terrestre et en particulier au milieu aérien (Niklas 1997). Elles permettent aussi de poser le problème de l'évolution et de la diversification des principales lignées de plantes terrestres (Hedderon *et al.* 1996). A l'heure actuelle, plusieurs questions restent encore sans réponse, parmi celles-ci : quel groupe parmi les bryophytes a été le premier à diverger et à se diversifier dans les écosystèmes terrestres ? Quel est le groupe de bryophytes le plus proche des plantes vasculaires ? Au sein des embryophytes ou plantes terrestres peut-on réellement comparer, expliquer les taux d'évolution relatif entre les 4 grands clades que sont les hépatiques, anthocérotes, mousses et plantes vasculaires ?

Des études moléculaires de ces trois classes de bryophytes ont montré que les hépatiques (Marchantiopsida), anthocérotes (Anthocerotopsida) et mousses (Bryopsida) sont considérées chacune comme monophylétiques (Figure 1). Mais les relations phylogénétiques entre les bryophytes et leurs supposés ancêtres les algues vertes et descendants les plantes vasculaires (Pryer *et al.* 2002) n'ont pas été encore résolues de manière convaincante (Groth-Malonek & Knoop 2005). Les années futures verront probablement se distinguer quelle a été la chronologie de la diversification de ces premières plantes terrestres qui a peut être eu lieu dans une période de temps courte ce qui expliquerait que les nœuds des arbres phylogénétiques obtenus jusqu'ici sont reliés par de petites branches (Groth-Malonek & Knoop 2005).

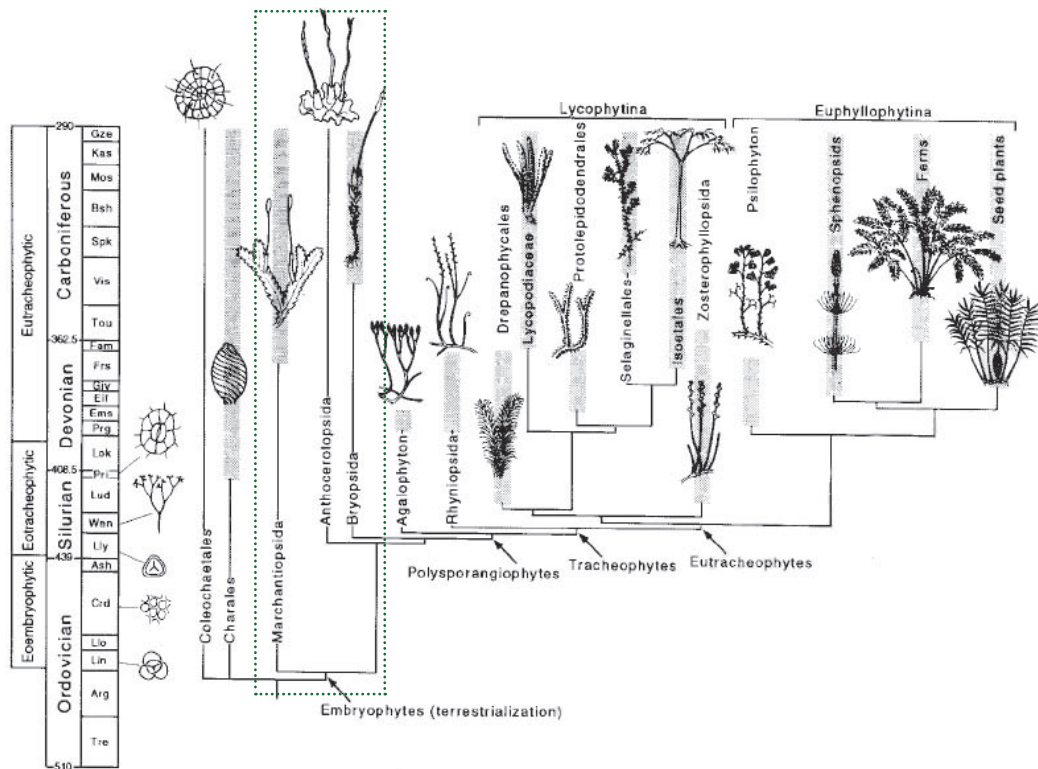


Figure 1 : Arbre phylogénétique simplifié montrant l'étendue stratigraphique minimale de groupes de plantes sélectionnés basé sur des macrofossiles (barres grisées) et leur étendue minimale supposée (ligne fine). Illustrés en marge de l'échelle de temps l'apparition des caractéristiques importantes pour les plantes terrestres (depuis le bas) : tétrade de spores, cuticule, simple spore trilete, macrofossiles et stomates, d'après Kenrick & Crane (1997). L'encadré vert représente les trois classes de bryophytes.

Les bryophytes – mousses (classe Musci), hépatiques (classe Hepaticae) et anthocérotes (classe Anthocerotae) – sont parfois qualifiées de « fossiles vivants », du fait qu'elles soient très similaires aux plus vieux fossiles connus de bryophytes retrouvées jusqu'ici (Gradstein *et al.* 2001a), mais il est à préciser que ces espèces sont bien actuelles et souvent en cours de diversification. Ces trois groupes de bryophytes constituent trois clades dont l'histoire évolutive remonte à plus de 400 millions d'années d'évolution. On peut s'interroger sur les caractéristiques biologiques de ces végétaux qui présentent très peu de variabilité au plan morphologique depuis des millions d'années.

2. Caractéristiques biologiques des bryophytes : groupe original

L'embranchement *sensu lato* des bryophytes actuelles comprend en grande majorité des végétaux chlorophylliens (excepté le genre *Cryptothallus*). Organismes de petite taille, les bryophytes ne possèdent ni racine, ni réel vaisseau conducteur. Ce sont des organismes généralement photo-autotrophes, colonisant la plupart des milieux terrestres et aquatiques à l'exception du milieu marin. Il existe toutefois quelques espèces occupant des biotopes saumâtres à salinité réduite (*Riella helicophylla* Bory & Mont. et *Henediella heimii* (Hedw.) R.H.Zander) ou soumis à des embruns (*Schistidium maritimum* (Turner ex Scott, Robert) Bruch & Schimp.).

Chez les plantes terrestres les cycles de vie sont caractérisés par une alternance de la phase sexuelle (gamétophyte haploïde, n) et de la phase asexuelle (sporophyte diploïde, $2n$). Chez les bryophytes (Figure 2), la phase haploïde représente la phase dominante du cycle de vie des bryophytes avec un sporophyte de courte durée de vie et souvent considéré comme hémiparasite du gamétophyte. Par contraste avec les trachéophytes où le sporophyte ($2n$) constitue la phase dominante.

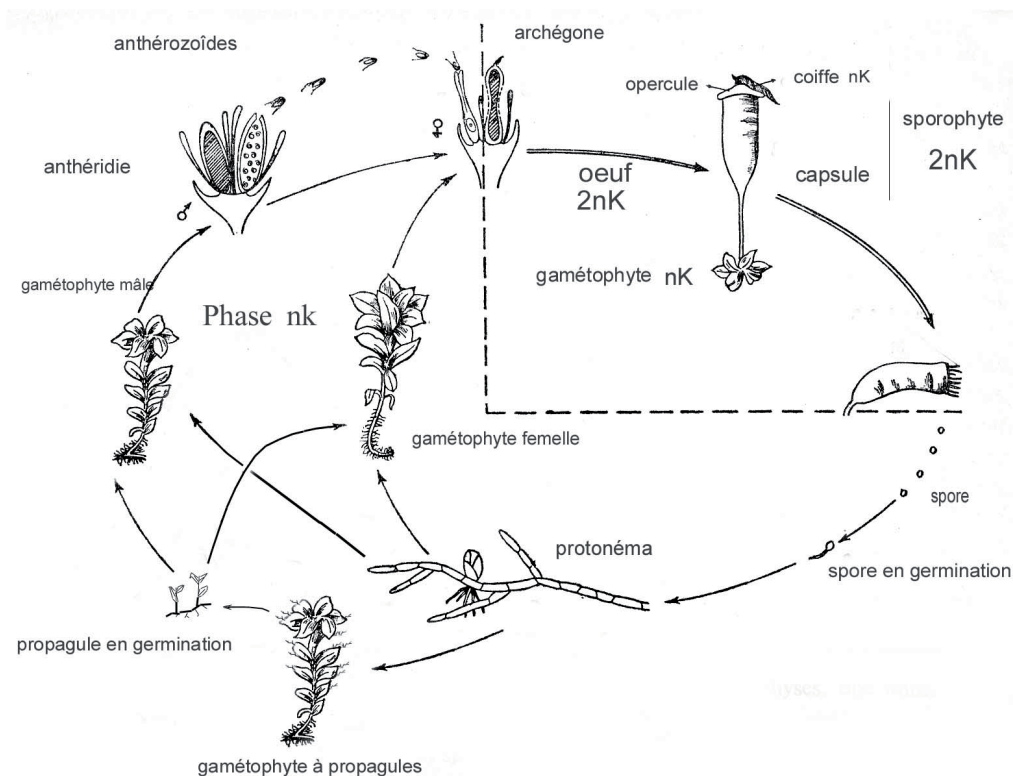


Figure 2 : Cycle de vie haplodiplophasique des bryophytes d'après Augier (1966) modifié par Bardat 2007

Les bryophytes possèdent également la capacité de se multiplier abondamment par voie végétative par des fragments ou des propagules spécialisées.

Les bryophytes se distinguent des algues par le développement d'un embryon à l'intérieur d'un organe multicellulaire, et partagent avec les plantes vasculaires le recouvrement de sporopollénine¹ sur les spores ainsi que la présence de flavonoïdes.

Leur petite taille s'explique par l'absence de lignine et de tissus conducteurs développés (Héban 1977) ; certaines d'entre elles ont plus ou moins développé un système de transport par capillarité par des cellules appelées hydroïdes (rôle affiné² du xylème) et leptoïdes (rôle affiné du phloème). Les rhizoïdes ont pour principal rôle de fixer la plante mais n'ont pas pour fonction de transférer des liquides, de ce fait les bryophytes dont les feuilles sont composées principalement d'une couche unicellulaire et ne possédant pas de cuticule reçoivent leurs nutriments des précipitations, poussières et du sol par capillarité, et de l'eau pour les mousses aquatiques.

De par ces caractéristiques, les bryophytes ont ainsi été utilisées comme bioindicateurs des milieux aquatiques (voir synthèse Ah-Peng & Rausch de Trautenberg (2005)) et des milieux terrestres (Gombert *et al.* 2004; Leblond *et al.* 2004) pour les polluants micro-organiques et métalliques. L'absence de racines les préserve (limite sans les exclure) de l'influence de leur substrat d'accueil et leur permet de refléter surtout la qualité de l'environnement extérieur (milieu aquatique ou atmosphérique) en établissant un échange direct entre les feuilles et l'eau ; de même l'absence de système vasculaire limite les transferts internes des polluants dans l'organisme. De plus, elles résistent à de fortes concentrations en métaux et à des pollutions importantes, accumulent très rapidement un grand nombre de micropolluants et se décontament (pour les métaux) en quelques semaines à quelques mois ce qui permet la détection de pollutions accidentelles (Say *et al.* 1981).

Parmi les stratégies de vie communes entre les bryophytes, la résistance à la dessiccation (Bewley 1979; Oliver *et al.* 2000a; Oliver *et al.* 2000b; Proctor 2000; Proctor 2001; Proctor & Tuba 2002; Wood 2007; Proctor *et al.* 2007 in press) représente une adaptation majeure aux conditions de vie des milieux terrestres (Proctor 2000). Comme les bryophytes ne possèdent pas de cuticule,

¹ polymère naturel constituant principal de l'exine des pollens et enveloppe des spores dont la composition est encore mal connue. Ce composé permet une plus grande résistance à la chaleur, à la pression, au froid et à la plupart des attaques chimiques des spores.

² qui présente des affinités avec d'autres objets ou organes sans en posséder les propriétés intrinsèques complètes

lorsque le milieu se dessèche, elles perdent rapidement leur eau en compensant par le cytoplasme de leur cellule qui est résistant à la dessiccation. Ainsi la plupart des bryophytes peuvent suspendre leur métabolisme en absence d'eau pendant de longues périodes de déshydratation et de le réactiver quand les temps sont favorables (reviviscence) : ce sont des organismes dits poïkilohydriques.

3. Les bryophytes et leurs rôles dans les écosystèmes forestiers tropicaux

Les bryophytes représentent entre 15 000 (Gradstein *et al.* 2001a) et 25 000 espèces (Crum 2001) dans le monde et constituent ainsi le deuxième phylum végétal après les plantes à fleurs (Mishler 2001).

Les bryophytes sont présentes dans l'ensemble des régions du globe, de l'équateur aux terres arctiques et du littoral aux systèmes montagneux. Du fait de leur taille réduite, de leur capacité à occuper et à exploiter d'innombrables microsites, et à se disperser par les vents, les aires de répartition des bryophytes sont beaucoup plus larges que celle des angiospermes. De plus, elles offrent une très bonne pertinence à moyenne échelle pour rendre compte des conditions édaphiques et climatiques locales, et sont aussi plus sensibles que les végétaux supérieurs pour réagir à de faibles variations des caractéristiques stationnelles.

Les bryophytes sont suffisamment spécialisées pour investir, en fonction des groupes écologiques auxquelles elles appartiennent, des biotopes très différents. Beaucoup d'espèces sont inféodées à des milieux et à des compartiments écologiques particuliers (Bates 2000). En fonction des stades de colonisation elles peuvent y jouer le rôle d'espèces pionnières, post-pionnières, nomades ou climaciques (During 1992). Elles sont donc de bons indicateurs de l'évolution intrinsèque des écosystèmes, ce qui a été mis en évidence en milieu tempéré pour les bryophytes corticoles (Bardat & Aubert 2007).

Leur rôle dans les écosystèmes est extrêmement variable. Celui-ci est lié essentiellement à l'importance de la biomasse relative des bryophytes dans les écosystèmes. Cette dernière peut être extrêmement faible dans les milieux ouverts et secs *a contrario* très significative dans les milieux humides. Dans des études le long de gradients altitudinaux Frahm (1990) au Mont Kinabalu rapporte que la biomasse en bryophytes est équivalente à 10- 12 g.m⁻² pour chaque tronc à une altitude allant jusqu'à 1000 m, celle-ci augmente dans les zones de montagne à 140 g.m⁻² au Pérou et 400 g.m⁻² à Bornéo. Ces différences de biomasse entre localités reflètent l'importance des facteurs régionaux (Longton 1992).

Dans les milieux forestiers tropicaux, en plus de représenter une biomasse conséquente, les

bryophytes jouent un rôle important dans la circulation de l'eau et des éléments nutritifs dissous, particulièrement dans leur capacité de rétention et de stockage (Pócs 1982). Cet auteur (1980) a mesuré que la biomasse épiphytique (bryophyte, lichens et ptéridophytes) peut atteindre, à 2120 m, 14 t.ha⁻¹ et absorber jusqu'à 50 000 l d'eau après une précipitation pour l'évaporer lentement dans l'environnement des forêts de montagne.

Le rôle de la végétation épiphytique dans la rétention des précipitations est primordial car cette végétation régule le climat local et absorbe les changements climatiques brusques. Chang *et al.* (2002) ont montré que dans des forêts de montagne à Taiwan, les bryophytes ont une excellente capacité à capturer les gouttelettes de brouillard et qu'en fonction des espèces étudiées, elles étaient capables d'absorber 0.23 à 1.28 g H₂O.g poids sec⁻¹.h⁻¹.

La végétation épiphytique permet également de réguler les apports d'eau par des apports continus dans les rivières en période hivernale et sèche et évite ainsi l'érosion des sols et des glissements de terrain que provoqueraient les inondations liées à la disparition de ce réservoir d'eau (Pócs 1980). Les manchons bryophytiques (« moss balls »), servent également de pépinière aux graines de plantes vasculaires comme les Orchidaceae et spores d'Hymenophyllaceae observés dans les forêts réunionnaises, et abrite également une faune (mésos et microfaune) encore méconnue qui se trouve protégée des prédateurs et de la déshydratation lors de la saison sèche.

Dans les zones tropicales, du fait de la grande diversité des espèces végétales, les bryophytes, en raison de leur confinement ont été moins bien inventoriées que les plantes vasculaires. Le nombre de spécialistes est réduit et la bibliographie offre encore de multiples lacunes (Frahm, 2003). Pourtant les bryophytes en terme du fonctionnement des écosystèmes, de biomasse et de diversité représentent un compartiment majeur dans les écosystèmes tropicaux (Pócs 1980; Veneklaas *et al.* 1990; Coxson 1991; Hofstede *et al.* 1993; Wolf 1993a; Kürschner & Parolly 1998; Müller & Frahm 1998; Kürschner *et al.* 1999).

La plupart des travaux relatifs aux zones tropicales concernent les forêts de montagne principalement le compartiment bryologique épiphyte : en Amérique centrale et du Sud au Pérou (Frahm 1987; Frey 1987), en Guyane (Florschütz de Waard & Bekker 1987; Cornelissen & Ter Steege 1989; Cornelissen & Gradstein 1990), au Brésil (Porto 1992a, 1992b), en Colombie (Wolf

1993a, 1993b, 1994), au Costa Rica (Sillet *et al.* 1995; Gradstein *et al.* 2001b; Holz 2003), en Bolivie (Acebey *et al.* 2003), en Afrique (Pócs 1980; Pócs & Szabó 1993; Frahm 1994; Frey *et al.* 1995; Kürschner 1995).

Plus récemment, des études ont été menées en Nouvelle – Zélande dans les forêts tempérées de *Nothofagus* pour les bryophytes terricoles (Pfeiffer 2003), et au Chili pour ce même compartiment dans les forêts de montagne dominées par les genres *Araucaria*, *Podocarpus*, *Nothofagus* et *Weinmannia* (Schaumann 2005).

Le compartiment épiphyllé a fait également l'objet d'études mais moins nombreuses que le compartiment épiphytique (Pócs 1978; Lücking 1995, 1997; Zartman 2003; Wanek & Portl 2005; Zartman & Nascimento 2006; Alvarenga & Porto 2007) principalement dans les forêts de montagne où l'occurrence et la fréquence des bryophytes épiphyllés est plus élevée (Richards 1984).

L'humidité permanente et à saturation spécifique des montagnes tropicales ainsi que les oscillations journalières de températures semblent être les principaux facteurs environnementaux à l'origine des grandes différences entre la structure et la composition des forêts de montagne et de basse altitude (Grubb *et al.* 1963; Grubb & Whitmore 1966).

Par comparaison aux travaux menés sur les forêts de montagne, les forêts de basse altitude restent moins étudiées : (Richards 1954; Cornelissen & Gradstein 1990; Gradstein *et al.* 1990; Frey & Kürschner 1991; Frey & Kürschner 1991; Porto 1992b; Wolf 1993c; Frey *et al.* 1995; Freiberg & Freiberg 2000; Wanek & Portl 2005; Gradstein 2006).

4. Contexte géographique de l'étude : caractéristiques géologiques, climatiques et écologiques de La Réunion

L'île de La Réunion se situe au sud-ouest de l'océan Indien par 21°10' de latitude Sud et 55°40' de longitude Est, à 700 km de Madagascar. Elle forme avec Maurice, distante de 200 km (ENE) et Rodrigue à 800 km (plus petite et moins montagneuse) l'archipel des Mascareignes (Figure 3).

Ces trois îles constituent des unités topographiques indépendantes (Montaggioni & Nativel 1988). La Réunion (2512 km²) est totalement isolée au plan géomorphologique alors que Maurice (1800 km²) fait partie d'un ensemble sous-marin plus vaste le Plateau des Mascareignes, dont le prolongement nord, nord-ouest atteint l'archipel des Seychelles, l'origine de Rodrigue (110 km²) est expliquée par une zone de fracture, résultant de la jonction de trois dorsales de l'océan Indien (Bonneville *et al.* 1988). Elle serait en fait la formation la plus ancienne de l'archipel (McDougall & Campston 1965).

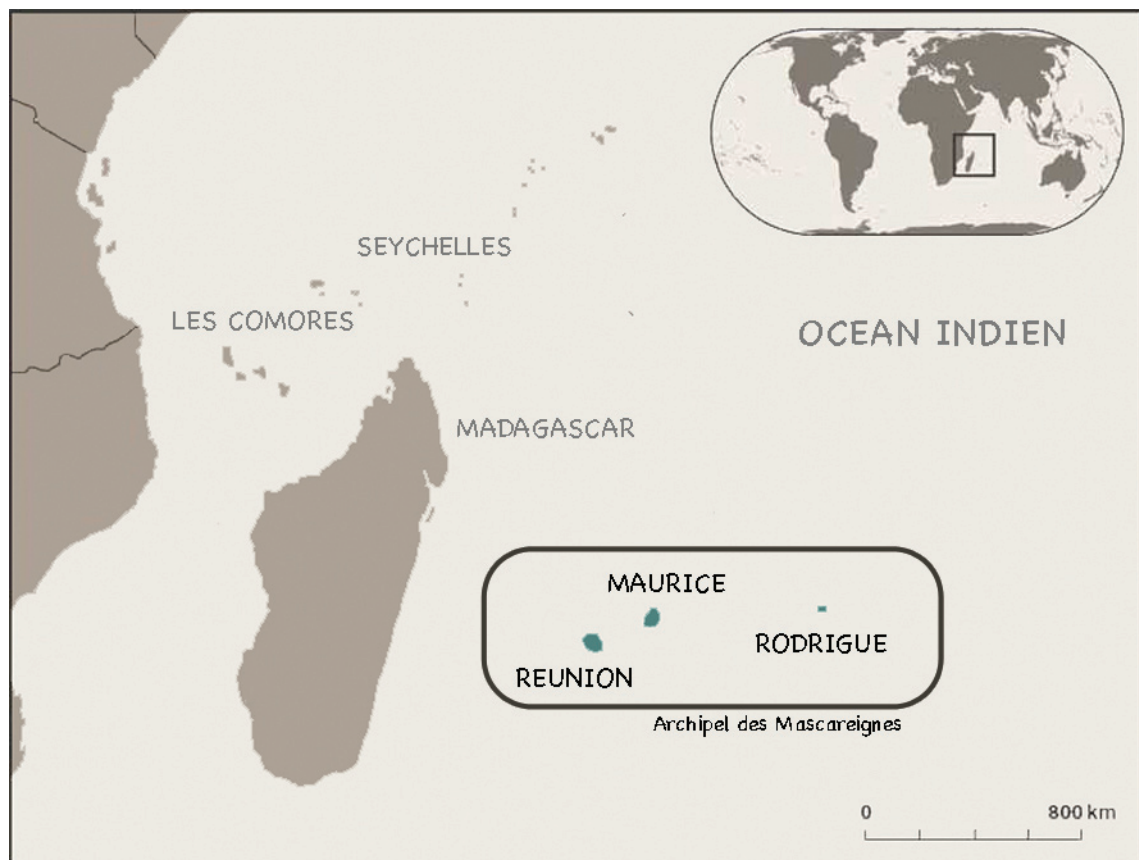


Figure 3 : Situation géographique de l'archipel des Mascareignes

La Réunion est un point chaud (McDougall & Chamalaun 1969), parmi les neuf points chauds recensés sur terre (Courtillet *et al.* 2003) dont l'origine profonde est issue de la limite entre le noyau et le manteau terrestre (2900 km). Cette île tropicale est la partie émergée (1/30^{ème} du volume total) d'un volcan bouclier basaltique (Peltier 2007).

Reposant à 4000 m sur le plancher océanique et culminant à 3070 m au dessus du niveau de la mer, La Réunion est constituée de trois massifs volcaniques le Piton des Neiges au NO, inactif depuis 12 000 ans, le Piton de la Fournaise au SE et le volcan des Alizés (Figure 4) dont l'existence a été récemment proposée par Malengreau *et al.* (1999). L'activité de ce dernier serait antérieure à celle du Piton de la Fournaise et partiellement contemporaine à celle du Piton des Neiges.

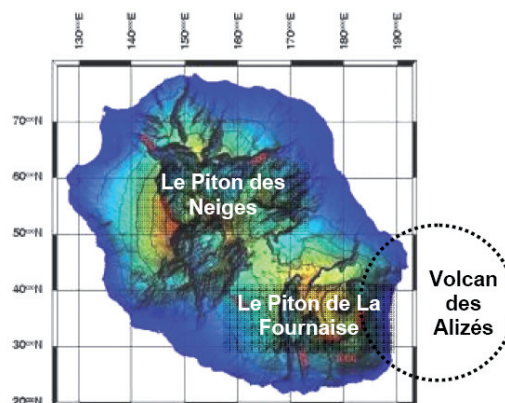


Figure 4 : Localisation des massifs volcaniques (d'après Peltier 2007)

Le Piton de la Fournaise est un volcan bouclier intraplaque de type « Hawaïen » basaltique. Il est né il y a plus de 540 000 ans et résulte de l'édification successive de plusieurs volcans boucliers décentrés les uns par rapport aux autres (Bachelery & Mairine 1990). Le bouclier ancien a fonctionné durant une période débutant voici 540 000 ans et s'achevant il y a 150 000 ans. Son centre éruptif s'est effondré donnant naissance à la caldeira des Remparts il y a 290 000 ans. Un deuxième effondrement vers 150 000 ans provoque la formation d'une nouvelle caldeira du Morne Langevin. Un nouveau centre éruptif s'est développé à l'Est. Le bouclier récent a subi des effondrements récents et successifs correspondant à deux phases principales celle de la Plaine des Sables (60 000 à 40 000 ans, (Gillot & Nativel 1989; Staudacher *et al.* 1990)), et l'autre au système Enclos Fouqué - Grand Brûlé (4500 ans (Bachelery 1981; Gillot & Nativel 1989; Staudacher & Allègre 1993)). En se basant sur la répartition des fissures éruptives et des cônes (Bachelery 1981) distingue deux principales rift zones (Figure 5) qui correspondent à des zones de fracturation privilégiées et d'intrusion préférentielles du magma (Michon *et al.* 2007).

Actuellement le cône central du Piton de la Fournaise, 400 m de haut, 3 km de diamètre, 2630 m a.s.l, s'est édifié à l'intérieur de l'Enclos Fouqué (Peltier 2007). Ce volcan présente une activité soutenue avec en moyenne une éruption tous les 10 mois (Peltier 2007).

Le taux d'émission moyen de magma au Piton de la Fournaise est de l'ordre de $0.01 \text{ km}^3 \cdot \text{an}^{-1}$ (Lénat & Bachèlery 1987), qui reste relativement faible en comparaison au $0.1 \text{ km}^3 \cdot \text{an}^{-1}$ émis au Kilauea (Dzurisin *et al.* 1984) ; ce qui explique en partie la faible largeur des coulées de lave à La Réunion (de l'ordre de la centaine de mètres à La Réunion contre plusieurs kilomètres à Hawaii).

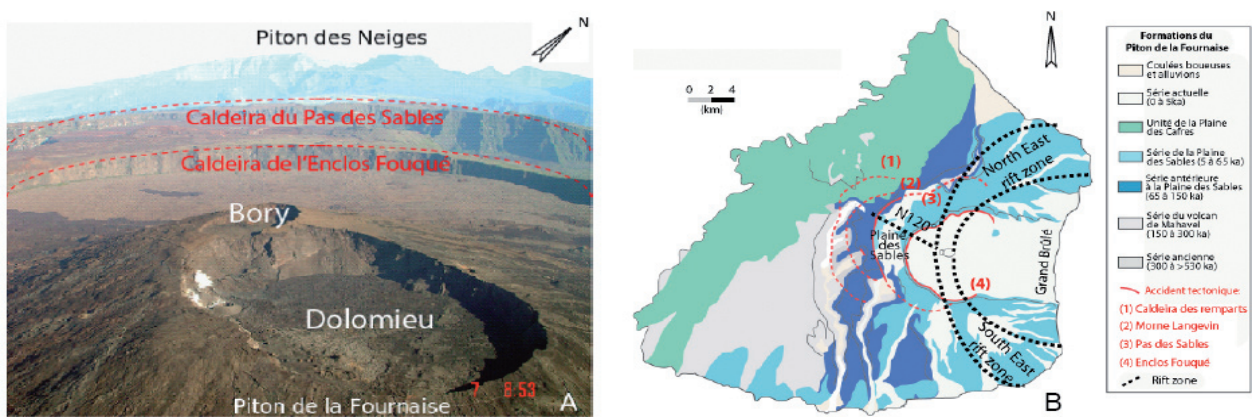


Figure 5 : (A) Photographie (crédit OPVF) présentant la localisation des cratères sommitaux et la limite des caldeiras en rouge (B) Localisation des principales structures du Piton de la Fournaise (Fond de carte : synthèse géologique Bachèlery & Mairine (1990), figure issue de Peltier (2007))

Au cours de son évolution, les épisodes de construction ont été mêlés à des démantèlements violents dont le résultat est une île montagneuse actuellement culminant à 3070 m. Sa surface est ainsi largement augmentée par ce relief et les nombreuses pentes (cirques, rempart, caldeira) qui la constituent (Defos du Rau 1960).

Ces hauts sommets et un relief accidenté de l'île liés à l'érosion et à sa jeunesse, génèrent une forte variabilité climatique entre la côte « sous le vent », l'ouest de l'île qui reçoit moins d'un mètre de précipitations annuelles et la côte « au vent » où la pluviométrie peut atteindre 12 m. Une troisième région se détache, constituée par les Hauts de l'île (cirques, Plaine des Cafres, Plaine des Palmistes) où les pluies sont relativement importantes et les températures plus fraîches qu'ailleurs (Barcelo 1996).

Le climat de La Réunion est tropical, régulé par l'océan et les alizés, il est caractérisé par la douceur de ses températures. La saison fraîche se situe de mai à octobre où les températures varient de 17 à 20 °C pour les minima moyens au niveau de la mer et de 26 à 28 °C pour les maxima moyens. La saison chaude de novembre à avril, avec des minima variant entre 21 et 24 °C, et les maxima moyens entre 28 et 31 °C (Météo France. 2007). Il est à noter la forte décroissance des températures avec l'altitude. En atmosphère libre, ce gradient est un peu plus marqué variant de -0,7 à -0,8 °C pour 100 m de dénivelée (Barcelo 1996).

Ces fortes variations climatologiques et les reliefs sont à l'origine d'écosystèmes riches et diversifiés (Rivals 1952; Cadet 1977; Blanchard 2000; Bouillet 2006).

5. La Réunion : *hot spot* de biodiversité

L'île de La Réunion se caractérise au niveau biologique par la présence d'écosystèmes indigènes en bon état de conservation (forêts, végétation alpine et subalpine) dans le contexte de l'océan Indien occidental et des îles océaniques transformées par l'Homme, et dispose d'un patrimoine biologique absolument original comportant un fort taux d'endémisme spécifique (Rameau, 1998). Sa flore compte 835 espèces d'angiospermes indigènes, dont 18.6 % sont endémiques régionales et 28 % sont endémique strictes de La Réunion (Conservatoire Botanique de Mascarin. Coord. V. Boulet 2007). A l'échelle mondiale, les îles Mascareignes sont très jeunes et pourtant comptent un niveau d'endémisme de l'ordre de 30 % sur chacune des 3 îles. Parmi les 30 genres endémiques des Mascareignes, 20 sont présents à La Réunion, et 7 genres en sont endémiques strictes. Le groupe des Ptéridophytes est également très riche, principalement représenté par les fougères qui compte 242 espèces indigènes et 9 espèces exotiques (Conservatoire Botanique de Mascarin. Coord. V. Boulet 2007).

Parmi les végétaux encore méconnus à La Réunion et dans les Mascareignes, les plantes non vasculaires les bryophytes, les champignons et les lichens restent peu étudiés. Récemment deux nouvelles espèces de champignons lichénicoles (champignons ne poussant que sur des lichens) ont été découvertes à La Réunion par D. Ertz du Jardin Botanique National de Bruxelles (Ertz *et al.* 2005) : *Plectocarpon cristalliferum* Christnach, Ertz & Diederich et *Plectocarpon serusiauxii* Ertz & Diederich, qui sont endémiques de La Réunion. Ces espèces de champignons lichénicoles sont généralement liées spécifiquement à une espèce de lichen ou à un nombre restreint d'espèces de lichens (Ertz D., com. pers.).

Actuellement 30 % de la surface de l'île (Figure 6) est encore couverte de forêts naturelles comprenant 60 % de forêt de montagne et 10 % de forêt de basse altitude. Les impératifs liés à la conservation des formations primaires (création du Parc National en 2007) imposent une bonne connaissance fondamentale de la diversité spécifique et fonctionnelle afin de freiner la perte de biodiversité. Mais à l'heure actuelle de nombreux groupes biologiques restent encore peu étudiés, notamment les petits organismes comme les bryophytes.

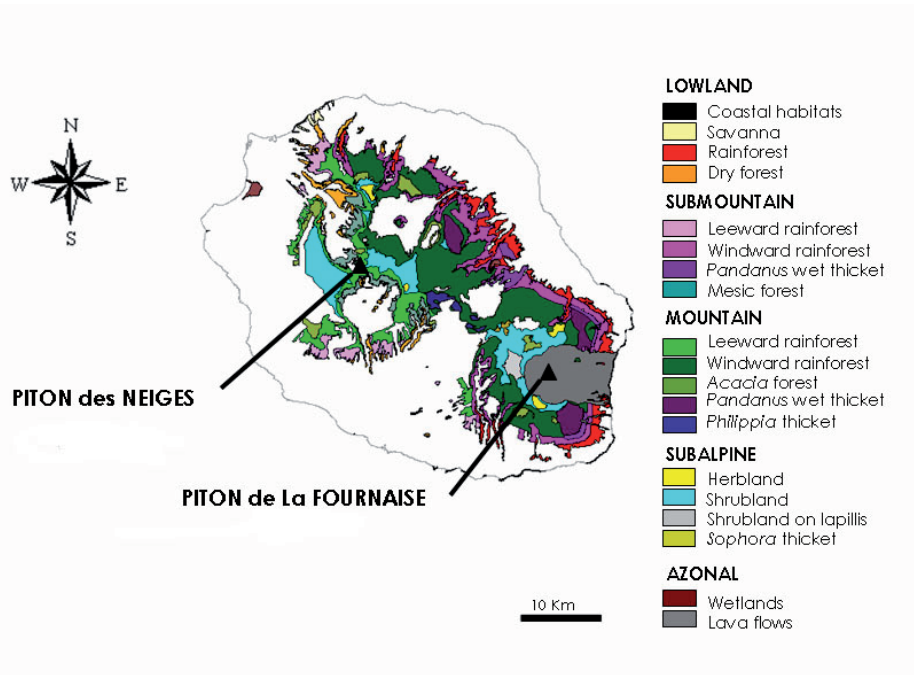


Figure 6 : Carte de la végétation indigène actuelle de l'île de La Réunion (Strasberg *et al.* 2005)

Si la bryoflore évolue rapidement avec l'état de conservation des biocoenoses d'accueil, les formations végétales primaires permettent l'expression d'une très grande spécialisation des espèces qui les rend particulièrement fragiles aux changements. Les transformations de ces écosystèmes qu'il s'agisse de perturbations (changements temporaires) ou de dégradations (changements durables éventuellement irréversibles) conduit à une redistribution de l'occupation des compartiments écologiques par les bryophytes. Ceci pourra se traduire par des changements de guildes taxonomiques caractéristiques des biocoenoses et probablement à une régression ou à une disparition des groupes spécialisés caractéristiques des systèmes indigènes. Les bryophytes représentent un élément important de l'expression de la biodiversité, or elles demeurent actuellement peu prises en compte dans les inventaires et les mesures de conservation.

6. Les enjeux pour la conservation

Les bryophytes représentent un compartiment majeur dans les écosystèmes forestiers tropicaux (*cf.* Chapitre I.3), du microhabitat à l'échelle du paysage.

La Figure 7 représente en terme de diversité les zones les plus riches en espèces à travers le monde, on observe que l'Afrique de l'Est et les îles adjacentes de l'océan Indien, présentent un contingent spécifique important (~ 2000 espèces) par rapport à d'autres grands ensembles mondiaux.

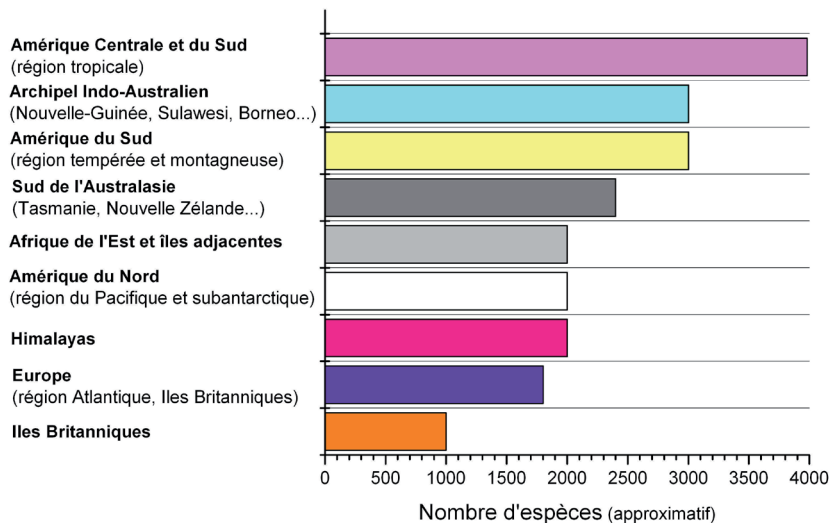


Figure 7 : Régions les plus riches au monde en bryophytes (World Conservation Monitoring Centre 1992), ajout de l'Amérique centrale et du Sud (région tropicale) avec des données récentes (Gradstein *et al.* 2001a)

L'étude de ces organismes s'inscrit bien dans une volonté commune et internationale de valoriser la connaissance de la diversité biologique en bryologie afin de limiter la disparition des espèces sous l'effet des activités anthropiques.

Un plan d'action a été mis en place pour les bryophytes en voie de disparition ainsi que les habitats les accueillant, ce plan a été mis en place par un groupe d'experts en bryologie de l'IUCN³ (Hallingbäck & Hodgetts 2000).

³ Union Internationale pour la Conservation de la Nature

Ce plan d'action comprend l'inventaire et la réalisation de liste rouge pour les bryophytes, l'identification des points chauds de la bryodiversité, la promotion des études écologiques, la formation à la bryologie, la réalisation des herbiers bryologiques qui contiennent des mines d'information quant à la distribution des espèces et constituent des outils d'aide précieux aux études taxonomiques et écologiques, la sensibilisation à un large public l'observation des bryophytes et également la surveillance des zones où les bryophytes sont récoltées. (A La Réunion, les sphagnes sont notamment récoltées dans les forêts pour la culture des orchidées, sans surveillance ni contrôle qualitatif et quantitatif).

Rappelons que la Convention de la Diversité Biologique (CDB) de l'Organisation des Nations Unies (ONU) offre un cadre réglementaire efficace pour la protection des bryophytes dans certains pays (*cf.* <http://www.biodiv.org/>). Ce plan d'action recommande notamment d'accroître résolument la connaissance en s'appuyant sur la recherche scientifique et de réduire la perte de biodiversité d'ici 2010. La France a lancé en 2004 une stratégie nationale pour la diversité biologique : gestion, préservation, valorisation, avec pour cible géographique, les collectivités d'Outre-Mer (*cf.* <http://www.environnement.gouv.fr/actua/cominfos/dosdir/DIRNP/dosdnp.htm>) par le biais de ces agences de recherche (Agence Nationale de la Recherche, l'Institut Français de la Biodiversité) qui ont élaboré une stratégie nationale de recherche sur la biodiversité. Dans ce contexte la taxonomie et la biosystématique ont repris une place éminente dans le concert des recherches sur la biodiversité, en tant que sciences de l'origine et de la distribution spatiale et temporelle de la diversité biologique (Barbault 2003). A La Réunion, la création d'un Parc National Naturel en 2007 qui couvre 42 % de la surface de l'île, permettra de sauvegarder ce de manière plus efficace les écosystèmes indigènes de l'île, offrant un cadre règlementé des activités dans les zones sous protection, et de promouvoir les études sur des organismes encore méconnus sur l'île.

7. Problématique, objectifs et plan de la thèse

Les bryophytes représentent un compartiment biologique majeur parmi les plantes terrestres et constituent un modèle biologique original, mais il faut reconnaître qu'au début de ces recherches elles demeurent des organismes encore peu connues à La Réunion.

L'île de La Réunion fait partie d'un des points chauds de la biodiversité, or aucune estimation récente du nombre d'espèces présentes sur l'île n'est disponible pour ce groupe biologique important. En effet, la littérature le concernant est fragmentaire et ne présente pas de synthèse générale à l'échelle de l'île, ce qui limite les études sur ces végétaux de petite taille.

A l'échelle de la zone africaine, il n'existe à l'heure actuelle que trois flores pour ce groupe diversifié, une flore des mousses, hépatiques et anthocérotes au Kenya, une flore des mousses et hépatiques inachevée composée de plusieurs fascicules en Afrique du Sud et une flore des hépatiques et anthocérotes pour l'Ouest africain. Des *check lists* d'espèces de mousses et hépatiques ont été réalisées pour l'Afrique sub-saharienne par des équipes anglaises, une *check list* de mousses et hépatiques pour l'île Maurice a été également publiée (Références inscrites au Chapitre III.3).

Par conséquent le premier objectif de ce travail de recherche a été d'inventorier les bryophytes présentes à La Réunion, de rassembler les informations bibliographiques les concernant et de vérifier dans les différents herbiers et base de données, la cohérence entre ces informations. Une fois ce travail réalisé, il a été possible d'envisager de mener des études de terrain sur la biologie, la distribution et l'abondance des bryophytes dans les écosystèmes réunionnais. Ainsi, afin de comprendre comment, dans une île océanique de petite taille varie la diversité des communautés

de bryophytes, nous avons choisi de limiter la zone d'étude à la région Sud-Est de l'île sur les pentes du volcan actif. Ce site nous a permis de travailler sur des communautés végétales d'âge différent et d'analyser la dynamique de colonisation et la succession primaire des bryophytes sur une matrice de coulées volcaniques, depuis les systèmes de lave nue jusqu'au stade forestier dans une même gamme altitudinale (120 - 250 m). La région étudiée au pied du volcan actif le Piton de la Fournaise présente encore des vestiges de forêt tropicale à basse altitude.

Les forêts tropicales, constituent les écosystèmes terrestres les plus riches au monde (Gradstein & Pócs 1989) parmi celles-ci, les forêts de basse altitude représentent des formations qui sont désormais rares à l'échelle de cette zone géographique, et menacées en raison de nombreuses pressions anthropiques (déforestation, urbanisation, cultures...). En prenant avantage du laboratoire naturel que représente les coulées, nous avons tenté de comprendre comment sont structurées les communautés bryophytiques, quelle est leur dynamique de succession, et de déterminer quelle est l'origine géographique de ces espèces qui ont colonisé les coulées historiques de cette île océanique.

La démarche adoptée au cours de ce travail a consisté en de multiples sessions de terrain, sur les pentes du Piton de la Fournaise, pour la récolte et l'observation des bryophytes *in situ*. Une partie conséquente de ce travail a été dédiée au travail en laboratoire pour le tri des échantillons et leur identification au rang spécifique. En raison du manque de connaissances sur l'identification de ces organismes ce travail de thèse a nécessité des déplacements dans les grands centres d'étude des bryophytes tropicales et herbiers en Europe : au Muséum National d'Histoire Naturelle à Paris, au Jardin National de Belgique à Meise et à l'Institut de Systématique à Göttingen. Ces différentes missions ainsi que la participation aux conférences internationales (Botany 2006 aux Etats-Unis, GDRI 2007 en Afrique du Sud et la conférence mondiale de Bryologie en Malaisie) ont permis de rencontrer les experts en ce domaine qui ont grandement contribué à la maturation des idées et à l'achèvement de ce travail.

Ce présent travail constitue la première étude décrivant et analysant les communautés des bryophytes sur des coulées de lave. Il se structure en sept chapitres :

Dans le **chapitre 2** nous dressons un état des connaissances sur la diversité bryologique à La Réunion, à partir de données bibliographiques, de spécimens d'herbier et de données floristiques récemment acquises sur l'île. Une première évaluation de la distribution des espèces sur l'île est proposée. Une synthèse critique sur la bryoflore réunionnaise est réalisée et sa place au niveau mondial, africain et au sein de la zone Ouest de l'océan Indien par comparaison aux territoires insulaires et continentaux voisins est discutée.

Le **chapitre 3** décrit les différentes zones étudiées, présente les protocoles d'échantillonnage en fonction des contextes explorés (succession, gradient altitudinal) et traite des méthodes d'analyse des données

Dans les **chapitres 4 et 5** sont présentées deux approches complémentaires portant sur la diversité et l'écologie des bryophytes d'une part le long d'une chronoséquence de coulées de lave et d'autre part selon un gradient altitudinal. Ces deux axes de recherche ont pour zone d'étude l'intérieur de l'Enclos Fouqué au Grand Brûlé localisée au Sud-est de l'île. L'analyse de la diversité, colonisation et de la dynamique de succession des bryophytes seront étudiées à l'échelle du microhabitat (de l'ordre du cm²) et dans trois compartiments écologiques majeurs (minéral, organique et végétal). Les groupements bryophytiques des coulées de lave de basse altitude du Piton de la Fournaise seront caractérisés, un accent particulier étant porté sur la structure floristique et dynamique.

Le **chapitre 6** décrit l'origine phytogéographique des bryophytes sur les coulées de laves. La mise en relation entre les stratégies de vie des bryophytes, leur origine biogéographique et leur dynamique dans la succession primaire permettent de déterminer si ces organismes dispersés par les vents présentent un patron particulier dans la colonisation d'une île océanique.

Le **chapitre 7** synthétise les résultats de cette étude et ouvre sur des nouvelles perspectives de recherche qu'ont soulevées les données de ce travail.

8. Références bibliographiques

Acebey, A., S. R. Gradstein & T. Krömer (2003). Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows of Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* **19**: 9-18.

Ah-Peng, C. & C. Rausch de Trautenberg (2005). Bryophytes aquatiques bioaccumulateurs de polluants et indicateurs écophysologiques de stress: synthèse bibliographique. *Cryptogamie Bryologie* **25**: 205-248.

Alvarenga, L. D. P. & K. C. Porto (2007). Patch size and isolation effects on epiphytic and epiphyllous bryophytes in the fragmented Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation* **134**(3): 415-427.

Augier, J. (1966). *Flore des bryophytes*. Paris.

Bachèlery, P. (1981). Le Piton de la Fournaise (Ile de la Réunion) : Etude volcanologique structurale et pédologique Clermont-Ferrand, Université de Clermont-Ferrand II pp.

Bachèlery, P. & P. Mairine (1990). Evolution volcanostructurale du Piton de la Fournaise depuis 53 Ma *Le volcanisme de la Réunion, Monographie*. J.-F. Lénat: 213-242.

Barbault, R. (2003). Stratégie nationale de recherche sur la biodiversité au service du développement durable. S. Morand. Paris, Institut Français de la Biodiversité: 32.

Barcelo, A. (1996). Analyse des mécanismes hydrologiques sur domaine volcanique insulaire tropical à relief jeune. Apports à la connaissance du bilan hydrique. Massif du Piton de la Fournaise (Ile de La Réunion). Montpellier, Montpellier II: 266 pp.

Bardat, J. & M. Aubert (2007). Impact of forest management on diversity of corticolous bryophytes assemblages in temperate forests. *Biological Conservation* **139**: 47-66.

Bates, J. W., Ed. (2000). *Mineral nutrition, substratum ecology, and pollution*. Cambridge & New York, Cambridge University Press.

Bewley, J. D. (1979). Physiological aspects of desiccation tolerance. *Annual Review of Plant Physiology* **30**: 195-238.

Blanchard, F. (2000). *Guide des milieux naturels : Réunion, Île Maurice, Rodrigue* Paris.

Bonneville, A., J. P. Barriot & R. Bayer (1988). Evidence from geoid data of a hotspot of origin for the Southern Mascarene Plateau and Mascarene Islands (Indian Ocean). *Journal of Geophysical Research* **93**: 4199-4212.

Boullet, V., Ed. (2006). *Les milieux naturels - Biodiversité de La Réunion*. Saint-Denis de La Réunion, Muséum National d'Histoire Naturelle.

Cadet, T. (1977). La végétation de l'Ile de la Réunion: étude phytoécologique et phytosociologique. Aix-Marseille, Aix-Marseille pp.

Chang, S. C., I.-L. Lai & J.-T. Wu (2002). Estimation of fog deposition on epiphytic bryophytes in a subtropical montane forest ecosystem in northeastern Taiwan. *Atmospheric Research* **64**: 159-167.

Conservatoire Botanique de Mascarin, Coord. V. Boullet. (2007). Index de la flore vasculaire de la Réunion (Trachéophytes) : statuts, menaces et protections. Version 2007.1 (mise à jour 12 juin 2007).

- Cornelissen, J. H. & S. R. Gradstein** (1990). On the occurrence of bryophytes and macrolichens in different lowland rain forest types at Mabura Hill, Guyana. *Tropical Bryology* **3**: 29-35.
- Cornelissen, J. H. C. & H. Ter Steege** (1989). Distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in dry evergreen forest of Guyana. *Journal of Tropical Ecology* **5**: 131-150.
- Courtilot, V., A. Davaille, J. Besse & J. Stock** (2003). Three distinct types of hotspots in the Earth's mantle. *Earth Planetary Science Letters* **205**: 295-308.
- Coxson, D. S.** (1991). Nutrient Release from Epiphytic Bryophytes in Tropical Montane Rain-Forest (Guadeloupe). *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* **69**(10): 2122-2129.
- Crum, H.** (2001). *Structural Diversity of Bryophytes*. Michigan, The University of Michigan.
- Defos du Rau, J.** (1960). L'île de La Réunion - Etude de géographie humaine. *Institut de Géographie*. Bordeaux, Faculté des Lettres. PhD: 716 pp.
- During, H. J.** (1992). Ecological classifications of bryophytes and lichen. *Bryophytes and Lichens in a changing Environment*. J. W. Bate and A. M. Farmer. Oxford, Oxford Science Publication, Clarendon Press: 1-31.
- Dzurisin, D., R. Y. Kuyanagui & T. T. English** (1984). Magma supply and storage at Kilauea volcano Hawaii 1956-1983. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* **21**: 177-206.
- Ertz, D., C. Christnach, M. Wedin & P. Diederich** (2005). A world monograph of the genus *Plectocarpon* (Roccellaceae, Arthoniales). *Bibliotheca Lichenologica* **91**: 155.
- Florschütz de Waard, J. & J. M. Bekker** (1987). A comparative study of the bryophyte flora of various forest types in West Suriname. *Cryptogamie Bryologie, Lichénologie* **8**: 31-45.
- Frahm, J.-P.** (1987). Struktur und Zusammensetzung der Epiphytischen Moosvegetation in Regenwäldern NO-Perus. *Beiheft Nova Hedwigia* **88**: 115-141.
- Frahm, J.-P.** (1990). The altitudinal zonation of bryophytes on Mt. Kinabalu. *Nova Hedwigia* **51**: 133-149.
- Frahm, J.-P.** (1994). Scientific results of the BRYOTROP Expedition to Zaire and Rwanda 1. The Ecology of epiphytic bryophytes on Mt. Kahuzi (Zaire). *Tropical Bryology* **9**: 137-152.
- Freiberg, M. & E. Freiberg** (2000). Epiphyte diversity and biomass in the canopy of lowland and montane forests in Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* **16**: 673-688.
- Frey, W., Ed.** (1987). *Moosflora und -vegetation in Regenwäldern NO-Perus. Ergebnisse der Bryotrop-Expedition nach Peru 1982*. Beihefte zur Nova Hedwigia.
- Frey, W. & H. Kürschner** (1991). Life Strategies of Epiphytic Bryophytes in a Lowland and Mountain Rain-Forest of Mount Kinabalu (Sabah, Northern Borneo). *Nova Hedwigia* **53**(3-4): 307-330.
- Frey, W. & H. Kürschner** (1991). Life Strategies of Epiphytic Bryophytes in a Lowland and Mountain Rain-Forest of Mount Kinabalu (Sabah, Northern Borneo). *Nova Hedwigia* **53**(3-4): 307-330.
- Frey, W., H. Kürschner & U. H. Seifert** (1995). Scientific results of the BRYOTROP expedition to Zaire and Rwanda. 7. Life strategies of epiphytic bryophytes from tropical lowland and montane forests, ericaceous woodlands and the Dendrosenecio subparamo of the eastern Congo Basin and the adjacent mountains (Parc National-Biega/Zaire, Forêt de Nyungwe/Rwanda). *Tropical Bryology* **11**: 129-149.
- Gillot, P. Y. & P. Nativel** (1989). Eruption history of the Piton de la Fournaise volcano, Réunion Island, Indian Ocean. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* **36**: 53-55.

- Gombert, S., C. Rausch de Traubenberg, R. Losno, S. Leblond, J. L. Colin & D. Cossa** (2004). Biomonitoring of element deposition using mosses in the 2000 French survey: identifying sources and spatial trends. *Journal of Atmospheric Chemistry* **49**: 479-502.
- Gradstein, S. R.** (2006). The lowland cloud forest of French Guiana - a liverwort hotspot. *Cryptogamie Bryologie* **27**(1): 141-152.
- Gradstein, S. R., S. P. Churchill & N. Salazar Allen** (2001a). *Guide to the Bryophytes of Tropical America*. New York, N.Y. Bot. Gard.
- Gradstein, S. R., D. Griffin III, M. I. Morales & N. M. Nadkarni** (2001b). Diversity and habitat differentiation of mosses and liverworts in the cloud forest of Monteverde, Costa Rica. *Caldasia* **23**: 203-212.
- Gradstein, S. R., D. Montfort & J. H. C. Cornelissen** (1990). Species richness and phytogeography of the bryophyte flora of the Guianas, with special refernce to the lowland forest. *Tropical Bryology* **2**: 117-126.
- Gradstein, S. R. & T. Pócs** (1989). Bryophytes. *Tropical rainforest Ecosystems: Biogeographical and Ecological studies*. E. o. t. World. Amsterdam, Elsevier: 311-325.
- Groth-Malonek, M. & V. Knoop** (2005). Bryophytes and other basal plants: the mitochondrial perspective. *Taxon* **54**(2): 293-297.
- Grubb, P. J., J. R. Lloyd, T. D. Pennington & T. C. Whitmore** (1963). A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. I. The forest structure, physiognomy and floristics. *Journal of Ecology* **51**: 567-601.
- Grubb, P. J. & T. C. Whitmore** (1966). A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador II. The climate and its effects on the distribution and physiognomy of the forests. *Journal of Ecology* **54**: 303-333.
- Hallingbäck, T. & N. Hodgetts** (2000). *Mosses, Liverworts, and Hornworts. Status survey and Conservation Action Plan for Bryophytes*, IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, U.K.
- Hébant, C.** (1977). *The conducting tissues of Bryophytes*. Lehre, Germany.
- Hedderson, T. A., R. L. Chapman & W. L. Rootes** (1996). Phylogenetic relationship of bryophytes inferred from nuclear-encoded rRNA gene sequences. *Plant Systematic and Evolution* **1996**: 213-224.
- Hofstede, R. J. M., J. H. D. Wolf & D. H. Benzing** (1993). Epiphytic mass and nutrient status of the upper montane rain forest *Selbyana* **14**: 37-45.
- Holz, I.** (2003). Diversity and ecology of bryophytes and macrolichens in primary and secondary montane *Quercus* forests, Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultäten*. Göttingen, Georg-August-Universität. PhD: 138 pp.
- Kenrick, P. & P. R. Crane** (1997). The origin and early evolution of plants on land. *Nature* **389**(6646): 33-39.
- Kürschner, H.** (1995). Epiphytische Moosgesellschaften im östlichen Kongobecken und den angrenzenden Gebirgsstöcken (Parc National Kahuzi-Biega/Zaire, forêt de Nyungwe/Rwanda). Wissenschaftliche Ergebnisse der BRYOTROP-Expedition nach Zaire. *Nova Hedwigia* **61**: 1-64.
- Kürschner, H., W. Frey & G. Parolly** (1999). Patterns and adaptive trends of life forms, life strategies and ecomorphological structures in tropical epiphytic bryophytes - a pantropical synopsis. *Nova Hedwigia* **69**(1-2): 73-99.

- Kürschner, H. & G. Parolly** (1998). Life forms and adaptations for water conduction and water storage of the epiphytic bryophytes of northern Peru (Amazonian Lowlands, Cordillera Oriental, Cordillera Central). *Nova Hedwigia* **67**(3-4): 349-379.
- Leblond, S., S. Gombert, J. L. Colin, R. Losno & C. Rausch de Traubenberg** (2004). Biological and temporal variations of trace element concentrations in the moss species *Scleropodium purum* (Hedw.) Limpr. . *Journal of Atmospheric Chemistry* **49**: 95-110.
- Lénat, J.-F. & P. Bachèlery**, Eds. (1987). *Dynamics of magma transfer at Piton de la Fournaise volcano (Réunion Island, Indian Ocean)*. Earth Evolution Sciences, Friedr. Viewieg and Sohn, Braunschweig/Wiesbaden.
- Longton, R. E.** (1992). The role of bryophytes and lichens in terrestrial ecosystems. *Bryophytes and lichens in a changing environment*. B. J.W. and A. M. Farmer. Oxford, Oxford Science Publications.
- Lücking, A.** (1995). Diversität und Mikrohabitatpräferenzen epiphyller Moose in einem tropischen Regenwald in Costa Rica unter besonderer Berücksichtigung der Familie Lejeuneaceae. *Fakultät für Naturwissenschaften* Ulm, Universität Ulm.
- Lücking, A.** (1997). Diversity and distribution of epiphyllous bryophytes in a tropical rainforest of Costa Rica. *Abstracta Botanica* **21**: 79-87.
- Malengreau, B., J. F. Lénat & J. L. Froger** (1999). Structure of Réunion Island (Indian Ocean) inferred from the interpretation of gravity anomalies. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* **88**: 131-146.
- McDougall, I. & W. Campston** (1965). Strontium isotopic composition and potassium rubidium ratio in some rocks from Réunion and Rodriguez. *Nature* **207**: 252-253.
- McDougall, I. & F. H. Chamalaun** (1969). Isotopic dating and geomagnetic polarity studies on volcanic rocks from Mauritius, Indian Ocean. *Geological Society of America Bulletin* **80**: 1419-1442.
- Météo France.** (2007). de www.meteo.fr/temps/domtom/La_Reunion.
- Michon, L., F. Saint-Ange, P. Bachèlery, N. Villeneuve & T. Staudacher** (2007). Role of the structural inheritance of the oceanic lithosphere in the magmato-tectonic evolution of Piton de la Fournaise. *Journal of Geophysical Research* **112**, **BO4 205**, doi: [10.1029/2006JB004598](https://doi.org/10.1029/2006JB004598).
- Montaggioni, L. & P. Nativel** (1988). *La Reunion, Ile Maurice: geologie et aperçus biologiques*. Paris, Masson.
- Müller, U. & J.-P. Frahm** (1998). Diversität epiphytischer Moose eines westandinen Bergregenwaldes in Ecuador. *Tropical Bryology* **15**: 29-43.
- Niklas, K. J.** (1997). *The evolutionary biology of plants*. Chicago, The University of Chicago Press.
- Oliver, M. J., Z. Tuba & B. D. Mishler** (2000a). The evolution of desiccation tolerance in land plants. *Plant Ecology*: 85-100.
- Oliver, M. J., J. Velten & A. J. Wood** (2000b). Bryophytes as experimental models for the study of environmental stress tolerance: desiccation-tolerance in mosses. *Plant Ecology* **151**: 73-84.

- Peltier, A.** (2007). Suivi, modélisation et évolution des processus d'injections magmatiques au Piton de la Fournaise (Réunion) à partir d'une analyse croisée des données de déformation, géochimiques et structurales. *Laboratoire Géosciences Réunion, Observatoire volcanologique du Piton de la Fournaise, Institut de Physique du Globe de Paris*. Saint-Denis, Université de La Réunion. PhD thesis: 345 pp.
- Pfeiffer, T.** (2003). *Terricolous bryophyte vegetation of New Zealand temperate rain forests Communities, adaptative strategies and divergence patterns*. Stuttgart, J. Cramer.
- Pócs, T.** (1978). Epiphyllous communities and their distribution in East Africa. *Bryophyterum Bibliotheca* **13**: 681-713.
- Pócs, T.** (1980). The epiphytic biomass and its effect on the water balance of two rain forest types in the Uluguru mountains (Tanzania, East Africa). *Acta Botanica Scientiarum Hungaricae* **26**(1-2): 143-167.
- Pócs, T.** (1982). Tropical forest bryophytes. *Bryophyte Ecology*. A. J. E. Smith. London-New-York, Chapman & Hall: 59-104.
- Pócs, T. & A. Szabó** (1993). The epiphytic vegetation on the endemic giant groundsel (*Senecio barbatipes*) of Mt. Elgon, Kenya. *Opera Botanica* **121**: 189-194.
- Porto, K. C.** (1992a). Bryoflores d'une forêt de plaine et d'une forêt d'altitude moyenne dans l'état de Pernambuco (Brésil): analyse comparative de forêts. *Cryptogamie Bryologie, Lichénologie* **13**: 187-219.
- Porto, K. C.** (1992b). Bryophyte Flora of a Lowland and a Submontane Tropical Rain-Forest in Pernambuco State (Brazil). 2. Ecological Analysis. *Cryptogamie Bryologie Lichenologie* **13**(3): 187-219.
- Proctor, M.** (2001). Patterns of desiccation tolerance and recovery in bryophytes. *Plant growth regulation* **35**: 147-156.
- Proctor, M. C. F.** (2000). The bryophyte paradox: Tolerance of desiccation, evasion of drought. *Plant Ecology* **151**: 41-49.
- Proctor, M. C. F., P. Alpert, N. L. Cleavitt, B. D. Mishler, M. J. Oliver, L. R. Stark & A. J. Wood** (2007 in press). Desiccation tolerance in bryophytes: a review *The Bryologist*.
- Proctor, M. C. F. & Z. Tuba** (2002). Poikilohydry and homoihydry: antithesis or spectrum of possibilities? *New Phytologist* **156**(3): 327-349.
- Pryer, K., H. Schneider, E. A. Zimmer & B. J. Ann** (2002). Deciding among plants for whole genome studies. *Trends in Plant Sciences* **7**: 550-554.
- Richards, P. W.** (1954). Notes on the bryophyte communities of lowland tropical rain forest, with special reference to Morabilli Creek, British Guiana. *Vegetatio* **5-6**: 319-328.
- Richards, P. W.** (1984). The ecology of tropical forest bryophytes. *New Manual of Bryology*. R. M. Schuster. Nichinan, Hattori Botanical Laboratory: 1233-1270.
- Rivals, P.** (1952). Etude sur la végétation naturelle de l'île de La Réunion. Toulouse: 214 pp.
- Say, P. J., J. P. C. Harding & B. A. Whitton** (1981). Aquatic mosses as monitor of heavy metal contamination in the river Etherow, Great Britain. *Environmental Pollution Series B* **2**: 285-307.
- Schaumann, F.** (2005). *Terricolous bryophyte vegetation of Chilean temperate rain forests Communities, adaptative strategies and divergence patterns*. Berlin J. Cramer.
- Sillet, S. C., S. R. Gradstein & D. Griffin III** (1995). Bryophyte diversity of *Ficus* tree crowns from cloud forest and pasture in Costa Rica. *The Bryologist* **98**: 251-260.

- Staudacher, T. & C. J. Allègre** (1993). Ages of the second caldera of Piton de la Fournaise volcano (Réunion) determined by cosmic ray produced ^3He and ^{21}Ne . *Earth and Planetary Science Letters* **119**: 395-404.
- Staudacher, T., P. Sarda & C. J. Allègre** (1990). Noble gas systematics of Réunion Island, Indian Ocean. *Chemical Geology* **85**: 1-17.
- Strasberg, D., M. Rouget, D. M. Richardson, S. Baret, J. Dupont & R. M. Cowling** (2005). An assessment of habitat diversity and transformation on La Reunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a basis for identifying broad-scale conservation priorities. *Biodiversity and Conservation* **14**(12): 3015-3032.
- Veneklaas, E., R. Zagt, A. Van Leerdam, R. Van Ek, G. Broekhoven & M. van Genderen** (1990). Hydrological properties of the epiphytic mass of a montane tropical rain forest, Colombia. *Vegetatio* **89**: 183-192.
- Wakaba Futamura, C. & N. T. Wheelwright** (2000). The mosses of Kent Island, New Brunswick. *Northeastern Naturalist* **7**(3): 277-288.
- Wanek, W. & K. Portl** (2005). Phyllosphere nitrogen relations: reciprocal transfer of nitrogen between epiphyllous liverworts and host plants in the understorey of a lowland tropical wet forest in Costa Rica. *New Phytologist* **166**(2): 577-588.
- Wolf, J. H. D.** (1993a). Diversity patterns and biomass of epiphytic Bryophytes and Lichens along an Altitudinal Gradient in the Northern Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **80**(4): 928-960.
- Wolf, J. H. D.** (1993b). Epiphyte communities of tropical montane rain forest in the northern Andes II Upper montane communities. *Phytocoenologica* **22**: 53-103.
- Wolf, J. H. D.** (1993c). Epiphyte communities of tropical montane rain forest in the northern Andes II. Lower montane communities. *Phytocoenologica* **22**: 1-52.
- Wolf, J. H. D.** (1994). Factors controlling the distribution of non-vascular epiphytes in the Northern Andes. *Vegetatio* **112**: 15-28.
- Wood, A. J.** (2007). The nature and distribution of vegetative desiccation-tolerance in hornworts, liverworts and mosses. *The Bryologist* **110**(2): 163-177.
- World Conservation Monitoring Centre** (1992). Global Biodiversity : Status of the Earth's Living Resources. B. Groombridge. London Chapman & Hall: xx + 594.
- Zartman, C. E.** (2003). Habitat fragmentation impacts on epiphyllous bryophyte communities in central Amazonia. *Ecology* **84**(4): 948-954.
- Zartman, C. E. & H. E. M. Nascimento** (2006). Are habitat-tracking metacommunities dispersal limited? Inferences from abundance-occupancy patterns of epiphylls in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* **127**(1): 46-54.

CHAPITRE II

DIVERSITÉ DES BRYOPHYTES DE L'ÎLE DE LA RÉUNION : COLLECTE, ANALYSE ET ORGANISATION DES CONNAISSANCES

1. Premier historique des travaux de recherche en bryologie sur l'île

L'île de La Réunion autrefois appelée Ile Bourbon, est de toutes les îles voisines de Madagascar, celle qui offre la plus riche et la plus nombreuse collection de mousses à la fin du XIX^e siècle. « Les premières mousses citées par Schwaegrichen, par Palisot de Beauvois et par Bridel proviennent de Commerson, qui accompagnant M. de Bougainville dans son voyage autour du monde de 1766 à 1769, resta plusieurs mois à La Réunion et y récolta un petit nombre d'espèces conservées au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris » extrait du Florule bryologique de Emile Bescherelle (1878). Les premiers inventaires bryologiques concernant La Réunion datent de la fin du XVIII^e siècle. Le Tableau 1 rassemble les différentes récoltes au XVIII^e et XIX^e siècle.

Au préalable Palisot de Beauvois (1805) reporte 25 mousses pour La Réunion dans son prodrome. Mais, c'est à Bescherelle que l'on doit la première synthèse (Bescherelle, 1878, 1880), 209 espèces de mousses sont citées pour La Réunion. Ces travaux seront suivis de peu par ceux de Renault (1897).

Tableau 1 : Bryophytes rapportées des voyages des naturalistes à La Réunion (Bescherelle 1880). Données de localisation des herbiers à PC, Muséum National d'Histoire Naturelle, A. Allard (com. pers.)

Récoltes	Naturalistes	Date et durée de récolte	Herbier PC
« Un petit nombre d'espèces »	Commerson	1766-1769	Hb Général, Hb Bescherelle et Hb Cosson
« Un grand nombre de mousses »	Bory de Saint-Vincent	1801-1802	Hb Général, Hb Bescherelle et Hb Cosson
« Deux ou trois espèces »	M. Bélanger sur « La Chevrette »	1827-1829	Hb Général, Hb Montagne, Hb Bescherelle
-	Mr. Ad. Delessert	1854	Hb. Montagne et Hb Général
« Le plus grand nombre »	M. Richard (Dr. du jardin botanique de l'île)	1837	Hb Général, Hb Bescherelle, Hb Cosson et Hb Montagne
« Une trentaine d'espèces »	M. Lepervenche (père)	-	Hb Général, Hb Bescherelle
-	M. Frappier	-	Hb Bescherelle, Hb Général
« 25 espèces »	M. Potier (Dr. du jardin botanique de l'île)	-	Hb Général
« récoltes considérables »	M. Georges de l'Île	Plusieurs mois	Hb Général, Hb Bescherelle
-	M. Paul Lepervenche	-	Hb Général, Hb Bescherelle

Des frères ecclésiastiques ont par la suite marqué les connaissances bryologiques à La Réunion, tout d'abord, le frère Albert Gimalac (1910-2001), qui consacra une grande partie de son temps libre à l'étude des bryophytes, il était pour cela en correspondance avec le Frère belge Onraedt. En parcourant ses lettres ce passage est extrait « *Mes récoltes de mousses, flicales, sélaginelles, lycopodes sont destinées au Muséum d'Histoire Naturelle de Bruxelles. Mes envois à ce muséum vont atteindre les 2000 spécimens.* »

Une espèce d'Orthotrichaceae, lui a été dédiée *Macromitrium gimalacii* Bizot & Onraedt, mais qui désormais est connue sous le nom de *Macrocoma lycopodioides* (Schwägr.) Vitt.

Frère Maurice Onraedt (1904-1998), de par les collections envoyées par Frère Gimalac et de sa venue sur l'île, contribua également énormément à la bryoflore de La Réunion. Quatre bryologues lui ont par la suite dédié des espèces récoltées à La Réunion : deux endémiques, *Daltonia onraedtii* Bizot et *Leucoloma onraedtii* La Farge, puis *Lophocolea onraedtii* Grolle et *Jungermania onraedtii* Vána.

Thérésien Cadet a également reporté dans son travail de thèse (Cadet 1977) des bryophytes identifiées par Bizot (Muséum National D'Histoire Naturelle) qui lui a dédié une nouvelle espèce de mousse avec Onraedt en 1974: *Bryum cadetii* Bizot & Onr. (Type : Réunion, Plaine des Salazes, *Cadet 205*, Herbarium Cadet et Bizot).

Pierre Tixier du Muséum National d'Histoire Naturelle, alors âgé de 77 ans, écrivait un courrier le 22 Mars 1996 au Pr. Cadet (1937-1987), ancien directeur du laboratoire de Botanique, lui proposant de travailler sur la bryoflore de La Réunion, s'indignant que la flore des Mascareignes ne traite que des phanérogames. Ainsi, il demandait au Pr. Cadet d'initier des récoltes de bryophytes afin d'envisager de réaliser une *check list* des bryophytes de La Réunion, comme il l'avait réalisée pour l'île Maurice (Tixier & Guého 1997).

En 1962, ingénieur chimiste de profession, Gillis Een, se rend à La Réunion suite à une excursion organisée lors d'une conférence internationale sur le sucre. Après cette conférence, il resta une semaine dans les Mascareignes, collectant à Maurice et à La Réunion.

Marshall Crosby, bryologue américain, a également récolté à La Réunion dans les années 70, dans le cadre d'expéditions à Madagascar, Maurice, en Afrique de l'Est et du Sud, faisant de multiples récoltes sur ces territoires peu explorés et cherchant particulièrement des espèces du genre *Squamidium*. En 1973, un chercheur belge Jean Louis de Sloover effectue des récoltes de bryophytes à travers l'île dont 394 spécimens ont été identifiés.

En 1983, à la conférence internationale de Bryologie à Tokyo, il a été clairement montré que les investigations bryologiques en Afrique étaient peu nombreuses et que de multiples régions avaient été très peu collectées, particulièrement des régions avec de fort taux d'endémisme, et une grande richesse spécifique. Il a été ainsi déclaré que de nombreuses collections devaient être faites avant de commencer un travail de révision taxonomique. R.E Magill (MO) était invité pour

être l'éditeur général et l'éditeur des mousses et T. Pócs pour être l'éditeur des hépatiques. Ainsi le travail de terrain a été financé entre autres par « The National Geographic Society » dans environ 12 régions prioritaires. Pr. Pócs possédait déjà à ce moment une longue expérience dans le monde tropical, pour avoir séjourné plus ou moins pour de longues périodes dans plus de vingt pays à travers le monde depuis les années 60. Ainsi il a exploré et étudié la bryoflore du Vietnam, d'Amérique Latine, l'Asie et l'Afrique où il a été employé quatre ans comme *senior lecturer* à l'Université de Tanzanie (Orbán 2003).

Ainsi suite à la conférence de Tokyo, Pr. T. Pócs s'est rendu dans les îles de l'océan Indien et à trois reprises à La Réunion, du 21 août au 3 septembre 1994 puis de février à mars 1995, où il a effectué de multiples récoltes. En 1996, il revient, accompagné d'une équipe pluridisciplinaire, comprenant des bryologues taxonomistes, écologues, écophysiologistes et zoologues. L'objet de cette étude pluridisciplinaire menée par l'institut « Eszterhazy teachers' college » (Eger, Hongrie) en collaboration avec le Muséum d'Histoire Naturelle et le département de Botanique de l'Université de La Réunion, consistait à obtenir une image exhaustive de la flore bryophytique et lichénique de l'île, avec une attention particulière aux espèces rares et endémiques. Ils étaient également intéressés par la compréhension du fonctionnement des forêts tropicales. A La Réunion, il a particulièrement orienté ses recherches sur les communautés épiphyllées (Pócs 1997) et épiphytes de bryophytes. De plus, des études ont porté sur la microfaune associée aux bryophytes épiphytes et dans les sols des forêts tropicales locales.

De cette étude pluridisciplinaire, plusieurs publications ont été rédigées, notamment en systématique des bryophytes (Pénzesné Kónya 1997; Dulai *et al.* 2003; Molnár *et al.* 2003; Pénzesné Kónya *et al.* 2003; Pócs 2006a, 2006b). Malheureusement, leur collaboration de recherche n'a pu continuer en raison du manque de financements, et l'équipe de Bryologie Hongroise a cessé (compers. Pócs). Pr. Pócs aujourd'hui à la retraite désormais, continue de travailler à l'identification des spécimens récoltés avec l'aide de Pr. Orbán.

Au début de mes recherches sur la bryoflore de La Réunion, la littérature ne fournissait pas de bilan précis de la richesse bryologique de l'île. Probst (1995) fait état de 228 espèces de mousses pour l'île, à partir de publications disponibles et de correspondances échangées entre Tixier (PC) et Cadet (Université de la Réunion). Grolle (1995) énumère 220 espèces d'hépatiques pour l'île.

En 1996, T. Pócs à partir principalement du travail de Grolle (1995) et de la liste préliminaire de Probst (1995) et de ses récoltes, réalise une liste des hépatiques et anthocérotes des îles Mascareignes non publiée.

Plus tard, Frahm (2003) estime pour La Réunion que l'on peut dénombrer 376 *Musci* et 227 *Hepaticae*. Arts (2005), ajoute 32 nouvelles espèces pour La Réunion de mousses et d'hépatiques. Lors de ses quatre visites en Mars 1997, Septembre à Octobre 1997, Octobre à Novembre 1998 et Février à Mars 2000, il collecte ainsi plus de 5000 spécimens de bryophytes à travers l'île. Son souhait était de réaliser une flore des mousses de La Réunion, mais sa disparition prématurée le 11 Octobre 2000 laisse ce projet inachevé (Stieperaere 2000). Depuis 2003, avec Jacques Bardat, nous travaillons sur la bryoflore de cette île plus de 500 récoltes ont été effectuées en parallèle des relevés de thèse, un premier volet de la Flore des Hépatiques de La Réunion est prévu pour les années à venir.

En parallèle, j'ai initié depuis 2005 un herbier de bryophytes à l'herbier universitaire de La Réunion, celui-ci compte désormais 256 spécimens identifiés, dont les principaux échantillons ont été déposés par M. Chuah-Petiot, T. Pócs. Depuis la création de cet herbier bryologique (REU), des cartons d'échantillons de bryophytes ont été légués notamment des échantillons non identifiés, récoltés par le Frère Gimalac comprenant 129 enveloppes de spécimens, datant de novembre 1970 principalement collectés au Tremblet, à la Plaine des Palmistes et à l'intérieur de l'enclos Fouqué. Par ailleurs des spécimens de bryophytes récoltés par le Pr. Thérésien Cadet sont également entreposés à l'herbier, ces échantillons sont numérotés et associés à des localisations reportées dans ses carnets de terrain. Dans l'attente de leur identification, ces échantillons seront ensuite intégrés à l'herbier universitaire de La Réunion (REU).

Ainsi après plus de 200 ans de prospections non régulières par plus d'une soixantaine de récolteurs (Annexe A), nous avons tenté de localiser ces échantillons de bryophytes de La Réunion avec un étudiant de Master P. Staménoff.

Un nombre de spécimens s'élevant à 8024 échantillons a été recensé dans les herbiers investigués. Le graphique suivant reporte ainsi les spécimens localisés et divisés en spécimens dits récents, historiques et non datés. La littérature incombe une durée de vie de 40 ans pour la vali-

dité d'une flore nous avons ainsi décidé de prendre la date de 1960 pour séparer les données dite historiques des données récentes.

Les collections de bryophytes de La Réunion se trouvent principalement dans ces trois herbiers européens (Figure 8). C'est l'herbier parisien (PC) au Muséum National d'Histoire Naturelle, qui possède le plus d'échantillons dits anciens, souvent pas datés portant juste une localisation sommaire (« Insula Bourbon », par exemple), mais il est à noter qu'une grande part des collections de PC ne sont pas informatisées (pas prises en compte ici) ni même rangées ainsi, probablement que ce chiffre est sous estimé. L'herbier de Meise (BR) avec 5243 échantillons informatisés est le plus riche en échantillons issus de La Réunion, qui concernent principalement les échantillons collectés par les frères Gimalac & Onraedt et de De Sloover. L'herbier de Stockholm possède 1153 échantillons principalement collectés par G. Een. L'herbier REU initié récemment est encore pauvre en collections de bryophytes par rapport aux 10 559 espèces de plantes vasculaires et ptéridophytes qu'il possède. L'herbier REU sera bientôt enrichi par des duplicatas des spécimens du Jardin National Botanique de Belgique qui seront légués par le curator Herman Stieperaere et par mes échantillons de thèse ; ces échantillons pourront ainsi être plus facilement accessibles pour l'étude de la bryoflore réunionnaise.

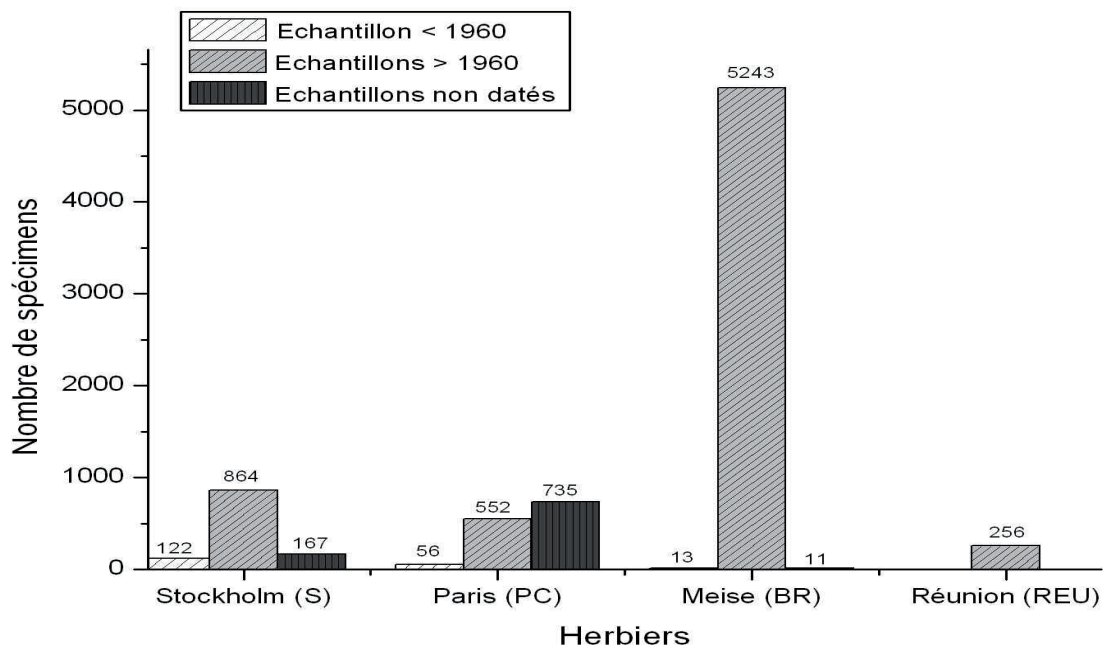


Figure 8 : Distribution des échantillons anciens et récents de bryophytes dans 4 herbiers majeurs pour la bryoflore réunionnaise.

Il est à noter que des collections de bryophytes de La Réunion sont également localisées au Missouri Botanical Garden, mais l'herbier du MOBOT n'étant pas informatisé, la récolte de ces données serait très fastidieuse. C'est également le cas de l'herbier de Eger en Hongrie, mais Prof. T. Pócs m'a récemment fait parvenir la liste des échantillons identifiés de l'expédition 1994-1996, ces échantillons sont actuellement déposés à l'herbier de Eszterházy College à Eger, (EGR) ; plus de la moitié des collections de cette expédition reste non identifiée.

Ainsi ce premier travail sur l'historique de la Bryologie à La Réunion a permis de mettre en lumière quels ont été les acteurs qui ont contribué à la connaissance de la bryoflore locale, d'identifier le nombre de spécimens récoltés à La Réunion (> 8024 spécimens) et de localiser ces échantillons. Désormais, l'étape suivante consistera à inventorier les espèces présentes et de fournir une première liste des bryophytes de La Réunion, travail de base pour les futures recherches en bryologie sur l'île.

2. *Check list* des bryophytes de La Réunion

A partir des données d'herbier et de bibliographie, une première liste des bryophytes de La Réunion a été réalisée.

Cette liste est composée de 404 espèces et taxons infra-spécifiques de mousses incluant 148 genres et de 241 espèces et taxons infra-spécifiques d'hépatiques et d'anthocérotes. Quatre espèces sont considérées comme nouvelles pour l'île.

Cette *check list* des bryophytes de La Réunion a été publiée dans *Tropical Bryology* 26 : 89-118 en 2005.

Check list of the bryophytes of Réunion Island (France)

Claudine Ah-Peng^a & Jacques Bardat^b

^a Université de la Réunion, Faculté des Sciences, UMR C53 Peuplements végétaux et bio-agresseurs en milieu tropical, BP 7151, 97 715 Sainte-Clotilde Messag. cedex 9, France. claudine.ahpeng@univ-reunion.fr

^b Muséum National d'Histoire Naturelle, Département Régulations, Développement et Diversité moléculaire, USM 505 «Ecosystèmes et Interactions toxiques», Equipe Bryophytes et bioindication, C.P. 39, 57, rue Cuvier, 75 231 Paris Cedex 05, France. bardat@mnhn.fr

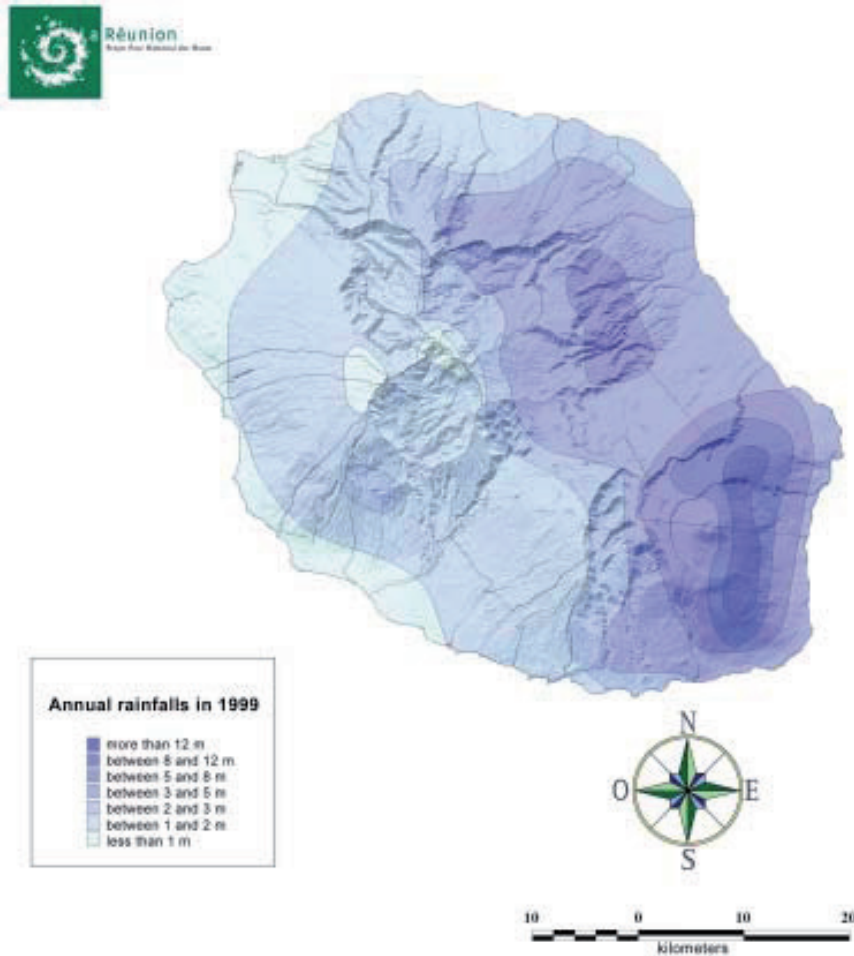
Abstract: A systematic, literature-based compilation of bryophytes of Réunion Island has been made, with the additional examination of herbarium specimens. The list of 148 genera and 404 species and infraspecific taxa of mosses and 87 genera and 241 species and infraspecific taxa of hepatics and hornworts are here reported, including four mosses reported as new to Réunion.

Introduction

Réunion Island is a French overseas department in the western Indian Ocean. This tropical island in the southern hemisphere is the remnants of a huge volcano, with an elliptical shape and an area of 2511 km² with its highest point at Le Piton des Neiges (3069 m), and still retains one of the most active volcanoes in the world, the Piton de la Fournaise, which reaches 2631 m. The island is characterized by the presence of primary

ecosystems (forest, lands, altitudinal grass) in a good state of conservation for the occidental Indian Ocean area. The presence of the two big volcanoes leads to the presence of a high diversity of biotopes. The resulting biodiversity reflects both the variation in altitude and the volcanic activity. Finally, an important contrast in the rainfall increases even more the ecological gradient of the island.

TROPICAL BRYOLOGY 26 (2005)



Annual rainfalls of Réunion Island (Source: Mission Parc National, 2003)

At present, 30 % of the surface of the island is still covered by natural forests. A good knowledge of the specific and functional diversity is required for the conservation of primary vegetation. In the past, the bryoflora of the island was collected intermittently, and few results were published. Generally, previous authors produced monographs that comprise the whole archipelago of Mascarenes and Madagascar.

The first bryological inventory of Réunion Island dates to the end of the 19th century, when Bescherelle wrote the first

synthesis (Bescherelle 1878, 1880), followed by the works of Renauld (1897). Other researchers collected bryophytes in the 20th century, (Jovet-Ast, 1958; Een, 1976; Onraedt 1977; Een, 1989; Bischler 1990; Jovet-Ast 1993; Arts & Yamada 1998), and Müller (2000, 2002) in the 21st century. Crosby and Schultze-Motel (1983) published a check-list of the western Indian Ocean Islands.

Existing bibliographies do not furnish an adequate assessment of the bryological richness of the island. Frahm (2003) estimates for Réunion island 376 Musci and 227 Hepaticae.

TROPICAL BRYOLOGY 26 (2005)

The authors believe that these figures do not adequately represent the bryological richness of the island, and that it is necessary to update these data with the aim of promoting and opening research fields on the ecology of insular tropical bryophytes.

Methodology

In view of the phytogeographic interest in La Réunion island, this check list is intended to make available a summary of both Musci and Hepaticae reported in this area. This work is based on reports in the literature and has been mostly based on the recent publications of O'Shea (2003) and Wigginton (2002, 2004). Our compilation is divided into 3 parts: the list of the Musci, the list of Hepaticae and Hornworts, and finally a third part that will summarize the data into tables.

Generally, the **nomenclature** used refers to the works of O'Shea (2003) & Wigginton (2004). However, for the species of wide distribution and present notably in Europe (cosmopolitan or circumboreal species), we used for the Musci the nomenclature of Corley, Crundwell et al. (1981) and Corley & Crundwell (1991) and for the Hepaticae and Hornworts the work of Grolle & Long (2000). For example: *Sphagnum nemoreum* Scop. is mentioned with the name of *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw. var. *capillifolium*, another example is *Loeskeobryum brevirostre* (Brid.) M.Fleisch. ex Broth., mentioned as *Hylocomium brevirostre* (Brid.) Bruch, Schimp. & W.Gümbel

The **endemicity** proposed for the species is a strict endemicity for Réunion Island: this is indicated in the species list by the letter **B** for Bourbon, the former name of Réunion Island. However this criteria remains relative and depends on both collecting and taxonomic work on Réunion as well as in neighbouring areas. In the same way, the identification of some taxa should be treated cautiously: for example, the presence of the *Schistidium apocarpum* var. *apocarpum* (Hedw.) Bruch, Schimp. & W.Gümbel on the island was reported before the

publication of Blom (1996) on the *Schistidium apocarpum* complex, and thus should be verified. It is the same for such difficult families as *Lejeuneaceae* or *Aneuraceae*.

The **check list** is presented in this way:

- Synopses of genera for Musci, Hornworts and Hepaticae are made based on the work of O'Shea (2003) and Wigginton (2004).
- Families are arranged alphabetically within each order. The number of species for each genera is reported in brackets.
- The checklists are in alphabetical order of taxon name with the current name shown in bold italic font. Except for Jovet-Ast, the authorities of names follow Brummitt & Powell (1992).
- The number of species for each genera is reported in brackets.
- The reference that follows the species name is usually the first report of the occurrence of the taxon on the island, but otherwise follows the check list of O'Shea (2003) and Wigginton (2004).
- The references from herbarium specimens, when present, are cited as: locality, ecology, altitude, collection date, collector, determiner, herbarium number, herbarium!.
- Data was current at the end of February 2005.

Synopsis of families and genera for Musci**Family Andreaeaceae***Andreaea* (2)**Family Anomodontaceae***Anomodon* (2)**Family Bartramiaceae***Anacolia* (1)*Bartramia* (3)*Breutelia* (6)*Leiomela* (1)*Philonotis* (8)**Family Brachytheciaceae***Brachythecium* (5)*Eurhynchium* (1)*Palamocladium* (1)*Pseudoscleropodium* (1)*Rhynchostegiella* (1)*Rhynchostegium* (3)*Squamidium* (1)**Family Bruchiaceae***Trematodon* (3)**Family Bryaceae***Anomobryum* (1)*Brachymenium* (5)*Bryum* (9)*Rhodobryum* (2)**Family Calymperaceae***Calymperes* (4)*Leucophanes* (3)*Syrrhopodon* (12)**Family Catagoniaceae***Catagonium* (1)**Family Daltoniaceae***Calypstrochaeta* (1)*Daltonia* (4)*Distichophyllum* (1)**Family Dicranaceae***Anisothecium* (1)*Aongstroemia* (2)*Atractylocarpus* (1)*Bryohumbertia* (1)*Campylopus* (22)*Dicranella* (3)*Dicranoloma* (3)*Holomitrium* (4)*Leptotrichella* (1)*Leucoloma* (19)*Pseudephemerum* (1)**Family Ditrichaceae***Ceratodon* (1)*Ditrichum* (2)*Garckea* (1)**Family Entodontaceae***Entodon* (3)**Family Eustichiaceae***Eustichia* (1)**Family Fabroniaceae***Rhizofabronia* (1)**Family Fissidentaceae***Fissidens* (13)**Family Funariaceae***Entosthodon* (2)*Funaria* (3)*Physcomitrium* (1)**Family Grimmiaceae***Grimmia* (3)*Gymnostomiella* (1)*Racomitrium* (3)*Schistidium* (1)**Family Hedwigiaceae***Hedwigidium* (1)

Family Hookeriaceae	Family Neckeraceae
<i>Hookeria</i> (1)	<i>Homaliodendron</i> (1)
<i>Chaetomitrium</i> (1)	<i>Neckera</i> (1)
Family Hylocomiaceae	<i>Neckeropsis</i> (2)
<i>Hylocomium</i> (1)	<i>Pinnatella</i> (1)
Family Hypnaceae	<i>Porothamnium</i> (2)
<i>Ectropothecium</i> (5)	<i>Porotrichum</i> (3)
<i>Hypnum</i> (6)	Family Orthodontiaceae
<i>Isopterygium</i> (4)	<i>Orthodontium</i> (1)
<i>Mittenothamnium</i> (5)	Family Orthotrichaceae
<i>Phyllocladon</i> (2)	<i>Cardotiella</i> (2)
<i>Taxithelium</i> (1)	<i>Leiomitrium</i> (1)
<i>Vesicularia</i> (5)	<i>Macrocoma</i> (1)
Family Hypopterygiaceae	<i>Macromitrium</i> (10)
<i>Lopidium</i> (1)	<i>Schlotheimia</i> (13)
<i>Hypopterygium</i> (1)	<i>Ulota</i> (1)
Family Leptodontaceae	<i>Zygodon</i> (2)
<i>Leptodon</i> (1)	Family Pterigynandraceae
Family Leskeaceae	<i>Trachyphyllum</i> (1)
<i>Schwetschkea</i> (1)	Family Phyllogoniaceae
Family Leucobryaceae	<i>Phyllogonium</i> (3)
<i>Leucobryum</i> (5)	Family Pilotrichaceae
<i>Octoblepharum</i> (1)	<i>Callicostella</i> (2)
Family Leucodontaceae	<i>Cyclodictyon</i> (6)
<i>Felipponea</i> (1)	<i>Lepidopilidium</i> (3)
<i>Pterogonium</i> (2)	<i>Lepidopilum</i> (1)
Family Leucomiaceae	<i>Pilotrichella</i> (3)
<i>Leucomium</i> (1)	Family Plagiotheciaceae
Family Meteoriaceae	<i>Plagiothecium</i> (1)
<i>Aerobryidium</i> (1)	Family Polytrichaceae
<i>Aerobryopsis</i> (1)	<i>Atrichum</i> (1)
<i>Floribundaria</i> (2)	<i>Pogonatum</i> (7)
<i>Orthostichella</i> (1)	<i>Polytrichum</i> (3)
<i>Papillaria</i> (1)	Family Pottiaceae
Family Mniaceae	<i>Anoetangium</i> (4)
<i>Mielichhoferia</i> (1)	<i>Astomum</i> (1)
<i>Pseudopohlia</i> (1)	<i>Barbula</i> (2)
<i>Plagiomnium</i> (1)	<i>Bryoerythrophyllum</i> (1)

<i>Didymodon</i> (1)	<i>Trichosteleum</i> (4)
<i>Hymenostylium</i> (2)	<i>Warburgiella</i> (1)
<i>Hyophila</i> (1)	<i>Wijkia</i> (1)
<i>Leptodontium</i> (5)	Family Serpotortellaceae
<i>Leptophascum</i> (1)	<i>Serpotortella</i> (2)
<i>Pseudosymblepharis</i> (2)	Family Sphagnaceae
<i>Tortella</i> (2)	<i>Sphagnum</i> (14)
<i>Trichostomum</i> (5)	Family Splachnaceae
<i>Weissia</i> (3)	<i>Tayloria</i> (2)
Family Prionodontaceae	Family Stereophyllaceae
<i>Prionodon</i> (1)	<i>Stereophyllum</i> (1)
Family Pterobryaceae	Family Symphyodon
<i>Calypothecium</i> (2)	<i>Symphyodon</i> (1)
<i>Hildebrandtiella</i> (2)	Family Thuidiaceae
<i>Jaegerina</i> (2)	<i>Pelekium</i> (1)
<i>Orthostichidium</i> (1)	<i>Thuidium</i> (3)
<i>Orthostichopsis</i> (5)	Family Trachypodaceae
Family Ptychomitriaceae	<i>Trachypodopsis</i> (1)
<i>Ptychomitrium</i> (1)	<i>Trachypus</i> (2)
Family Racopilaceae	
<i>Racopilum</i> (6)	
Family Rhabdoweisiaceae	
<i>Amphidium</i> (1)	
Family Rhacocarpaceae	
<i>Rhacocarpus</i> (1)	
Family Rhizogoniaceae	
<i>Pyrrhobryum</i> (2)	
Family Rutenbergiaceae	
<i>Rutenbergia</i> (2)	
Family Seligeriaceae	
<i>Blindia</i> (2)	
Family Sematophyllaceae	
<i>Acroporium</i> (1)	
<i>Macrohymenium</i> (1)	
<i>Meiothecium</i> (1)	
<i>Radulina</i> (1)	
<i>Rhaphidorrhynchium</i> (2)	
<i>Sematophyllum</i> (4)	

TROPICAL BRYOLOGY 26 (2005)

Synopsis of families and genera for Hepaticae and Hornworts**Division Marchantiophyta (Hepaticae, Liverworts)****Class MARCHANTIOPSIDA****Subclass Marchantiidae****Order MARCHANTIALES**Family **Aytoniaceae***Asterella* (1)*Plagiochasma* (2)Family **Exormothecaceae***Exormotheca* (1)Family **Marchantiaceae***Dumortiera* (1)*Marchantia* (3)Family **Ricciaceae***Riccia* (4)Family **Targioniaceae***Targionia* (1)Family **Wiesnerallaceae***Wiesnerella* (2)**Class JUNGERMANNIOPSIDA****Subclass Metzgeriidae****Order METZGERIALES**Family **Aneuraceae***Aneura* (1+3*)*Riccardia* (5)Family **Fossombroniaceae***Fossombronia* (4)Family **Metzgeriaceae***Metzgeria* (5)Family **Pallaviciniaceae***Jensenia* (1)*Pallavicinia* (1)*Symphyogyna* (2)*Symphyogynopsis* (1)**Subclass Jungermanniidae****Order
JUNGERMANNIALES**Family **Acrobolbaceae***Lethocolea* (1)*Marsupidium* (1)*Tylimanthus* (1)Family **Adelanthaceae***Adelanthus* (2)Family **Arnelliaceae***Gongylanthus* (2)Family **Balantiopsaceae***Isotachis* (1)Family **Calypogeiaceae***Calypogeia* (6)*Mnioloma* (1)Family **Cephaloziaceae***Cephalozia* (1)*Iwatsukia* (1)*Odontoschisma* (1)

TROPICAL BRYOLOGY 26 (2005)

Family **Cephaloziellaceae**

- Allisoniella* (1)
Cephaloziella (2)
Kymatocalyx (1)

Family **Exomorthecaceae**

- Exomorthea* (1)

Family **Geocalycaceae**

- Clasmatocolea* (1)
Conoscyphus (1)
Geocalyx (1)
Heteroscyphus (3)

- Leptoscyphus* (1)

- Lophocolea* (10)

Family **Gymnomitriaceae**

- Marsupella* (1)

Family **Herbertaceae**

- Herbertus* (2)

Family **Jubulaceae**

- Frullania* (17)

Family **Jungermanniaceae**

- Anastrophyllum* (2)

- Andrewsianthus* (1)

- Cryptochila* (1)

- Gottschelia* (1)

- Jamesoniella* (2)

- Jungermannia* (5)

- Nardia* (1)

- Notoscyphus* (1)

- Plicanthus* (1)

- Syzygiella* (1)

Family **Lejeuneaceae****Ptychanthoideae****Ptychantheae**

- Acrolejeunea* (2)

- Bryopteris* (1)

- Lopholejeunea* (9)

- Marchesinia* (1)

- Mastigolejeunea* (3)

- Schiffneriolejeunea* (3)

- Thysananthus* (1)

Lejeuneoideae**Brachiolejeuneae**

- Acanthocoleus* (1)

- Odontolejeunea* (1)

- Stictolejeunea* (1)

Cololejeuneae

- Cololejeunea* (15)

- Colura* (5)

- Diplasiolejeunea* (1)

Lejeuneae

- Ceratolejeunea* (2)

- Cheilolejeunea* (10)

- Drepanolejeunea* (4)

- Haplolejeunea* (1)

- Lejeunea* (10)

- Lepidolejeunea* (1)

- Leucolejeunea* (2)

- Microlejeunea* (1)

- Prionolejeunea* (1)

- Taxilejeunea* (2)

Family **Lepidoziaceae**

- Arachniopsis* (2)

- Bazzania* (4)

- Kurzia* (1)

- Lepidozia* (1)

- Telaranea* (1)

Family **Mastigophoraceae**

- Mastigophora* (1)

Family **Plagiochilaceae**

- Plagiochila* (18)

Family **Pleuroziaceae**

- Pleurozia* (1)

Family **Porellaceae**

- Porella* (2)

Family **Radulaceae**

- Radula* (12)

Family **Schistochilaceae**

- Gottschea* (2)

Division Anthocerotophyta (Hornworts)

Class ANTHOCEROTOPSIDA

Order ANTHOCEROTALES	Family Dendrocerotaceae
Family Anthocerotaceae	<i>Dendroceros</i> (1)
<i>Anthoceros</i> (1)	
<i>Phaeoceros</i> (1)	

Musci reported from Réunion Island

Taxa	
	Andreaeaceae
<i>Andreaea borbonica</i> Besch. (Een 1993a)	
<i>Andreaea tsaratananae</i> Thér. (Een 1993a)	
	Anomodontaceae
<i>Anomodon pseudotristsis</i> (Müll.Hal.) Kindb. (Müller 2000)	
<i>Anomodon tristis</i> (Ces.) Sull. & Lesq. (Müller 2002)	
	Bartramiaceae
<i>Anacolia laevisphaera</i> Taylor (Een 1993a)	
<i>Bartramia gigantea</i> Bory (Fransén 2004)	
<i>Bartramia ithyphylla</i> subsp. <i>patens</i> (Brid.) Fransén (Een 1993a, Fransén 2004)	
<i>Bartramia longifolia</i> Hook. (Een 1993; Fransén 2004)	
<i>Breutelia borbonica</i> De Sloover (Een 1993a)	
<i>Breutelia gnaphalea</i> (P.Beauv.) Mitt. (Een 1993a)	
<i>Breutelia magdalenae</i> De Sloover (Een 1993a)	
<i>Breutelia perrieri</i> Thér. (Een 1993a)	
<i>Breutelia stenodictyon</i> (Renauld & Cardot) Broth. (Een 1993a)	
<i>Breutelia stuhlmannii</i> Broth. (de Sloover 1975)	
<i>Leiomela bartramioides</i> (Hook.) Paris (Een 1993a)	
<i>Philonotis bescherellei</i> Thér., B (Een 1993a)	
<i>Philonotis gracilescens</i> Schimp. (Een 1993a)	
<i>Philonotis hastata</i> (Duby) Wijk & Margad. (Een 1993a)	
<i>Philonotis mauritiana</i> Ångstr. (Een 1993a)	
<i>Philonotis perigonalis</i> Besch., B (Een 1993a)	
<i>Philonotis scabrifolia</i> (Hook.f. & Wilson) Braithw. (Müller & Schäfer-Verwimp 1999)	
<i>Philonotis submarchica</i> Besch., B (Een 1993a)	
<i>Philonotis submarchica</i> var. <i>plumosa</i> Renauld & Cardot, B (Een 1993a)	
	Brachytheciaceae
<i>Brachythecium borgenii</i> (Hampe) A.Jaeger (Een 1993a, 1997)	
<i>Brachythecium chauvetii</i> Renauld & Cardot, B (Een 1993a, 1997)	
<i>Brachythecium decurrens</i> Cardot (Een 1997)	
<i>Brachythecium plumosum</i> (Hedw.) Bruch, Schimp. & W.Gümbel (Een 1997)	
<i>Brachythecium valentinii</i> Besch., B (Een 1993a)	
<i>Eurhynchium acicladium</i> Besch., B (Een 1993a)	
<i>Palamocladium leskeoides</i> (Hook.) E. Britton (Townsend 1969; Een 1993a, 1997; Hofmann 1997)	
<i>Pseudoscleropodium purum</i> (Hedw.) M.Fleisch. (Een 1993a, 1997)	

TROPICAL BRYOLOGY 26 (2005)

- Rhynchostegiella tenelliformis* (Renauld & Cardot) Broth., **B** (Een 1993a, 1997)
Rhynchostegium comorae (Müll.Hal.) A. Jaeger (Een 1997)
Rhynchostegium distans Besch. (Een 1997)
Rhynchostegium pseudodistans Cardot (Een 1997)
Squamidium brasiliense (Hornsch.) Broth. (Allen & Crosby 1986; Een 1993a; Delgadillo M. 1995)

Bruchiaceae

- Trematodon borbonicus* Besch., **B** (Een 1993a)
Trematodon paradoxus Hornsch. (Een 1993a)
Trematodon subambiguus Besch. (Een 1993a)

Bryaceae

- Anomobryum laceratum* Besch., **B** (Ochi 1972) (Een 1993a)
Brachymenium eurychelium Besch. (Ochi 1972)
Brachymenium exile (Dozy & Molk.) Bosch & Sande Lac. (Shaw, Allen et al. 1998)
Brachymenium leptophyllum (Bruch & Schimp. ex Müll.Hal.) Bruch & Schimp. ex A.Jaeger (Müller 2000)
Brachymenium pulchrum Hook. (Een 1993a)
Brachymenium spathidophyllum Besch., **B** (Een 1993a)
Bryum apiculatum Schwägr. (Ochi 1972; Een 1993a)
Bryum argenteum var. *argenteum* Hedw. (Ochi 1972; Een 1993a)
Bryum argenteum var. *submuticum* Besch., **B** (Een 1993a)
Bryum aubertii (Schwägr.) Brid. (Ochi 1972)
Bryum billardierei var. *billardierei* Schwägr. (Ochi 1972; Mohamed 1979; Een 1993a)
Bryum cadetii Bizot & Onr., **B** (Bizot 1974; Een 1993a)
Bryum cellulare Hook. (Ochi 1973; Een 1993a; Delgadillo M. 1995)
Bryum coronatum Schwägr. (Een 1993a)
Bryum pseudotriquetrum var. *pseudotriquetrum* (Hedw.) P.Gaertn., B.Mey. & Scherb. (Müller 2000)
Rhodobryum commersonii (Schwägr.) Brid. (Ochi 1972; Een 1993a)
Rhodobryum giganteum (Schwägr.) Paris (Een 1993a)

Calymperaceae

- Calymperes hispidum* Renauld & Cardot (Een 1993a)
Calymperes palisotii Schwägr. (Müller 2000)
Calymperes taitense (Sull.) Mitt. (Een 1993a; Orbán 1995)
Leucophanes angustifolium Renauld & Cardot (Een 1993a; Salazar Allen 1993a, b)
Leucophanes hildebrandtii Müll.Hal. (Een 1993a)
Leucophanes rodriguezii Müll.Hal. (Salazar Allen 1993a)
Syrrhopodon armatus ssp. *insularus* (Bizot & Onr.) Orbán & W.D.Reese (Orbán 1977)
Syrrhopodon asper Mitt. (Een 1993a)
Syrrhopodon gardneri (Hook.) Schwägr. (Orbán 1981; Een 1993a)
Syrrhopodon gaudichaudii Mont. (Orbán 1981)
Syrrhopodon involutus Schwägr. (Orbán 1981)
Syrrhopodon mahensis var. *mahensis* Besch., **B** (Een 1993a)
Syrrhopodon mauritanus Müll.Hal. ex Ångstr. (Orbán 1978, 1981)
Syrrhopodon parasiticus (Brid.) Besch. (Müller 2002)
Syrrhopodon prolifer var. *acanthoneuros* (Müll.Hal.) Müll.Hal. (Orbán 1981)
Syrrhopodon prolifer var. *hispidocostatus* (Renauld & Cardot in Renauld) Orbán & W.D.Reese (Orbán 1981)
Syrrhopodon prolifer var. *prolifer* Schwägr. (Een 1993a)

Syrrhodon prolifer var. *seychellarum* Orbán, 14 Km W of Ste Anne, Ravine d' Etang, 21°5'20"S, 55°38'10"E, very wet forest with many tree ferns, and rocks affected by the spray of the huge Annette falls at 530-560 m alt., 29th august 1994, Orbán 9434/CH; det. Orbán, REU!
Syrrhodon rodriguezii Renauld & Cardot, **B** (Orbán 1981)

Catagoniaceae

Catagonium nitens ssp. *nitens* (Brid.) Cardot (Lin 1984; Een 1993a, 1997)

Daltoniaceae

Calypstrochaeta asplenioides (Brid.) Crosby (Een 1993a)

Daltonia angustifolia var. *angustifolia* Dozy & Molk. (Een 1993a)

Daltonia latimarginata Besch. (Een 1993a)

Daltonia onraedtii Bizot, **B** (Bizot 1974; Een 1993a)

Distichophyllum mascarenicum Besch. (Een 1993a)

Dicranaceae

Anisothecium cardotti (R.Br.bis) Ochyra (Müller 2002)

Aongstroemia filiformis (P.Beauv.) Wijk & Margad. (Een 1993a) (Delgadillo M. 1995)

Aongstroemia julacea (Hook.) Mitt. (Een 1993a)

Atractycarpus madagascariensis (Thér.) Padberg & J.-P.Frahm (Townsend 1987)

Bryohumbertia filifolia var. *filifolia* (Hornsch.) J.-P.Frahm (Een 1993a)

Campylopus arctocarpus ssp. *madecassus* (Besch.) J.-P.Frahm (Frahm 1985)

Campylopus arcuatus (Brid.) A.Jaeger (Frahm 1985)

Campylopus aureonitens (Müll.Hal.) A. Jaeger (Frahm 1985)

Campylopus bartramiaceus (Müll.Hal.) Thér. (Een 1993a)

Campylopus crateris Besch. (Crosby, Schultze-Motel et al. 1983; Frahm 1985)

Campylopus flexuosus var. *flexuosus* (Hedw.) Brid. (Frahm 1985)

Campylopus flexuosus var. *incacorralsis* (Herzog) J.-P.Frahm (Een 1989)

Campylopus fragilis ssp. *fragilis* (Brid.) Bruch, Schimp. & W.Gümbel (Een 1993a)

Campylopus hildebrandtii (Müll.Hal.) A.Jaeger (Frahm 1985; Een 1989)

Campylopus introflexus (Hedw.) Brid. (Frahm 1985)

Campylopus jamesonii (Hook.) A.Jaeger (Crosby, Schultze-Motel et al. 1983; Frahm 1985)

Campylopus julaceus ssp. *arbogastii* (Renauld & Cardot) J.-P.Frahm (Frahm 1985)

Campylopus nanophyllum Müll.Hal. ex Broth. (Frahm 1985)

Campylopus nivalis var. *nivalis* (Brid.) Brid. (Frahm 1985)

Campylopus pilifer ssp. *pilifer* Brid. (Frahm 1985)

Campylopus praetermissus J.-P.Frahm (Een 1989)

Campylopus pyriformis var. *pyriformis* (Schultz) Brid. (Een 1989)

Campylopus robillardiei Besch. (Frahm 1985)

Campylopus schmidii (Müll.Hal.) A.Jaeger (Crosby, Schultze-Motel et al. 1983; Frahm 1985)

Campylopus smaragdinus (Brid.) A.Jaeger (Bizot 1974; Frahm 1985)

Campylopus thwaitesii (Mitt.) A.Jaeger (Frahm 1985)

Campylopus trachylepharon ssp. *comatus* (Renauld & Cardot) J.-P.Frahm (Een 1989)

Dicranella cratericola Besch., **B** (Een 1993a)

Dicranella flavipes Besch., **B** (Een 1993a)

Dicranella subsubulata (Hampe ex Müll.Hal.) A.Jaeger (Müller 2000)

Dicranoloma billardierei (Brid. ex Anon.) Paris (Een 1993a)

Dicranoloma billardierei var. *scopareolum* (Müll.Hal.) Thér. (Een 1993a)

Dicranoloma borbonicum Renauld & Cardot, **B** (Een 1993a)

Holomitrium borbonicum Besch. (Een 1993a)

Holomitrium borbonicum var. *hamatum* (Müll.Hal.) Thér. (Een 1993a)

Holomitrium cylindraceum var. *cucullatum* (Besch.) Wijk & Margad. (Een 1993a)

TROPICAL BRYOLOGY 26 (2005)

- Holomitrium cylindraceum* var. *cylindraceum* (P.Beauv.) Wijk & Margad. (Een 1993a)
Leptotrichella lutaria (Besch.) Ochyra, **B** (Een 1993a)
Leucoloma bifidum (Brid.) Brid. (La Farge 2002a)
Leucoloma boivinianum var. *boivinianum* Besch. (Een 1993a)
Leucoloma candidulum Besch. (Een 1993a)
Leucoloma capillifolium Renauld, La Réunion Plaine des Osmondes dans l'enclos de la Fournaise, sur les arbres ou arbustes, alt 900 m, 14/12/1970, Leg. Gimalac, det. Bizot, N° MNHN 17204, PC !
Leucoloma cinclidotioides Besch. (Een 1993a; La Farge 2002a)
Leucoloma cirrosulum Renauld, Mare Longue, sur troncs morts couchés, 100 m, rec. Cadet; det. Bizot (1.02.1972), N° MNHN 19401, PC !
Leucoloma fuscifolium Besch. (Een 1993a)
Leucoloma fuscifolium var. *crispatum* Renauld (Een 1993a)
Leucoloma lepervancheri Besch. (Een 1993a; La Farge 2002a)
Leucoloma longifolium (Brid.) Wijk & Margad. (Een 1993a; La Farge 2002b)
Leucoloma mafatense Renauld, **B** (Een 1993a; La Farge 2002a)
Leucoloma membranaceum La Farge
Leucoloma onraedtii La Farge, **B** (Bizot 1974; Een 1993a; La Farge 2002b)
Leucoloma persecundum Besch. Bourbon, Leg. Rodriguez, Herbarium Renauld, PC !
Leucoloma rutenbergii var. *elatum* Renauld (Een 1989)
Leucoloma sanctae-mariae Besch., Réunion, Herbarium Bizot 8470, N° MNHN 21046, PC !
Leucoloma seychellense Besch. (Een 1993a; La Farge 2002a)
Leucoloma sinuosulum Müll.Hal. ex Besch. (Een 1993a)
Leucoloma subcespitulans Besch., **B** (Een 1993a)
Pseudophemerum nitidum (Hedw.) Reimers (Müller 2000)
- Ditrichaceae**
- Ceratodon purpureus* ssp. *convolutus* (Reichardt) Burley (Burley & Pritchard 1990; Een 1993a)
Ditrichum difficile (Duby) M.Fleisch. (Een 1993a)
Ditrichum punctulatum Mitt. (Müller 2000)
Garckea flexuosa (Griff.) Margad. & Nork. (Een 1993a)
- Entodontaceae**
- Entodon dregeanus* var. *borbonicus* Renauld & Cardot, **B** (Een 1993a)
Entodon geminidens (Besch.) Broth. (Buck 1980)
Entodon macropodus (Hedw.) Müll.Hal. (Een 1997)
- Eustichiaceae**
- Eustichia longirostris* (Brid.) Brid. (Een 1993a)
- Fabroniaceae**
- Rhizofabronia persoonii* var. *persoonii* (Schwägr.) M.Fleisch. (Een 1993a, 1997)
- Fissidentaceae**
- Fissidens asplenioides* Hedw. (Een 1993a)
Fissidens brevifrons Mitt. (Bizot 1974; Een 1993a)
Fissidens crispulus Brid. (Bruggeman-Nannenga 1997)
Fissidens darntyi Schimp. (Een 1993a)
Fissidens ellipticus Besch. (Een 1993a)
Fissidens intramarginatus (Hampe) Mitt. (Een 1993a)
Fissidens ovatus Brid. (Een 1993a)
Fissidens palmifolius (P.Beauv.) Broth. (Pursell 1987; Een 1993a)
Fissidens pellucidus var. *pellucidus* Hornsch. (Bruggeman-Nannenga 1993)
Fissidens planifrons Besch. (Blockeel, Arts et al. 2003)
Fissidens plumosus Hornsch. (Een 1993a)

- Fissidens pseudoplumosus* Bizot & Onr., **B** (Bizot 1974; Een 1993a)
Fissidens sciophyllus fo. *sciophyllus* Mitt. (Bruggeman-Nannenga 1993)
- Funariaceae**
- Entosthodon borbonicus* Besch. (Een 1993a)
Entosthodon lepervanchei Besch., **B** (Een 1993a)
Funaria hygrometrica var. *calvescens* (Schwägr.) Kindb. (Een 1993a)
Funaria hygrometrica var. *hygrometrica* Hedw. (Een 1993a)
Funaria hygrometrica var. *mauritiana* (Besch.) Paris (Een 1993a)
Physcomitrium spathulatum var. *spathulatum* (Hornsch.) Müll.Hal. (Müller 2000)
- Grimmiaceae**
- Grimmia elongata* Kaulf. (Een 1993a; Muñoz 1999)
Grimmia laevigata (Brid.) Brid. (Een 1993a)
Grimmia longirostris Hook. (Greven 1996; Muñoz 1998)
Gymnostomiella vernicosa var. *tenerum* (Müll.Hal. ex Dusén) Arts (Arts 1998)
Racomitrium lanuginosum (Hedw.) Brid. (Een 1993a)
Racomitrium membranaceum (Mitt.) Paris (de Sloover 1977; Ochyra & Hertel 1990; Een 1993a)
Racomitrium subsecundum (Hook. & Grev.) Mitt. & Wilson (Een 1993a)
Schistidium apocarpum var. *apocarpum* (Hedw.) Bruch, Schimp. & W.Gümbel (Een 1993a)
- Hedwigiaceae**
- Hedwigidium integrifolium* (P.Beauv.) Dixon in C.E.O.Jensen (Een 1993a)
- Hookeriaceae**
- Hookeria splachnifolia* (Brid.) Arn., **B** (Een 1993a)
Chaetomitrium borbonicum Besch. (Een 1993a)
- Hylocomiaceae**
- Hylocomium brevirostre* (Brid.) Bruch, Schimp. & W.Gümbel (Een 1993a)
- Hypnaceae**
- Ectropothecium occultum* Renauld & Cardot (Een 1993a)
Ectropothecium regulare (Brid.) A. Jaeger (Een 1993a, 1997)
Ectropothecium regulare var. *laxitextum* Thér., **B** (Een 1993a)
Ectropothecium valentinii Besch. (Een 1993a)
Ectropothecium viridulum (Brid.) A.Jaeger, **B** (Een 1993a)
Hypnum bicolor Bél., **B** (Een 1993a)
Hypnum boryanum Schwägr., **B** (Een 1993a)
Hypnum cupressiforme var. *cupressiforme* Hedw. (Een 1997)
Hypnum jutlandicum Holmen & E.Warncke (Een 1993a)
Hypnum macrogynum Besch. (Een 1993a, 1997)
Hypnum radiatum Schwägr., **B** (Een 1993a)
Isopterygium citrinellum Renauld & Cardot, **B** (Een 1993a)
Isopterygium intortum (P.Beauv.) A. Jaeger (Een 1993a)
Isopterygium molle Thér., **B** (Een 1993a)
Isopterygium radicans (Brid.) A. Jaeger, **B** (Een 1993a)
Mittenothamnium bescherellei (Renauld & Cardot) Cardot, **B** (Een 1993a)
Mittenothamnium limosum (Besch.) Cardot (Een 1993a)
Mittenothamnium madagassum (Besch.) Cardot (Een 1993a, 1997)
Mittenothamnium microthamnioides (Geh.) Wijk & Margad. (Een 1997)
Mittenothamnium reptans (Hedw.) Cardot (Een 1993a, 1997)
Phyllocladon perplanicaulis (Broth.) Kis (Kis 2002)
Phyllocladon truncatulus (Müll. Hal.) W.R.Buck (Kis 2002)
Taxithelium pseudo-amoenum (Bél.) Renauld (Een 1993a)

- Vesicularia galerulata* (Duby) Broth. (Een 1993a)
Vesicularia lepervanchei (Besch.) Broth. (Een 1993a)
Vesicularia rodriguezii (Renauld & Cardot) Broth., **B** (Een 1993a)
Vesicularia scaturigina (Brid.) Broth. (Een 1993a)
Vesicularia subsphaerica (Müll.Hal.) Broth., **B** (Een 1993a)
- Hypopterigiaceae**
- Hypopterygium tamarisci* (Sw. ex Sw.) Brid. ex Müll.Hal. (Een 1993a; Kruijjer 1997, 2002)
Lopidium struthiopteris (Brid.) M.Fleisch. (Een 1993a, 1997; Kruijjer 1997, 2002)
- Leptodontaceae**
- Leptodon fuciformis* (Brid.) Enroth (Enroth 1992; Een 1993a)
- Leskeaceae**
- Schwetschkea grateloupii* (Mont.) Müll.Hal. (Een 1993a)
- Leucobryaceae**
- Leucobryum javense* (Brid.) Mitt., **B** (Een 1993a)
Leucobryum juniperoideum (Brid.) Müll.Hal. (Een 1993a)
Leucobryum boryanum Besch. (Een 1993a)
Leucobryum isleanum Besch. (Een 1993a)
Leucobryum mayottense Cardot (Een 1993a)
Octoblepharum albidum Hedw. (Een 1993a)
- Leucodontaceae**
- Felipponea assimilis* (Müll.Hal.) O'Shea (Een 1976, 1993a)
Pterogonium gracile (Hedw.) Sm. (Een 1993a, 1997)
Pterogonium gracile var. *madagassum* (Geh.) M.Fleisch. (Een 1993a)
- Leucomiaceae**
- Leucomium strumosum* (Hornsch.) Mitt. (Müller 2000)
- Meteoriaceae**
- Aerobryidium subpiligerum* var. *majus* (Renauld & Cardot) Wijk & Margad., **B** (Een 1993a)
Aerobryopsis capensis (Müll.Hal.) M.Fleisch. (Een 1993a)
Floribundaria floribunda (Dozy & Molk.) M.Fleisch. (Een 1993a)
Floribundaria vaginans (Welw. & Duby) Broth. (Een 1993a, 1997)
Orthostichella pentasticha (Brid.) W.R.Buck (Een 1993a)
Papillaria africana (Müll.Hal.) A. Jaeger (Een 1993a, 1997)
- Mniaceae**
- Mielichhoferia borbonica* Thér., **B** (Een 1993a)
Plagiomnium rhynchophorum var. *rhynchophorum* (Hook.) T.J.Kop. (Koponen 1981; Een 1993a)
Pseudopohlia microstoma (Harv.) Mizush. (Een 1993a)
- Neckeraceae**
- Homaliodendron exiguum* (Bosch & Sande Lac.) M.Fleisch. (Een 1993a)
Neckera valentiniana Besch. (Een 1993a)
Neckeropsis lepineana (Mont.) M.Fleisch. (Een 1993a)
Neckeropsis madecassa (Besch.) M.Fleisch. (Enroth 1993)
Pinnatella minuta (Mitt.) Broth. (Enroth 1994)
Porothamnium stipitatum (Mitt.) Touw ex De Sloover (de Sloover 1983; Een 1993a)
Porothamnium variifolioides De Sloover (de Sloover 1983)
Porotrichum elongatum (Welw. & Duby) A.Gepp (de Sloover 1983)
Porotrichum madagassum Kiaer ex Besch. (de Sloover 1983; Een 1997)
Porotrichum usagarum Mitt. (de Sloover 1983)
- Orthodontiaceae**
- Orthodontium loreifolium* Besch. (Een 1993a)

Orthotrichaceae

- Cardotiella appendiculata* (Renauld & Cardot) Vitt (Een 1993a)
Cardotiella subappendiculata (Broth.) Vitt (Vitt 1981)
Leiomitrium plicatum (P.Beauv.) Mitt. (Een 1993a)
Macrocoma tenuis ssp. *tenuis* (Hook. & Grev.) Vitt (Een 1993a)
Macromitrium belangeri Müll.Hal., **B** (Een 1993a)
Macromitrium fasciculare Mitt. (Een 1993a)
Macromitrium fimbriatum (P.Beauv.) Schwägr. (Een 1993a)
Macromitrium gimalacii Bizot & Onr., **B** (Een 1993a)
Macromitrium mauritianum Schwägr. (Een 1993a)
Macromitrium pallidum (P.Beauv.) Wijk & Margad. (Een 1993a)
Macromitrium rufescens Besch. (Een 1993a)
Macromitrium scleropodium Besch. (Een 1993a)
Macromitrium serpens (Bruch ex Hook. & Grev.) Brid. (Een 1993a)
Macromitrium voeltzkowii Broth. (Een 1993a)
Schlotheimia angulosa P.Beauv. (Een 1993a)
Schlotheimia badiella Besch. (Een 1993a)
Schlotheimia badiella var. *helicophylla* Besch. (Een 1993a)
Schlotheimia badiella var. *longicaulis* Besch., **B** (Een 1993a)
Schlotheimia brachyphylla Renauld & Cardot, **B** (Een 1993a)
Schlotheimia fornicata Duby (Een 1993a)
Schlotheimia illecebra Schimp. ex Besch. (Een 1993a)
Schlotheimia malacophylla Besch. (Een 1993a)
Schlotheimia microcarpa Geh. (Een 1993a)
Schlotheimia richardii Besch. (Een 1993a)
Schlotheimia robillardii Duby (Een 1993a)
Schlotheimia squarrosa Brid. (Delgadillo M. 1995)
Schlotheimia subfornicata Thér. (Een 1993a)
Ulotia fulva Brid. (Een 1993a)
Zygodon intermedius Bruch, Schimp. & W.Gümbel (Een 1993b)
Zygodon reinwardtii (Hornsch.) A.Braun (Een 1993a)

Pterigynandraceae

- Trachyphyllum inflexum* (Harv.) A.Gepp (Buck 1979)

Phyllogoniaceae

- Phyllogonium fulgens* var. *fulgens* (Hedw.) Brid., **B** (Lin 1983; Een 1993a)
Phyllogonium viride Brid., **B** (Lin 1983)
Phyllogonium viscosum (P.Beauv.) Mitt. (Lin 1983, 1985; Een 1993a; Delgadillo M. 1995)

Pilotrichaceae

- Callicostella fissidentella* (Besch.) Kindb. (Een 1993a)
Callicostella salaziae (Besch.) Broth. (Een 1993a)
Cyclodictyon albicans (Hedw.) Kuntze, **B** (Een 1993a)
Cyclodictyon aubertii (P.Beauv.) Kuntze (Een 1993a, 1997)
Cyclodictyon borbonicum (Besch.) Broth. (Een 1993a)
Cyclodictyon brevifolium Broth. (Een 1993a)
Cyclodictyon perrottetii Demaret & P.de La Varde, **B** (Een 1993a)
Cyclodictyon vesiculosum (Brid.) Kuntze (Een 1993a)
Lepidopilidium cespitosum (Besch.) Broth. (Een 1993a, 1997)
Lepidopilidium flexuosum (Besch.) Paris, **B** (Een 1993a, 1997)
Lepidopilidium isleanum (Besch.) Broth., **B** (Een 1993a)
Lepidopilium hirsutum Besch., **B** (Een 1993a)

TROPICAL BRYOLOGY 26 (2005)

Pilotrichella isleana var. *isleana* Besch. (Een 1993a, 1997)
Pilotrichella mascarenica (Müll.Hal.) A. Jaeger (Een 1993a)
Pilotrichella phleoides (Brid.) A. Jaeger, **B** (Een 1993a)

Plagiotheciaceae

Plagiothecium nitens Dixon (Een 1997)

Polytrichaceae

Atrichum androgynum (Müll.Hal.) A.Jaeger (Een 1993a) (de Sloover 1986)
Pogonatum belangeri (Müll.Hal.) A. Jaeger (Hyvönen 1989)
Pogonatum convolutum (Hedw.) P.Beauv. (de Sloover 1986; Hyvönen 1989)
Pogonatum gracilifolium Besch. (Hyvönen 1989)
Pogonatum perichaetiale ssp. *oligodus* (Müll.Hal.) Hyvönen (de Sloover 1986; Hyvönen 1989)
Pogonatum proliferum (Griff.) Mitt. (Een 1993b, a)
Pogonatum urnigerum (Hedw.) P.Beauv. (Müller 2002)
Pogonatum usambaricum (Broth.) Paris (Hyvönen 1989)
Polytrichum commune var. *commune* Hedw. (de Sloover 1986)
Polytrichum piliferum Hedw. (Müller & Schäfer-Verwimp 1999)
Polytrichum subpilosum P.Beauv. (de Sloover 1986; Een 1993a)

Pottiaceae

Anoetangium aestivum (Hedw.) Mitt. (Sollman & Een 1996)
Anoetangium borbonense Besch. (Een 1993a)
Anoetangium mafatense Renauld & Cardot (Een 1993a)
Anoetangium raphidostegium Besch. (Een 1993a)
Astomum borbonicum Bizot & Onr., **B** (Een 1993a) (Bizot 1974)
Barbula indica var. *indica* (Hook.) Spreng. in Steud. (Sollman & Een 1996)
Barbula unguiculata Hedw. (Müller 2000)
Bryoerythrophyllum campylocarpum (Müll.Hal.) H. A. Crum (Sollman & Een 1996)
Didymodon maschalogena (Renauld & Cardot) Broth. (Een 1993b)
Hymenostylium recurvirostrum (Hedw.) Dixon (Müller 2002)
Hymenostylium scaturiginosum (Müll.Hal.) Broth. (Een 1993a)
Hyophila involuta (Hook.) A. Jaeger (Een 1993a; Sollman & Een 1996)
Leptodontium flexifolium (Dicks.) Hampe (de Sloover 1987)
Leptodontium longicaule ssp. *stellatum* (Brid.) De Sloover (de Sloover 1987)
Leptodontium longicaule var. *longicaule* Mitt. (de Sloover 1987; Delgadillo M. 1995)
Leptodontium longicaule var. *microruncinatum* (Dusén) R.H.Zander, (Een 1993b, Delgadillo, 1995)
Leptodontium pungens (Mitt.) Kindb. (de Sloover 1987)
Leptodontium viticulosoides var. *viticulosoides* (P.Beauv.) Wijk & Margad. (de Sloover 1987; Een 1993a; Delgadillo M. 1995)
Leptophascium leptophyllum (Müll.Hal.) J.Guerra & M.J.Cano (Müller 2000)
Pseudosymblepharis bombayensis (Müll.Hal.) P.Sollm. (Sollman & Een 1996)
Pseudosymblepharis circinnatula (Broth. in Voeltzk.) R.H.Zander (Een 1993a)
Tortella humilis (Hedw.) Jenn. (Müller & Schäfer-Verwimp 1999)
Tortella vernicosa (Renauld & Cardot) Broth., **B** (Een 1993a)
Trichostomum brachydontium ssp. *mutabile* (Bruch) Giacom., **B** (Een 1997)
Trichostomum brachydontium var. *brachydontium* Bruch (Een 1993a; Sollman & Een 1996)
Trichostomum cardotii Bizot, **B** (Een 1993a)
Trichostomum crispulum var. *crispulum* Bruch (Müller 2000)
Trichostomum tenuirostre var. *tenuirostre* (Hook. & Taylor) Lindb. (Een 1993a)
Weissia ayresii Schimp. (Een 1993a)
Weissia controversa var. *controversa* Hedw. (Een 1993a)

TROPICAL BRYOLOGY 26 (2005)

Weissia ricciae Brid., **B** (Een 1993a)

Prionodontaceae

Prionodon ciliatus Besch. (Een 1993a, 1997)

Pterobryaceae

Calypothecium acutifolium var. *acutifolium* (Brid.) Broth. (Argent 1973; Een 1993a)

Calypothecium acutifolium var. *antitrichioides* (Besch.) Paris (Argent 1973; Een 1993a)

Hildebrandtiella pachyclada Besch. (Argent 1973; Een 1993a)

Hildebrandtiella rotundifolia Renauld (Een 1993a)

Jaegerina solitaria (Brid.) A.Jaeger (Een 1993a, 1997)

Jaegerina solitaria var. *ramosa* Besch., **B** (Een 1993a)

Orthostichidium involutifolium ssp. *thomeanum* (Broth.) Argent (Een 1993a)

Orthostichopsis debilinervis (Renauld & Cardot) Broth., **B** (Een 1993a)

Orthostichopsis longinervis (Renauld & Cardot) Broth. (Een 1997)

Orthostichopsis subimbricata (Hampe) Broth. (Argent 1973; Een 1997)

Orthostichopsis subimbricata var. *borbonica* (Renauld & Cardot) Cardot, **B** (Een 1993a)

Orthostichopsis sublivens (Besch.) Broth., **B** (Een 1993a)

Ptychomitriaceae

Ptychomitrium subcrispatum Thér. & P.de La Varde (de Sloover 1976)

Racopilaceae

Racopilum africanum Mitt. (Een 1993a, 1997)

Racopilum ayresii Mitt., **B** (Een 1993a)

Racopilum capense Müll.Hal. ex Broth. (Een 1993a)

Racopilum mauritianum Müll.Hal. ex Besch. (Een 1993a, 1997)

Racopilum schmidii (Müll.Hal.) Mitt., **B** (Een 1993a)

Racopilum tomentosum (Hedw.) Brid. (Een 1993a)

Rhabdoweisiaceae

Amphidium tortuosum (Hornsch.) Cufod. (Müller & Schäfer-Verwimp 1999)

Rhacocarpaceae

Rhacocarpus purpurascens (Brid.) Paris (Een 1993a; Delgadillo M. 1995; Frahm 1996)

Rhizogoniaceae

Pyrrhobryum spiniforme (Hedw.) Mitt. (Een 1993a)

Pyrrhobryum spiniforme var. *brevifolium* (Besch.) Manuel, **B** (Een 1993a)

Rutenbergiaceae

Rutenbergia borbonica Besch. (Een 1993a)

Rutenbergia prionodon (Besch.) Renauld (Een 1993a)

Seligeriaceae

Blindia acuta (Hedw.) Bruch, Schimp. & W.Gümbel (de Sloover 1979)

Blindia magellanica Schimp. ex Müll.Hal. (Een 1993a)

Sematophyllaceae

Acroporium megasporum (Duby) M.Fleisch. (Een 1993a)

Macrohymenium acidodon (Mont.) Dozy & Molk. (Eakin 1976; Een 1993a)

Meiothecium madagascariense (Brid.) Broth. (Een 1997)

Radulina borbonica (Bél.) W.R.Buck (Een 1993a, 1997)

Rhaphidorrhynchium crispans (Besch.) Broth., **B** (Een 1993a)

Rhaphidorrhynchium rubricaula (Besch.) Broth. (Een 1993a, 1997)

Sematophyllum crassiusculum (Brid.) Broth. (Een 1993a)

Sematophyllum schimperi (Besch.) Broth. (Een 1993a)

Sematophyllum sinuosulum (Besch.) Broth. (Een 1993a)

Sematophyllum subpinnatum (Brid.) E. Britton (Een 1993a)

Trichosteleum adhaerens (Besch.) Kindb., **B** (Een 1993a)

TROPICAL BRYOLOGY 26 (2005)

Trichosteleum constrictum (Brid.) Renauld, **B** (Een 1993a)
Trichosteleum debettei (Besch.) Kindb. (Een 1993a)
Trichosteleum pervilleanum (Schimp.) W. R. Buck (Een 1997)
Warburgiella leptorrhyncha (Müll.Hal.) Broth. (Een 1993a)
Wijkia protensa (Renauld & Cardot) H.A.Crum, **B**

Serpotortellaceae

Serpotortella chenagonii (Renauld & Cardot) W.D.Reese & R.H.Zander (Een 1993a)
Serpotortella cyrtophylla (Besch.) W.D.Reese & R.H.Zander (Een 1993a)

Sphagnaceae

Sphagnum bourbonense H.A.Crum, **B** (Crum 1992)
Sphagnum capense Hornsch. (Eddy 1985)
Sphagnum capillifolium var. *capillifolium* (Ehrh.) Hedw. (Een 1993a)
Sphagnum ceylonicum Mitt. ex Warnst. (Eddy 1985)
Sphagnum condensatum Brid., **B** (Een 1993a)
Sphagnum davidii Warnst. (Eddy 1985)
Sphagnum ericetorum Brid. (Eddy 1985)
Sphagnum perichaetiale Hampe (Eddy 1985)
Sphagnum rutenbergii Müll.Hal. (Eddy 1985)
Sphagnum strictum ssp. *pappeanum* (Müll.Hal.) A.Eddy (Eddy 1985)
Sphagnum truncatum var. *bordasii* (Besch.) A.Eddy
Sphagnum tumidulum var. *confusum* A. Eddy, **B** (Eddy 1985)
Sphagnum tumidulum var. *tumidulum* Besch. (Eddy 1985)
Sphagnum violascens Müll.Hal. (Eddy 1985)

Splachnaceae

Tayloria isleana (Besch.) Broth. (Koponen & Weber 1972)
Tayloria orthodonta (P.Beauv.) Wijk & Margad. (Koponen & Weber 1972)

Stereophyllaceae

Stereophyllum radiculosum (Hook.) Mitt. (Een 1993a)

Symphyodontaceae

Symphyodon pygmaeus (Broth.) S.He & Snider (Ochyra & Pócs 1985; He & Snider 2000)

Thuidiaceae

Pelekium versicolor (Hornsch. ex Müll.Hal.) Touw (Touw 1976; de Sloover 1977; Een 1997; Touw 2001)

Thuidium aculeoserratum Renauld & Cardot (Touw 1976)

Thuidium assimile (Mitt.) A.Jaeger (Touw 1976; de Sloover 1977)

Thuidium tamariscinum (Hedw.) Bruch, Schimp. & W.Gümbel (Touw 1976; de Sloover 1977)

Trachypodaceae

Trachypodopsis serrulata var. *serrulata* (P.Beauv.) M.Fleisch. (Van Zanten 1959; Een 1993a, 1997)

Trachypus bicolor var. *hispidus* (Müll.Hal.) Cardot (Een 1997)

Trachypus bicolor var. *viridulus* (Mitt.) Zanten (Een 1993a)

Notes

- *Entodon dregeanus* is now a synonym of *Entodon macropodus* (Townsend 1991). The variety *Entodon dregeanus* var. *borbonicus* Renauld & Cardot, is also in need of revision (O'Shea, 2003).
- We found in the herbarium PC, a specimen of *Leucoloma convolutaceum* Renauld, (Leg. *Onraedt R 1217*, 30/12/1969, Herbarier Bizot, det. Bizot, n°17183, PC!), a synonym of *Leucoloma delicatulum* Renauld from Réunion Island, that O'Shea (2003) reports the presence only for Madagascar and Seychelles, but we decided not to include it in our check list because the specimen does not correspond to the other specimen from Madagascar, and thus the name given to the specimen may be erroneous.
- Allen & Magill (2003) made *Pilotrichella isleana* var. *isleana* Besch. a synonym of *Pilotrichella mascarenica* (Müll. Hal.) A.Jaeger, but after examining herbarium specimens, the authors prefer keeping the two species as distinct.

Hepaticae and Hornworts reported from Réunion Island

- Acrobolbaceae**
Lethocolea congesta (Lehm.) S.W.Arnell (Grolle 1995; Pócs 1995)
Marsupidium limbatum (Steph.) Grolle (Grolle 1995)
Tylimanthus ruwenzorensis S.W.Arnell (Grolle 1995; Pócs 1995)
- Adelanthaceae**
Adelanthus decipiens (Hook.) Mitt. (Grolle 1995)
Adelanthus lindenbergianus (Lehm.) Mitt. (Grolle 1995)
- Aneuraceae**
Aneura latissima Spruce (Grolle 1995)
Riccardia limbata (Steph.) E.W.Jones (Grolle 1995)
Riccardia longispica (Steph.) Pearson (Grolle 1995)
Riccardia nudiflora (Steph.) Grolle (Grolle 1995)
Riccardia ramosissima (Steph.) Grolle, **B** (Grolle 1995)
Riccardia saccatiflora (Steph.) S.W.Arnell (Grolle 1995; Perold 2001)
Riccardia sp. (*Aneura caespitans* Steph.) (Grolle 1995)
Riccardia sp. (*Aneura comosa* Steph.) (Grolle 1995)
Riccardia sp. (*Aneura lepervanchei* Steph.) (Grolle 1995)
- Anthocerotaceae**
Folioceros fuciformis Mont. (Grolle 1995)
Phaeoceros carolinianus (Michx.) Prosk. (Grolle 1995)
- Arnelliaceae**
Gongylanthus ericetorum (Raddi) Nees (Grolle 1995)
Gongylanthus scariosus (Lehm.) Steph. (Grolle 1995)
- Aytoniaceae**
Asterella syngenesica (Bory) Grolle (Grolle 1995)
Plagiochasma eximium (Schiffn. in Steph.) Steph. (Grolle 1995)
Plagiochasma rupestre (J.R.Forst. et G.Forst.) Steph. (Grolle 1995)
- Balantiopsaceae**
Isotachis aubertii (Schwägr.) Mitt. (Grolle 1995; Pócs 1995)
- Calypogeiaceae**
Calypogeia afrocaerulea E.W.Jones (Pócs 1995)
Calypogeia arguta Nees & Mont. (Grolle 1995; Pócs 1995)
Calypogeia bidentula (F.Weber) Nees (Grolle 1995)
Calypogeia fissa (L.) Raddi (Pócs 1995)
Calypogeia mascarenensis Bischl. (Grolle 1995; Pócs 1995)
Calypogeia microstipula (Steph.) Steph. (Grolle 1995; Pócs 1995)
Mnioloma fuscum (Lehm.) R. M. Schust. (Grolle 1995; Pócs 1995)
- Cephaloziaceae**
Cephalozia bicuspidata (L.) Dumort. (Grolle 1995)
Iwatsukia jishibae (Steph.) N.Kitag. (Grolle 1995; Pócs 1995)
Odontoschisma africanum (Pearson) Sim (Müller 2000)
- Cephaloziellaceae**
Allisoniella nigra (Rodway) R.M.Schust. (Grolle 1995)
Kymatocalyx madagascariensis (Steph.) Gradst. & Váòa (Grolle 1995; Pócs 1995; Gradstein & Vána 1999)
Cephaloziella kiaeri (Austin) Douin (Grolle 1995)
Cephaloziella vaginans Steph. (Müller 2000)

TROPICAL BRYOLOGY 26 (2005)

Dendroceros borbonicus Steph. (Grolle 1995)

Dendrocerotaceae

Exormothea pustulosa Mitt. (Grolle 1995)

Exomorthecaceae

Fossombronia foveolata Lindb. (Müller 2000)

Fossombronia pusilla (L.) Nees (Grolle 1995)

Fossombronia stephanii Schiffn. ex Steph., **B** (Grolle 1995)

Fossombroniaceae

Clasmatocolea vermicularis (Lehm.) Grolle (Engel 1980; Grolle 1995)

Conoscyphus trapezioides (Sande Lac.) Schiffn. (Grolle 1995; Pócs 1995)

Geocalyx orientalis Besch. & Spruce, **B** (Grolle 1995)

Heteroscyphus dubius (Gottsche) Schiffn. (Grolle 1995)

Heteroscyphus grandistipus (Steph.) Schiffn. (Grolle 1995)

Heteroscyphus splendens (Lehm. et Lindenb.) Grolle (Grolle 1995)

Leptoscyphus infuscatus (Mitt.) E.W.Jones (Grolle 1995; Pócs 1995)

Lophocolea bidentata (L.) Dumort. (Grolle 1995)

Lophocolea concreta Mont. (Grolle 1995)

Lophocolea difformis Nees (Grolle 1995)

Lophocolea fragrans (Moris & De Not.) Gottsche, Lindenb. & Nees (Grolle 1995)

Lophocolea lepevanchei Steph., **B** (Grolle 1995)

Lophocolea lucida (Spreng. ex Lehm.) Mont. (Grolle 1995)

Lophocolea martiana Nees (Grolle 1995)

Lophocolea minor Nees, (Grolle 1995)

Lophocolea muricata (Lehm.) Nees (Grolle 1995)

Lophocolea onraedtii Grolle (Grolle 1995)

Geocalyceae

Marsupella subintegra S.W.Arnell (Grolle 1995)

Gymnotriaceae

Herbertus dicranus (Taylor ex Gottsche, Lindenb. & Nees) Trevis. (Grolle 1995)

Herbertus mascarenicus (Steph.) S.W.Arnell ex Váòà (Grolle 1995)

Herbertaceae

Frullania anderssonii Ångstr. (Grolle 1995; Pócs 1995)

Frullania angulata Mitt. (Grolle 1995; Pócs 1995)

Frullania apicalis Mitt. (Grolle 1995; Pócs 1995)

Frullania apiculata (Reinw., Blume & Nees) Nees (Grolle 1995; Pócs 1995)

Frullania arecae (Spreng.) Gottsche (Grolle 1995)

Frullania borbonica Lindenb. (Grolle 1995)

Frullania cafraria Steph. (Grolle 1995)

Frullania capensis Gottsche (Grolle 1995; Pócs 1995)

Frullania diptera (Lehm.) Drège (Grolle 1995; Pócs 1995)

Frullania ericoides (Nees) Mont. (Grolle 1995)

Frullania humbergtii Vanden Berghen (Grolle 1995)

Frullania lindenbergtii Lehm. (Grolle 1995; Pócs 1995)

Frullania repandistipula Sande Lac. (Grolle 1995; Pócs 1995)

Frullania serrata Gottsche (Grolle 1995; Pócs 1995)

Frullania usambarana Schiffn. ex Steph. (Pócs 1995)

Frullania usambarana var. *reducta* Vanden Berghen (Grolle 1995)

Frullania variegata Steph. (Grolle 1995)

Jubulaceae

Jungermanniaceae

- Anastrophyllum auritum* (Lehm.) Steph. (Müller 2000)
Anastrophyllum piligerum (Reinw., Blume & Nees) Steph. (Grolle 1995)
Andrewsianthus aberrans (Nees & Mont.) Grolle (Grolle 1995; Pócs 1995)
Cryptochila grandiflora (Lindenb. & Gottsche) Grolle (Grolle 1995; Pócs 1995)
Gottschelia schizopleura (Spruce) Grolle (Grolle 1995; Pócs 1995)
Jamesoniella contracta (Reinw., Blume & Nees) N.Kitag. (Pócs 1995)
Jamesoniella purpurascens Steph. (Grolle 1995)
Jungermannia borgenii Gottsche ex Pearson (Grolle 1995)
Jungermannia onraedtii Váða (Grolle 1995)
Jungermannia perloi (Gola) Váða (Grolle 1995)
Jungermannia renauldii Steph. (Grolle 1995)
Jungermannia sphaerocarpa Hook. (Grolle 1995)
Nardia arnelliana Grolle (Grolle 1995)
Notoscyphus lutescens (Lehm. & Lindenb.) Mitt. (Grolle 1995)
Plicanthus hirtellus (F.Weber) R.M.Schuster (Grolle 1995; Pócs 1995)
Syzygiella geminifolia (Mitt.) Steph. (Grolle 1995; Pócs 1995)

Lejeuneaceae

- Acanthocoleus madagascariensis* (Steph.) Kruijt (Grolle 1995)
Acrolejeunea aulacophora (Mont.) Steph. (Grolle 1995)
Acrolejeunea emergens var. *emergens* (Mitt.) Steph. (Grolle 1995)
Acrolejeunea pycnoclada (Taylor) Schiffn. (Grolle 1995)
Bryopteris gaudichaudii Gottsche (Grolle 1995)
Ceratolejeunea belangeriana (Gottsche) Steph. (Grolle 1995)
Ceratolejeunea variabilis (Lindenb.) Schiffn. (Grolle 1995)
Cheilolejeunea cordistipula (Steph.) Grolle ex E.W.Jones (Grolle 1995)
Cheilolejeunea decursiva (Sande Lac.) R.M.Schust. (Grolle 1995)
Cheilolejeunea ecarinata Vanden Berghen, **B** (Grolle 1995; Pócs 1995)
Cheilolejeunea intertexta (Lindenb.) Steph. (Grolle 1995)
Cheilolejeunea krakakammae (Lindenb.) R.M.Schust. (Grolle 1995)
Cheilolejeunea montagnei (Gottsche) R.M.Schust. (Grolle 1995; Pócs 1995)
Cheilolejeunea serpentina (Mitt.) Mizut. (Grolle 1995)
Cheilolejeunea surrepens (Mitt.) E.W.Jones (Grolle 1995)
Cheilolejeunea trifaria (Reinw., Blume et Nees) Mizut. (Grolle 1995)
Cheilolejeunea usambarana (Steph.) Grolle (Grolle 1995)
Cololejeunea appressa (A.Evans) Benedix (Grolle 1995)
Cololejeunea bebourensis Tixier (Grolle 1995)
Cololejeunea bidentula (Steph.) E.W.Jones (Grolle 1995)
Cololejeunea bosseriana Tixier, **B** (Grolle 1995)
Cololejeunea ceatocarpa (Ångstr.) Steph., **B** (Grolle 1995)
Cololejeunea cuneata (Lehm. & Lindenb.) Herzog (Grolle 1995)
Cololejeunea decemplicata (Steph.) Tixier (Grolle 1995)
Cololejeunea duvignaudii E.W.Jones (Grolle 1995)
Cololejeunea duvignaudii var. *papillata* Tixier (Grolle 1995)
Cololejeunea haskarliana (Lehm. & Lindenb.) Schiffn. (Grolle 1995)
Cololejeunea hildebrandii (Austin) Steph. (Grolle 1995)
Cololejeunea marginata (Lehm. et Lindenb.) Schiffn. (Grolle 1995)
Cololejeunea minutissima (Sm.) Schiffn. (Grolle 1995)
Cololejeunea obliqua (Nees & Mont.) Schiffn. (Grolle 1995)
Cololejeunea peponiformis Mizut. (Grolle 1995)

TROPICAL BRYOLOGY 26 (2005)

- Cololejeunea takamakae* Tixier, **B** (Grolle 1995)
Colura digitalis (Mitt.) Steph. (Grolle 1995)
Colura heimii Jov.-Ast (Grolle 1995)
Colura humberitii Jov.-Ast (Grolle 1995)
Colura obesa Ast (Grolle 1995)
Colura tenuicornis (A.Evans) Steph. (Grolle 1995)
Diplasiolejeunea cornuta Steph. (Grolle 1995; Pócs 1995)
Drepanolejeunea helenae Pócs, **B** (Pócs 1997)
Drepanolejeunea madagascariensis (Steph.) Grolle (Grolle 1995)
Drepanolejeunea physaefolia (Gottsche) Steph. (Grolle 1995)
Drepanolejeunea trematodes (Nees) Bischl. (Grolle 1995)
Exormotheca pustulosa Mitt. (Grolle 1995)
Haplolejeunea sticta Grolle (Pócs 1995)
Lejeunea alata Gottsche (Grolle 1995)
Lejeunea caespitosa Lindenb. (Grolle 1995)
Lejeunea camerunensis (Steph.) E.W.Jones (Grolle 1995)
Lejeunea ecarinata (Steph.) Steph. (Grolle 1995)
Lejeunea eckloniana Lindenb. (Grolle 1995)
Lejeunea flavovirens Ångstr. (Grolle 1995)
Lejeunea papilionacea Steph. (Zhu & Grolle 2001)
Lejeunea ramosissima Steph. (Grolle 1995)
Lejeunea rodriguezii (Steph.) Steph. (Grolle 1995)
Lejeunea villaumei (Steph.) Grolle (Grolle 1995)
Lepidolejeunea delessertii (Nees et Mont.) Grolle (Grolle 1995; Pócs 1995)
Leucolejeunea rotundistipula (Lindenb. ex Lehm.) Steph. (Grolle 1995)
Leucolejeunea xanthocarpa (Lehm. & Lindenb.) A.Evans (Grolle 1995; Pócs 1995)
Lopholejeunea borbonica Steph. (Grolle 1995)
Lopholejeunea eulopha (Taylor) Schiffn. (Grolle 1995)
Lopholejeunea grandicrista Steph. (Grolle 1995)
Lopholejeunea minima Vanden Berghen, **B** (Grolle 1995)
Lopholejeunea multilacera Steph. (Grolle 1995)
Lopholejeunea nigricans (Lindenb.) Schiffn. (Grolle 1995)
Lopholejeunea paramultilacera Vanden Berghen, **B** (Grolle 1995)
Lopholejeunea quinquecarinata Vanden Berghen (Grolle 1995)
Lopholejeunea subfusca (Nees) Schiffn. (Grolle 1995; Wigginton & Grolle 1996)
Marchesinia madagassa Steph. (Grolle 1995)
Mastigolejeunea auriculata (Wils.) Schiffn. (Grolle 1995)
Mastigolejeunea rhodesica (Vanden Berghen) E.W.Jones (Grolle 1995)
Microlejeunea dispar Ast (Grolle 1995)
Odontolejeunea lunulata (F.Weber) Schiffn. (Wigginton & Grolle 1996)
Prionolejeunea grata (Gottsche) Schiffn. (Grolle 1995)
Schiffneriolejeunea pappeana (Nees) Gradst. (Grolle 1995)
Schiffneriolejeunea pappeana var. *bidentata* Gradst. & Vanden Berghen (Grolle 1995)
Schiffneriolejeunea parviloba (Steph.) Gradst. (Grolle 1995)
Stictolejeunea balfourii (Mitt.) E.W.Jones (Grolle 1995)
Taxilejeunea conformis (Mont. et Nees) Steph. (Grolle 1995)
Taxilejeunea furcicornuta Grolle (Grolle 1995; Pócs 1995)
Thysananthus spathulistipus (Reinw., Blume et Nees) Lindenb. (Grolle 1995)

Lepidoziaceae

Arachniopsis diacantha (Mont.) M.Howe (Grolle 1995)

- Arachniopsis diplopoda* Pócs (Pócs 1995)
Bazzania decrescens (Lehm. & Lindenb.) Trevis. (Grolle 1995)
Bazzania mascarena (Steph.) Herzog (Grolle 1995)
Bazzania nitida (F.Weber) Grolle (Grolle 1995)
Bazzania praerupta (Reinw., Blume & Nees) Trevis (Grolle 1995)
Kurzia capillaris ssp. *stephanii* (Renauld ex Steph.) Pócs (Grolle 1995; Pócs 1995)
Lepidozia africana Steph. (Grolle 1995; Pócs 1995)
Telaranea nematodes (Gottsche ex Austin) M.Howe (Pócs 1995)
- Marchantiaceae**
- Dumortiera hirsuta* (Sw.) Nees (Grolle 1995)
Marchantia globosa Brid. ex F.Weber (Grolle 1995)
Marchantia paleacea Bertol. (Grolle 1995)
Marchantia polymorpha L. (Grolle 1995)
- Mastigophoraceae**
- Mastigophora dicladus* (Brid. ex F.Weber) Nees (Grolle 1995)
- Metzgeriaceae**
- Metzgeria consanguinea* Lindb. (Grolle 1995; So 2004)
Metzgeria furcata (L.) Dumort. (Grolle 1995)
Metzgeria leptoneura Spruce (Grolle 1995)
Metzgeria nudifrons Steph. (So 2004)
- Pallavinaceae**
- Jensenia spinosa* (Lindenb. et Gottsche) Grolle (Grolle 1995)
Pallavicinia lyellii (Hook.) Carruth. (Grolle 1995)
Symphyogyna brasiliensis Nees & Mont. (Grolle 1995)
Symphyogyna podophylla (Thunb.) Mont. & Nees (Grolle 1995)
Symphyogynopsis gottscheana (Mont. et Nees) Grolle (Grolle 1995)
- Plagiochilaceae**
- Plagiochila angusta* Lindenb. (Grolle 1995)
Plagiochila barteri Mitt. (Grolle 1995)
Plagiochila barteri var. *valida* (Steph.) Vanden Berghen (Grolle 1995)
Plagiochila boivinii Steph. (Grolle 1995)
Plagiochila boryana Gottsche ex Steph. (Grolle 1995; Pócs 1995)
Plagiochila drepanophylla Sande Lac. (Grolle 1995)
Plagiochila exigua (Taylor) Taylor (Grolle 1995)
Plagiochila flabellata Steph. (Grolle 1995)
Plagiochila incerta Gottsche (Grolle 1995)
Plagiochila integerrima Steph. (Grolle 1995)
Plagiochila paucidentata Mont. & Gottsche (Grolle 1995)
Plagiochila pectinata Willd. ex Lindenb. (Grolle 1995)
Plagiochila renauldii Steph. (Grolle 1995)
Plagiochila repanda (Schwägr.) Lindenb. (Grolle 1995)
Plagiochila rodriguezii Steph. (Grolle 1995)
Plagiochila squamulosa var. *crispulo-caudata* (Gottsche) Vanden Berghen (Grolle 1995)
Plagiochila squamulosa var. *sinuosa* (Mitt.) Vanden Berghen (Grolle 1995)
Plagiochila terebrans Nees & Mont. ex Lindenb. (Grolle 1995)
- Pleuroziaceae**
- Pleurozia gigantea* (F. Weber) Lindb. (Grolle 1995; Pócs 1995)
- Porellaceae**
- Porella prolixa* (Gottsche ex Steph.) E.W.Jones (Grolle 1995)
Porella triquetra (Steph.) E.W.Jones (Grolle 1995)

TROPICAL BRYOLOGY 26 (2005)

Radulaceae

- Radula ankefinensis* Gottsche ex Steph. (Grolle 1995, 2001)
Radula appressa Mitt. (Grolle 1995; Arts & Yamada 1998)
Radula boryana (F. Weber) Mont. (Grolle 1995; Arts & Yamada 1998; Grolle 2001)
Radula carringtonii J.B.Jack (Arts & Yamada 1998)
Radula comorensis Steph. (Grolle 1995; Arts & Yamada 1998)
Radula evelynae Yamada (Grolle 1995)
Radula flavifolia (Hook.f. & Taylor) Gottsche, Lindenb. & Nees (Müller 2000; Grolle 2001)
Radula madagascariensis Gottsche (Grolle 1995, 2001)
Radula quadrata Gottsche (Grolle 1995)
Radula retroflexa Taylor, **B** (Arts & Yamada 1998)
Radula stenocalyx Mont. (Grolle 1995)
Radula voluta Taylor ex Gottsche, Lindenb. & Nees (Grolle 1995; Arts & Yamada 1998)

Ricciaceae

- Riccia cavernosa* Hoffm. em. Raddi (Müller 2002)
Riccia helenae Ast, **B** (Grolle 1995)
Riccia hortorum Bory ex Lindenb. (Grolle 1995)
Riccia huebeneriana Lindenb. (Müller 2000)

Schistochilaceae

- Gottschea neesii* Mont. (Grolle 1995; Pócs 1995)
Gottschea sphagnoides (Schwägr.) Lindb. (Grolle 1995; Pócs 1995)

Targoniaceae

- Targionia hypophylla* L. (Grolle 1995)

Wiesnerellaceae

- Wiesnerella denudata* (Mitt.) Steph., **B** (Grolle 1995; Pócs 1995)
Wiesnerella javanica Schiffn., **B** (Bischler 1998)

Notes

- According to Wigginton (2004), the record of *Lophocolea minor* Nees needs verification
- All the records of *Metzgeria conjugata* Lindb. from sub-Saharan Africa are old and are treated as erroneous by Wigginton (2004).
- Dauphin (2000) placed *Ceratolejeunea variabilis* (Lindenb.) Schiffn. in synonymy with *C. cornuta*. Both species were reported from the 19th century from the East African Islands.
- *Herbertus mascarenicus* belongs to the *H. capensis* complex (Grolle 1978), but is treated as a separate species by Váða (Vána, Pócs et al. 1979).
- *Aneura caespitans* Steph. E. W. Jones, *nom inval.* is known only from Mascarenes archipelago, but according to Meenks & Pócs (1985) in Wigginton & Grolle (1996), this species could correspond to *Riccardia compacta* (Steph.) S. Arnell.
- Concerning *Aneura comosa* Steph. and *Aneura lepervanchei* Steph., we follow the work of Wigginton (2004) but the attribution to the genus *Riccardia* has not yet been followed by a new diagnosis.

Checklist of Réunion

113

Family	Genera	Species-Taxa	Endemicity
Andreaeaceae	1	2	
Anomodontaceae	1	2	
Bartramiaceae	5	1-9	4
Brachytheciaceae	7	1-3	4
Bruchiaceae	1	3	1
Bryaceae	4	1-7	4
Calymperaceae	3	1-9	2
Catagoniaceae	1	1	
Daltoniaceae	3	5	1
Dicranaceae	11	5-8	7
Ditrichaceae	3	4	
Entodontaceae	1	3	1
Eustichiaceae	1	1	
Fabroniaceae	1	1	
Fissidentaceae	1	1-3	1
Funariaceae	3	6	1
Grimmiaceae	4	8	
Hedwigiaceae	1	1	
Hookeriaceae	2	2	1
Hylocomiaceae	1	1	
Hypnaceae	7	8	11
Hypopterigiaceae	2	2	
Leptodontaceae	1	1	
Leskeaceae	1	1	
Leucobryaceae	2	6	1
Leucodontaceae	2	3	
Leucomiaceae	1	1	
Meteoriaceae	5	6	1
Mniaceae	3	3	1
Neckeraceae	6	1	
Orthodontiaceae	1	1	
Orthotrichaceae	7	3	4
Pterigynandraceae	1	1	
Phyllogoniaceae	1	3	2
Pilotrichaceae	5	1-5	6
Plagiotheciaceae	1	1	
Polytrichaceae	3	1-1	
Pottiaceae	13	3-1	5
Prionodontaceae	1	1	
Pterobryaceae	5	1-2	4
Ptychomitriaceae	1	1	
Racopilaceae	1	6	2
Rhabdoweisiaceae	1	1	
Rhacocarpaceae	1	1	
Rhizogoniaceae	1	2	1
Rutenbergiaceae	1	2	
Seligeriaceae	1	2	
Sematophyllaceae	9	1-6	4
Serpotortellaceae	1	2	
Sphagnaceae	1	1-4	3
Splachnaceae	1	2	
Stereophyllaceae	1	1	
Symphyodontaceae	1	1	
Thuidiaceae	2	4	
Trachypodaceae	2	3	
Totals	148	404	72

Table 1 : Summary for the Musci of Réunion Island

TROPICAL BRYOLOGY 26 (2005)

Family	Genera	Species-Taxa	Endemicity
Acrobolbaceae	3	3	
Adelanthaceae	1	2	
Aneuraceae	2	9	1
Anthocerotaceae	2	2	
Arnelliaceae	1	2	
Aytoniaceae	2	3	
Balantiopsaceae	1	1	
Calypogeiaceae	2	7	
Cephaloziaceae	3	3	
Cephaloziellaceae	3	4	
Dendrocerotaceae	1	1	
Exormothecaceae	1	1	
Fossombroniaceae	1	4	1
Geocalycaceae	6	1-7	2
Gymnomitriaceae	1	1	
Herbertaceae	1	2	
Jubulaceae	1	1-7	
Jungermanniaceae	10	1-6	
Lejeuneaceae	23	8	7
Lepidoziaceae	5	9	
Marchantiaceae	2	4	
Mastigophoraceae	1	1	
Metzgeriaceae	1	4	
Pallaviciniaceae	4	5	
Plagiochilaceae	1	1-8	
Pleuroziaceae	1	1	
Porellaceae	1	2	
Radulaceae	1	12	1
Ricciaceae	1	4	1
Schistochilaceae	1	2	
Targioniaceae	1	1	
Wiesnerellaceae	1	2	2
Totals	87	241	15

Table 2: Summary for the Hepaticae and Anthocerotae of Réunion Island

Conclusion

645 species and infraspecific taxa of bryophytes have been reported from literature and herbarium specimens. The diversity of bryophytes is not dissimilar to the diversity of native phanerogams estimated as 821 species (V. Boulet, Pers. Com.) in the island.

The *Bartramiaceae*, *Calymperaceae*, *Dicranaceae*, *Hypnaceae*, *Orthotrichaceae*, *Pilotrichaceae*, *Pottiaceae* and *Sematophyllaceae* are the families of Musci that contribute most of diversity. From this report, 17.9 % of Musci are considered as endemic to Réunion Island. Eleven species of the 72

endemics belong to the *Hypnaceae*, and as members of this family are quite hard to identify, probably the specimens need revision, and the endemicity should be verified by more systematic collections and identification. Concerning the Hepaticae, the level of endemicity (6.6 %) is lower than Musci, and the families most represented on the island are the *Lejeuneaceae*, *Plagiochilaceae*, *Geocalycaceae*, *Jubulaceae* and particularly *Frullaniaceae* and *Jungermanniaceae*.

This article aims to give an initial appreciation of the bryoflora of Réunion Island. In the future there will certainly be additions of

	Genera	Species	Endemics	endemicity (%)
Musci	148	404	72	17.82
Hepaticae & Anthocerotae	87	241	15	6.22
Totals	235	645	87	13,49

Table 3: Summary

new records and revisions of some groups, and this will be the basis of future work in tropical bryology in this island.

Acknowledgements

The authors wish to convey their gratitude to the National Botanical Conservatory of Mascarin specially to Daniel Lucas (Head director) and Vincent Boulet (Scientific director) for facilities and support provided in the course of the present study.

References

- Allen, B. H. & M. R. Crosby (1986). Revision of the genus *Squamidium* (Musci: Meteoriaceae). *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 61: 423-476.
- Allen, B.H. & Magill, R.E. (2003). A revision of *Pilotrichella* (Lembophyllaceae: Musci). *Acta Academiae Paedagogicae Agriensis, Sect. Biol.* 24: 43-83
- Argent, G. C. G. (1973). A taxonomic study of African *Pterobryaceae* and *Meteoriaceae* II. *Pterobryaceae* - continued. *Journal of Bryology* 7: 563-602.
- Arnell, S. (1965) Hepaticae collected by Mr. Gillis Een in Mauritius and Reunion in 1962. *Svensk Botanisk Tidskrift* 59: 65-84.
- Arts, T. (1998). A revision of the moss genus *Gymnostomiella* Fleisch. *Journal of Bryology* 20: 411-427.
- Arts, T. & K. Yamada (1998). Four *Radula* (Radulaceae, Hepaticae) species new to Reunion. *Bryological Research* 7: 178-180.
- Bescherelle, E. (1878). Florule bryologique de la Réunion, de Maurice, et des autres îles austro-africaines de l'Océan Indien. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique* 9(6): 291-380.
- Bescherelle, E. (1880). Florule bryologique de la Réunion, de Maurice et des autres îles austro-africaines de l'Océan Indien. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique* 10(6): 233-333.
- Bischler, H. (1990). Quelques Marchantiales de l'île de la Réunion. *Cryptogamie, Bryologie, Lichénologie* 11(2): 169-171.
- Bischler, H. (1998). Systematics and evolution of the genera of the Marchantiales. *Bryophytorum Bibliotheca* 51: 1-201.
- Bizot, M. (1974). *Enumeratio muscorum novarum*. *Revue Bryologique et Lichénologique* 40: 101-139.
- Blockeel, T. L., T. Arts, M. A. Bruggeman-Nannenga, G. Brusa, L. Hedenäs, I. Novotny, R. Ochyra, M. A. Sabovljevic & C. C. Townsend (2003). New national and regional bryophyte records, 6. *Journal of Bryology* 24: 329-332.
- Blom, H. H. (1996). A revision of the *Schistidium apocarpum* complex in Norway and Sweden. *Bryophytorum Bibliotheca* 49: 333.
- Bruggeman-Nannenga, M. A. (1993). Taxonomic Results of the BRYOTROP expedition to Rwanda and Zaïre. 15. Fissidentaceae. *Tropical Bryology* 8: 141-148.
- Bruggeman-Nannenga, M. A. (1997). Notes on Fissidens VI. New synonyms, new combinations and validation of some names. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 81: 155-173.
- Brummitt, R. K. & C. E. Powell (1992). *Authors of Plant Names*. Kew, Royal Botanic Gardens.
- Buck, W. R. (1979). A revision of the moss genus *Trachyphyllum* Gepp (Thuidiaceae). *Brittonia* 31(3): 379-394.
- Buck, W. R. (1980). A generic revision of the Entodontaceae. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 48: 71-159.

TROPICAL BRYOLOGY 26 (2005)

- Burley, J. S. & N. M. Pritchard (1990).** A revision of the genus *Ceratodon* (Bryophyta). *Harvard Papers in Botany* 2: 17-76.
- Corley, M. F. V. & A. C. Crundwell (1991).** Additions and amendments to the mosses of Europe and the Azores. *Journal of Bryology* 16: 337-356.
- Corley, M. F. V., A. C. Crundwell, R. Düll, M. O. Hill & A. J. E. Smith (1981).** Mosses of Europe and the Azores; annotated list of species, with synonyms from the recent literature. *Journal of Bryology* 11: 609-689.
- Crosby, M. R., U. Schultze-Motel & W. Schultze-Motel (1983).** Katalog der Laubmoose von Madagascar und den Umliegenden Inseln. *Willdenowia* 13: 187-255.
- Crum, H. (1992).** Miscellaneous notes on the genus *Sphagnum* 1-2. *Bryologist* 95: 274-279.
- de Sloover, J. L. (1975).** Note de bryologie africaine. IV. *Breutelia*. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 45: 237-271.
- de Sloover, J. L. (1976).** Note de Bryologie africaine VII. *Pseudoephemerum*, *Bryohumbertia*, *Eucladium*, *Streptopogon*, *Ptychomitrium*, *Rhachithecium*, *Antitrichia*, *Pterogonium*, *Lindigia*, *Distichophyllum*. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 46: 427-447.
- de Sloover, J. L. (1977).** Note de bryologie africaine. IX. *Andreaea*, *Racomitrium*, *Gymnostomiella*, *Thuidium*. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 47: 155-181.
- de Sloover, J. L. (1979).** Note de bryologie africaine X. *Blindia*, *Pilopogon*, *Bryoerythrophyllum*, *Orthodontium*, *Oligotrichum*. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 49: 393-408.
- de Sloover, J. L. (1983).** Note de Bryologie africaine XII. *Porotrichum* et *Porothamnium*. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 53: 97-152.
- de Sloover, J. L. (1986).** Note de bryologie africaine XIII. Polytrichaceae. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 56: 241-300.
- de Sloover, J. L. (1987).** Note de bryologie africaine XIV. *Leptodontium*. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 57: 425-451.
- Delgado M., C., Bello, B. & Cardenas S., A. 1995.** LATMOSS. A Catalogue of Neotropical Mosses. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 56: 1-191.
- Eakin, D. A. (1976).** *A taxonomic revision of the moss genera Rhegmatodon and Macrohymenium* Ann Arbor, University Microfilms International.
- Eddy, A. (1985).** A revision of African Sphagnales. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Botany* 12(3): 77-162.
- Een, G. (1976).** Mosses from the Mascarenes. *Lindbergia* 3: 213-317.
- Een, G. (1989).** Mosses from the Mascarenes - 3. *Tropical Bryology* 1: 55-62.
- Een, G. (1993a).** Mosses from Africa 3 sensu Index Muscorum. (Manuscript on disk, dated 22/07/1993).
- Een, G. (1993b).** Mosses from the Mascarenes - 4. *Tropical Bryology* 7: 47-54.
- Een, G. (1997).** Mosses from the Mascarenes - 6. *Tropical Bryology* 13: 21-34.
- Engel, J. J. (1980).** A monograph of *Clasmatocolea*. *Fieldiana, new series* 3: 1-229.
- Enroth, J. (1992).** Corrections to *Cryptoleptodon*, *Forsstroemia* and *Leptodon* (Leptodontaceae, Musci). *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 71: 75-82.
- Enroth, J. (1993).** Taxonomic Results of the Bryotrop expedition to Rwanda and Zaïre. 23. Neckeraceae, Pterobryaceae, Hypopterygiaceae. *Tropical Bryology* 8: 193-198.
- Enroth, J. (1994).** A taxonomic monograph of the genus *Pinnatella* (Neckeraceae, Bryopsida). *Acta Botanica Fennica* 151: 1-90.
- Frahm, J.-P. (1985).** Afrikanische *Campylopus*-Arten (Dicranaceae, Musci). *Bryophytorum Bibliotheca* 31: 1-216.
- Frahm, J.-P. (1996).** Revision der Gattung *Rhacocarpus* Lindb. (Musci). *Cryptogamie, Bryologie, Lichénologie* 17(1): 39-65.
- Frahm, J.-P. (2003).** Manual of tropical bryology. *Tropical Bryology* 23: 195.
- Fransén, S. (2004).** A taxonomic revision of extra-Neotropical *Bartramia* section *Vaginella* C. Müll. *Lindbergia* 29: 73-107.
- Gradstein, S. R. & J. Vána (1999).** On the taxonomy of *Kymatocalyx* and *Stenorhipis* (Cephaloziellaceae). *Hausknechtia* 9: 155-170.
- Greven, H. C. (1996).** *Grimmia maido* and *Grimmia sanii*, two new species from Africa. *Bryologist* 99(4): 428-432.
- Grolle, R. (1978).** Die Lebermoose der Seychellen. *Wissenschaftlichen Zeitschrift der Friedrich-Schiller-Universität Jena, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe* 27: 7-17.
- Grolle, R. (1995).** *The Hepaticae and Anthocerotae of the East African islands*. Berlin- Stuttgart, J. Cramer.
- Grolle, R. (2001).** Miscellanea hepaticologica 291-300. *Hausknechtia* 8: 59-69.
- Grolle, R. & D. G. Long (2000).** Bryological Monograph. An annotated check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of Europe and Macaronesia. *Journal of Bryology* 22: 103-140.

- He, S. & J. Snider (2000).** A taxonomic revision of *Symphyodon* (Musci: Symphyodontaceae). *Bryologist* 103: 52-81.
- Hofmann, H. (1997).** A monograph of the genus *Palamocladium* (Brachytheciaceae, Musci). *Lindbergia* 22: 3-20
- Hyvönen, J. (1989).** A synopsis of the genus *Pogonatum* (Polytrichaceae, Musci). *Acta Botanica Fennica* 138: 1-87.
- Jovet-Ast, S. (1958).** Un *Microlejeunea* nouveau de l'île de la Réunion. *Revue Bryologique et Lichénologique* 27(3-4): 191-194.
- Jovet-Ast, S. (1993).** Riccia (sous-genre Riccia) de l'île de la Réunion. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 74: 95-103.
- Kis, G. (2002).** Comments on some African species of the moss genus *Glossadelphus* M. Fleisch. *Cryptogamie, Bryologie* 23(2): 157-169.
- Koponen, T. (1981).** A synopsis of *Mniaceae* (Bryophyta) V. Taxa in Africa South of the Sahara. *Annales Botanici Fennici* 18: 105-111.
- Koponen, T. & W. A. Weber (1972).** A revision of African Tayloriae (Splachnaceae), including *Bryomnium*. *Annales Botanici Fennici* 9: 126-134.
- Kruijer, J. D. (1997).** British Bryological Society Expedition to Mulanje Mountain, Malawi. 6. *Hypopterigiaceae* (Musci). *Journal of Bryology* 19: 515-520.
- Kruijer, J. D. (2002).** Hypopterigiaceae of the World. *Blumea, Supplement* 13: 1-388.
- La Farge, C. (2002a).** *Leucoloma* I: A revision of subgenus *Leucoloma* (Dicranaceae, Bryopsida) in Africa and Madagascar. *Bryologist* 105: 509-590.
- La Farge, C. (2002b).** *Leucoloma* II: A revision of *Leucoloma* series *Holomitrioidea* (Dicranaceae). *Bryologist* 105: 591-605.
- Lin, S.-H. (1983).** A taxonomic revision of the Phyllogoniaceae (Bryopsida). Part I. *Journal of Taiwan Museum* 36(2): 37-86.
- Lin, S.-H. (1984).** A taxonomic revision of the Phyllogoniaceae (Bryopsida). Part 2. *Journal of Taiwan Museum* 37: 1-54
- Lin, S.-H. (1985).** Mosses of the Phyllogoniaceae and other related families deposited in the Rijksherbarium. *Yushania* 2: 17-24.
- Meenks, J. & T. Pócs (1985).** East African bryophytes IX. Aneuraceae. *Abstracta Botanica* 9: 79-98.
- Mission Parc national des Hauts de la Réunion (2003).** Projet pour un parc national de nouvelle génération, tome 3 premier état des lieux p 8-9.
- Mohamed, M. A. H. (1979).** A taxonomic study of *Bryum billardieri* Schwägr. and related species. *Journal of Bryology* 10: 401-465.
- Müller, F. (2000).** Additions to the bryophyte flora of Réunion (East African Islands). *Tropical Bryology* 18: 91-95.
- Müller, F. (2002).** Additions to the bryophyte floras of Reunion and Mauritius (East African Islands). *Tropical Bryology* 21: 47-49.
- Müller, F. & A. Schäfer-Verwimp (1999).** New bryophyte taxon records for tropical countries III. *Tropical Bryology* 16: 195-210.
- Muñoz, J. (1998).** Material towards a revision of *Grimmia* (Musci, Grimmiaceae): nomenclature and taxonomy of *Grimmia longirostris*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85: 352-363.
- Muñoz, J. (1999).** A revision of *Grimmia* (Musci, Grimmiaceae) in the Americas. 1: Latin America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86: 118-191.
- Muñoz J. & T. Pando (2000);** A world synopsis of the genus *Grimmia* (Musci, Grimmiaceae). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 83: 133p.
- Ochi, H. (1972).** A Revision of the African Bryoideae, Musci (first part). *Journal of the Faculty of Education, Tottori University* 23: 1-126.
- Ochi, H. (1973).** A Revision of the African Bryoideae, Musci (second part). *Journal of the Faculty of Education, Tottori University* 24: 23-50.
- Ochyra, R. & H. Hertel (1990).** Contribution to the moss flora of the subantarctic island Marion. *Polish Botanical Studies* 1: 19-34.
- Ochyra, R. & T. Pócs (1985).** East African Bryophytes, XI. Dr. L. Péntek's collection from Mozambique. *Abstracta Botanica* 9 (Suppl. 2): 63-86.
- Onraedt, M. (1977).** Bryophytes des îles Mascareignes et Seychelles. Hepaticae: *Bazzania*. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 47: 139-144.
- Orbán, S. (1977).** Studies on African Calymperaceae I. *Acta Botanica Academicae Scientiarum Hungaricae* 23: 167-177.
- Orbán, S. (1978).** Studies on African Calymperaceae II. *Acta Botanica Academicae Scientiarum Hungaricae*. 24: 113-120.
- Orbán, S. (1981).** Studies in African Calymperaceae III. Conspectus of the African species of *Syrrophodon* Schwägr. *Acta Botanica Academicae Scientiarum Hungaricae* 27: 169-177.
- Orbán, S. (1995).** Studies on African Calymperaceae. VI. New data to continental Africa and Madagascar. *Acta Botanica Hungarica* 39: 227-234.
- O'Shea, B. J. (2003).** Checklist of the mosses of sub-Saharan Africa (version 4, 12/03). *Tropical Bryology Research Reports* 4: 1-176.

TROPICAL BRYOLOGY 26 (2005)

- Perold, S. M. (2001).** Studies in the liverwort family Aneuraceae (Metzgeriales) from southern Africa. 2. The genus *Riccardia* and its type species, *R. multifida*, with confirmation of its presence in the region. *Bothalia* 31: 183-187.
- Pócs, T. (1995).** East African Bryophytes, XIV. Hepaticae from the Indian Ocean Islands. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 40: 251-277.
- Pócs, T. (1997).** New or little known epiphyllous liverworts, VII. Two new Lejeuneaceae species, from the Mascarene islands. *Cryptogamie, Bryologie et Lichénologique* 18: 195-205.
- Pursell, R. A. (1987).** A taxonomic revision of *Fissidens* subgenus *Octodiceras* (Fissidentaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 45: 639-660.
- Renauld, F. (1897).** *Prodrome de la flore bryologique de Madagascar, des Mascareignes et des Comores.*
- Salazar Allen, N. (1993a).** A revision of the pantropical moss genus *Leucophanes* Brid. *Bryophytorum Bibliotheca* 46: 1-281.
- Salazar Allen, N. (1993b).** Taxonomic Results of the BRYOTROP expedition to Rwanda and Zaïre 16. Leucophanaceae. *Tropical Bryology* 8: 149-152.
- Shaw, J., B. Allen & W. R. Buck (1998).** New species of Bryaceae (Mielichhoferia, Brachymenium) from Costa Rica and Réunion. *Bryologist* 101: 600-604.
- So, M. L. (2004).** *Metzgeria* (Metzgeriaceae, Marchantiophyta) in Africa. *New Zealand Journal of Botany* 42: 271-292.
- Sollman, P. & G. Een (1996).** Mosses from the Mascarenes - 5. *Tropical Bryology* 12: 1-4.
- Touw, A. (1976).** A taxonomic revision of *Thuidium*, *Pelekium* and *Rauarella* (Musci: Thuidiaceae) in Africa South of the Sahara. *Lindbergia* 3: 135-195.
- Touw, A. (2001).** A review of the Thuidiaceae (Musci) and a realignment of taxa traditionally accommodated in *Thuidium* sensu amplo (*Thuidium* Schimp., *Thuidiopsis* (Broth.) M.Fleisch. and *Pelekium* Mitt.) including *Aequatoriella* Gen. Nov. and *Indothuidium* Gen. Nov. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*. 38: 123-128.
- Townsend, C. C. (1969).** Bryophytes from Socotra. *Transactions of the British Bryological Society* 5: 790-796.
- Townsend, C. C. (1987).** Mosses new to various African countries. *Lindbergia* 12: 67-71.
- Townsend, C. C. (1991).** Notes on Mosses from Ceylon and India. 8. Another moss with three names on three continents. *Journal of Bryology* 16: 601-605.
- Van Zanten, B. O. (1959).** Trachypodaceae. A critical revision. *Blumea* 9: 477-475.
- Vána, J., T. Pócs & J. L. de Sloover (1979).** Hépatiques d'Afrique Tropicale. *Lejeunia* 98 (n. sér.): 1-23.
- Vitt, D. H. (1981).** The genera *Leiomitrium* and *Cardotiella* gen. nova (Orthotrichaceae). *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 49: 93-113.
- Wigginton, M. J. (2002).** Checklist and distribution of the liverworts and hornworts of sub-Saharan Africa, including the East African Islands. *Tropical Bryology Research Reports* 3: 1-88.
- Wigginton, M. J. (2004).** Checklist and distribution of the liverworts and hornworts of Sub-Saharan Africa, including the East African Islands (edition 2, September 2004). *Tropical Bryology Research Reports* 5: 1-102.
- Wigginton, M. J. & R. Grolle (1996).** Catalogue of the Hepaticae and Anthocerotae of sub-Saharan Africa. *Bryophyterum Bibliotheca* 50: 1-267.
- Zhu, R.-L. & R. Grolle (2001).** Notes on the taxonomy and distribution of *Acanthocoleus yoshinganus* and *Lejeunea papilionaceae* (Hepaticae, Lejeuneaceae). *Annales Botanici Fennici* 38: 329-336.

ERRATUM:

Des erreurs se sont glissées dans cette publication, malgré la relecture attentive des auteurs et des examinateurs.

A remplacer :

Page 97 de la publication:

Family **Anthocerotaceae**

Phaeoceros (1)

Folioceros (1)

A supprimer :

Page 96 de la publication:

Family **Exomorphaceae**

Exomorthea (1)

Attention :

Page 113 et 114 de la publication : le tiret placé entre les chiffre de la colonne « species taxa » est à supprimer, on doit lire par exemple 19 espèces pour la famille Calymperaceae

3. Additions à la bryoflore réunionnaise

3.1. A partir de spécimens d'herbier

Les collections des hépatiques et anthocérotes de l'île de La Réunion abritées à l'herbier du Jardin Botanique National de Belgique ont été visitées. De ces investigations 21 hépatiques et 1 anthocéroto sont nouvellement reportées pour l'île. Parmi ces additions d'espèces, 5 hépatiques et 1 anthocéroto sont nouvelles pour la région Afr.3 (Madagascar et les îles voisines) et 5 hépatiques sont nouvelles pour les Mascareignes. Ces collections proviennent principalement des récoltes des frères Onraedt et Gimalac et du chercheur belge de Sloover. Des illustrations sont fournies pour les espèces *Herbertus grossevittatus* (Steph.) S.W.Arnell ex. Grolle et *Cheilolejeunea cordigera* (Steph.) Grolle.

Cette publication est sous presse dans la revue *Journal of Bryology* (JBR841).

Additions to the bryoflora of Réunion Island 2: *ANTHOCEROTOPSIDA*, *MARCHANTIOPSIDA* and *JUNGERMANNIOPSIDA* from the herbarium of the National Botanic Garden of Belgium.

CLAUDINE AH-PENG¹, JACQUES BARDAT², DOMINIQUE STRASBERG¹ AND HERMAN
STIEPERAERE³

¹*Université de La Réunion, France*, ²*Muséum National d'Histoire Naturelle, France* and ³*National
Botanic Garden, Belgium*

SUMMARY

The collections of liverworts and hornworts from Réunion Island held in the herbarium of the National Botanic Garden of Belgium (BR) were investigated, and 21 hepatics and 1 hornwort are newly reported from the island. Of these, 5 liverworts and 1 hornwort are new for the Index Muscorum region Afr 3 and 5 liverworts are new for the Mascarenes. New illustrations are provided for *Herbertus grossevittatus* (Steph.) S.W.Arnell ex Grolle and *Cheilolejeunea cordigera* (Steph.) Grolle.

KEYWORDS: Bryophytes, Réunion, Mascarenes, Hepaticae, Anthocerotaceae.

INTRODUCTION

Many natural areas of Réunion are threatened by rapid urbanization, the spread of agriculture and competition from alien species. In the face of these threats, there is an urgent need to document the rich biodiversity of the island (part of the Madagascar hotspot of biodiversity (Myers et al. 2000), and to develop a conservation strategy. At the present time, however, conservation plans lack maps of island-wide biodiversity (Strasberg et al. 2005), particularly for less studied organisms. In documenting the richness and distribution of bryophytes in Réunion, gathering data from herbarium collections will significantly contribute to mapping the bryodiversity in the island.

The bryophytes of Réunion (Mascarene Islands), located about 700 km to the east of Madagascar, are relatively well known: several bryologists have visited the country since the 19th century and contributed to the knowledge of the bryoflora. Ah-Peng & Bardat (2005) summarised these data in a checklist, and since its publication, more taxa have been added to the list (Ah-Peng, Bardat & Ellis 2005; Arts 2005; Bruggeman-Nannenga 2005; Frahm & Stech 2006; Pócs 2006b; 2006c; Ah-Peng et al. 2007). Two friars, the Belgian Frère Maurice Onraedt (1904-1998; see (De Sloover 1999)) and the French Frère Albert Gimalac (1910-2001) independently and then together collected widely in Réunion. Onraedt published many of these collections (Onraedt 1976; 1977), some with Grolle (Grolle & Onraedt 1974). Jean-Louis De Sloover also collected in the island and cited several of his specimens and those of Onraedt and Gimalac in his publications. Later, Arts (1942-2000); see (Stieperaere 2000) started to work on a moss flora of the island in 1997 but, unfortunately, the project remained unfinished. Most of the collections of Onraedt, Gimalac, De Sloover and Arts are now held at the herbarium of the National Botanic Garden of Belgium (BR).

In April 2005 and November 2006, CAP and JB studied the Réunion collections of hepatics held at BR, and in this paper, report the 21 liverworts and one hornwort that were found to be new to the island. Nomenclature and general distribution of taxa follows Wigginton (2004a). Some references

and illustrations that are not listed in Wigginton & Grolle (1996) are added. In the species accounts, details of the locality are not repeated when they are the same for subsequent specimens.

The region Afr 3 consists of the East African Islands as defined in Index Muscorum (Wijk, Margadant & Florschütz 1959-69).

NEWLY RECORDED LIVERWORT AND HORNWORT TAXA

ANTHOCEROTOPSIDA

Anthocerotaceae

1. *Anthoceros sambesianus* Steph.

Specimen examined: Col des Fourches, versant Nord, sur terreau; alt. ca. 1900 m, 8 March 1975, *A. Gimalac 75.R.961*, det. Onraedt.

A fourth genus of the Anthocerotophyta for Réunion, the first confirmed species of *Anthoceros* for the Mascarene Islands and for Afr 3.

MARCHANTIOPSIDA

Aneuraceae

2. *Aneura pinguis* (L.) Dumort.

Specimen examined: Ile de La Réunion, Cirque de Cilaos, près des cascades du Bras Benjoin, alt env 1650 m, sur talus moussu, 1 January 1974, *J.L. de Sloover 17.971*, det. E.W.Jones as *Riccardia pinguis* (L.) Gray *sensu lato*, *R. pseudopinguis* Herzog (1942) *sensu* Arnell.

Jones (Nov. 1978) noted on a label with the specimen "I am still not convinced that these large tropical forms can be separated as a distinct species from European *R. pinguis*. I cannot confirm Arnell's claim (Arnell 1963) that the cells are larger; certainly the overlap in range is very great." Later, however, Jones in his liverwort and hornwort flora of West Africa (Wigginton 2004b) followed (Meenks & Pócs 1985) in distinguishing *A. pseudopinguis* from *A. pinguis*.

The main distinction between *Aneura pinguis* and *A. pseudopinguis* (Herzog) Pócs is in the thickness of the central part of the thallus (usually 10-20 cells thick in *A. pinguis* and 5-8 cells thick

in *A. pseudopinguis*), and the length of the male lobes - short in *A. pinguis*, longer in *A. pseudopinguis* (Meenks and Pócs 1985). The present Réunion specimen has a relatively thick central zone, (8)10-13 cells thick, and short male lobes, and is assigned to *A. pinguis*.

A. pinguis had already been recorded from the Mascarene Islands (Stephani 1893), but without exact location. The species is also recorded in South Africa, the Seychelles and Tanzania (Wigginton 2004a); subcosmopolitan.

A. pseudopinguis has not been reported from Mascarenes, although there are 19th century records of the neotropical *A. latissima* Spruce from Réunion and Mauritius. The latter species is distinguished by its very thin thallus only 3 cells thick in the middle and these early records need to be re-assessed.

Lunulariaceae

3. *Lunularia cruciata* (L.) Dumort. ex Lindb.

Specimens examined: Cirque de Cilaos, Sentier du Piton des Neiges, Alt env. 1450 m, Forêt hygrophile des bois de couleur, sur talus terreux, 21 December 1973, *J.L. de Sloover 17.554*, det. Váňa ; Cirque de Cilaos, au départ du sentier du Piton des Neiges, Pan rocheux humide dans une ravine, Alt env. 1350 m, 27 December 1973, *J.L. de Sloover 17.775*, det. Váňa.

Rather local in tropical and southern Africa; subcosmopolitan.

JUNGERMANNIOPSISIDA

Cephaloziaceae

4. *Albiellopsis heteromorpha* (Lehm.) R.M.Schust.

Specimen examined: Plaine des Cafres, La Mare à Boue, dans une savane marécageuse alt. ca. 1580 m, 12 December 1969, *M. Onraedt 69.R.487*, det. R.Grolle.

This species had already been recorded from the Mascarenes, but without any indication of which island (Renauld & Cardot 1891). It is already known from Mauritius (Wigginton 2004a), and is otherwise locally distributed in South-East Africa.

Cephaloziellaceae**5. *Cephaloziella anthelioides* S.W.Arnell**

Specimen examined: Cirque de Cilaos, route du Grand Bénard, étage des Tamarins, 20 December 1973, *M. Onraedt 73.R.4324*, det. Onraedt & Váňa as *C. cf. anthelioides*.

First recorded for Afr 3; formerly considered endemic in South Africa (Arnell 1963).

6. *Cephaloziella transvaalensis* S.W.Arnell

Specimens examined: Pépinière de Basse Vallée, sur talus humide, alt. 400 m, 5 April 1976, *A. Gimalac 76.R.1570*, det. Váňa; Le Brûlé de Saint-Denis, sur latérite d'un talus récent d'une route alt. ca. 900 m, 2 September 1971, *M. Onraedt 71.R.9170*, det. Grolle & Váňa; Le Brûlé de Saint-Denis, en bordure d'un sentier forestier alt. ca 1000 m, 5 September 1971, *M. Onraedt 71.R.9264*, det. Onraedt & Váňa.

This eastern and southern African species (Tanzania, Uganda, Malawi, Zimbabwe, South Africa) is also known from Mauritius (Wigginton 2004a).

7. *Cephaloziella umtaliensis* S.W.Arnell

Specimens examined: Le Brûlé de Saint-Denis, talus forestier; alt. 550 m, 5 January 1974, *M. Onraedt 74.R.1773*, det. Onraedt & Váňa; alt. 550 m, 5 January 1974, *M. Onraedt 74.R.1775*, det. Onraedt.

First record for Afr.3; known only from East Africa (Malawi, Zimbabwe Mozambique) (Wigginton 2004a).

Herbertaceae**8. *Herbertus capensis* (Steph.) Sim**

Specimens examined: Sentier de Langevin, sur débris végétaux, alt. ca. 1900 m, 21 January 1971,

A. Gimalac 71.R.7575, det. Grolle; Cirque de Mafate, entre la Nouvelle et le Col de Fourche, sur terre recouvrant les roches volcaniques, alt. ca. 1600 m, 27 August 1971, *M. Onraedt 71.R.9103*, det. Onraedt & Grolle; Plaine des Cafres: au Col Bleu, dans une forêt primaire dégradée alt. ca. 1600 m, 07 November 1971, *M. Onraedt 71.R.9139*, det. Grolle; Plaine des Osmondes, sur terre sablonneuse. alt. ca. 1000 m, 14 December 1970, *A. Gimalac 70.R.3025*, det. Onraedt & Grolle.

The leaves without teeth at the base, the straight lobes and non-apiculated apex differentiate this species from *Herbertus mollis* (Steph.) Dusén and *Herbertus dicranus* (Taylor ex Gottsche et al.) Trevis. *Herbertus mascarenicus* (Steph.) S.W.Arnell ex Váňa, in Váňa et al. has secund leaves with an asymmetric base.

Small forms of *H. capensis* are reported from Kenya (Chuah-Petiot 2003), less than 1 cm long with leaves up to 1.2 mm. In contrast, Arnell (1963) and Stephani (1912-1916) described larger plants (5-7 cm), with leaves between 2 and 2.8 mm long. We found both forms in the specimens we studied.

This species is known from four East African countries (Ethiopia, Malawi, South Africa, Uganda), and from Afr 3 (Comoros and Madagascar); this is the first record for the Mascarenes.

Most of the specimens labelled as *Herbertus capensis* of Onraedt in BR are *H. dicranus* (rev. J. Bardat).

9. *Herbertus grossevittatus* (Steph.) S.W.Arnell ex Grolle

Specimens examined : Sentier de Langevin, sur humus; alt. ca. 1500 m, 21 January 1971, *A. Gimalac 71.R.7525*, det. Grolle ; alt. ca. 1900 m, *A. Gimalac 71.R.7576*, det. Grolle ; Piton de Crac enclos de la Fournaise, au pied des Branles. alt. ca. 1500 m, 14 February 1971, *A. Gimalac 71.R.8507*, det. Onraedt & Grolle.

All specimens were originally named as *Herbertus capillaris* Steph, considered a *nomen dubium* by Grolle (1978, 1995).

Herbertus grossevittatus has long divergent lobes (3-5 mm), with a large vitta. The undivided part

of the vitta almost reaches the sinus between the lobes, up to 2/3 or 4/5 of the undivided part of the leaves (Fig. 1).

The base of the lamina disc had some slime papillae (Fig. 1L) and the apex of the leaves is acuminate with a long terminal cell.

This species is restricted to Afr 3.

Jubulaceae

10. *Frullania grossiclava* Steph.

Specimens examined: Forêt de Bébour, arbre d'une forêt primaire; alt. 1350 m, 1 August 1979, *M. Onraedt 79.R.8133*, det. Onraedt; Sentier du Grand Etang, arbre d'une forêt ombrophile; alt. 480 m, 27 December 1973, *M. Onraedt 73.R.8287*, det. Onraedt.

This species has recently been found fertile in the lowland by the first author, on decaying standing wood of the 1900 lava flow from the Piton de la Fournaise volcano, 21°16.668'S, 55°47.490'E, Commune de Saint-Philippe, *Ah-Peng 1900C21C8R2*, det. Ah-Peng.

This species is distributed in East and South-East Africa, and is known from Madagascar. This is the first record for the Mascarenes.

11. *Frullania trinervis* (Lehm.) Drège

Specimen examined: Cilaos sentier du Taïbit, talus forestier ombragé; alt. ca. 1250 m, 19 July 1979, *M. Onraedt 79.R.8178*, det. Onraedt.

Reference and illustration: Chuah-Petiot (2003)

Widespread in Africa.

Jungermanniaceae

11. *Jungermannia balfourii* Váňa

Specimen examined: Col de Fourche, versant N., sur la terre; alt. ca. 1900 m, 8 March 1975, *A.*

Gimalac 75.R.963, det. Váňa.

Jungermannia balfourii was considered as endemic in Mauritius, and known from one collection (Váňa 1974); this new record extends the distribution within Afr 3.

Lejeuneaceae

12. *Drepanolejeunea mascarena* (S.W.Arnell) R.L.Zhu et Grolle

Specimen examined: Ravine du Tremblet au N de St-Philippe, sur un arbre, forêt très humide, alt. ca. 100 m, 18 December 1973, *M. Onraedt 73.R.1491*, det. Onraedt.

Reference and illustration: Zhu & Grolle (2003)

Known from corticolous and epiphyllous collections from the Comoro Islands, Madagascar and Mauritius (Zhu & Grolle 2003).

14. *Cheilolejeunea cordigera* (Steph.) Grolle

Specimens examined: Rampe de la Grande Montée, épiphyllé, forêt humide, ravine alt. ca. 1600 m, 3 August 1979, *M. Onraedt 79.R.8204/a*, det. Onraedt; Sentier sur le Grand Etang, épiphyllé sur Fougère; alt. 500 m, 24 July 1979, *M. Onraedt 79.R.7935/a*, det. Onraedt; alt. 480 m, 28 December 1973, *M. Onraedt 73.R.1983/3*, det. Onraedt.

This species is found as an epiphyll; the specimens are fertile, and consequently easy to recognize by the perianth with two winged keels (Fig. 2E). It is otherwise known only from Madagascar and Mauritius.

15. *Cololejeunea latilobula* (Herzog) Tixier

Specimen examined: Le Guillaume (Saint-Paul), Ravine du Bernica, sur un arbre au bord d'une rivière alt ca. 800 m, 22 December 1969, *M. Onraedt 69.R.1009*, det. Grolle as *Cololejeunea himalayensis* (Pandé et Misra) R.M.Schust..

This species is widely distributed in the tropical Africa, this is the first record for the Mascarenes.

Jones in Wigginton (2004b) rejected the synonymy of *C. himalayensis* with *C. latilobula*, but stressed that both taxa are very similar.

16. *Cololejeunea leloutrei* (E.W.Jones) R.M.Schust

Specimens examined: Plaine des Palmistes: chemin vers le Grand Etang, épiphylls dans une forêt ombrophile; alt. 500 m, 24 July 1979, *M. Onraedt 79.R.7951*, det. Onraedt; *M. Onraedt 79.R.7925*, det. Onraedt; *Onraedt 79.R.7925 double*, det. Onraedt; Sentier de la ravine du Tremblet, N. de Saint-Philippe, épiphylls dans une forêt humide; alt. 200 m, 18 December 1973, *M. Onraedt 73.R.1398*, det. Onraedt; *M. Onraedt 73.R.1501*; *M. Onraedt 73.R.1397*; *M. Onraedt 73.R.1500*; 17 July 1979, *M. Onraedt 79.R.8224*; alt. ca. 300 m, *M. Onraedt 79.R.846*; *M. Onraedt 79.R.8462*, det. Onraedt.

Widespread in tropical Africa.

17. *Cololejeunea zenkeri* (Steph.) E.W.Jones

Specimens examined: Sentier des Scouts, ravine Bras Bémale, épiphylls; alt. ca. 1400 m, 3 August 1975, *A. Gimalac 75.R.1403a*, det. Onraedt; Forêt de Bébour, épiphylls dans forêt primaire; alt. 1350 m, 1 August 1979, *M. Onraedt 79.R.8226*, det. Onraedt; Plaine des Cafres: source Samary, épiphylls sur *Antrophyum boryanum* et sur Orchidaceae sous forêt sombre et humide; alt. ca. 1000 m, 28 July 1974, *A. Gimalac 74.R.8619* and *74.R.8626*, det. Onraedt & Grolle; Plaine des Cafres: au Piton Desforges, épiphylls; alt. ca. 1570 m, 17 January 1974, *M. Onraedt 74.R.1494*, det. Onraedt.

Widespread in tropical Africa.

18. *Colura calyptrifolia* (Hook.) Dumort.

Specimen examined: Plaine des Palmistes, Forêt de Bébour, épiphylls sur fougère d'une forêt humide; alt. ca. 500 m, 1 August 1979, *M. Onraedt 79.R.7949*, det. Onraedt.

Distinguished mainly from *Colura tenuicornis* (A.Evans) Steph. by its shortly horned perianths. The

valves are composed of 19 thin-walled hyaline marginal cells and 13-14 chlorophyllose median cells.

C. calyptrifolia is typically a tropical montane species in Africa, but the Réunion collection was from rainforest at a rather low elevation.

Local in eastern and southern Africa; the first record for Afr 3.

19. *Frullanoides tristis* (Steph.) van Slageren

Specimen examined: Route de la Montagne, au dessus de Saint-Denis, sur un rocher suintant au bord du torrent alt. ca. 500 m, 31 December 1973, *M. Onraedt 73.R.0886*, det. R. Grolle as *Brachiolejeunea confertifolia* Steph..

Widespread in Africa, this species was already known from Madagascar; this is the first record for the Mascarenes.

20. *Lejeunea isophylla* E.W.Jones

Specimens examined: Plaine des Cafres, sur les arbres, alt. ca. 1500 m, 29 December 1969, *Frère M. Onraedt 69.R.298*, det. Onraedt & Grolle; Sentier de la Roche Ecrite, les Hauts de Saint-Denis, sur un vieux tamarin, alt. ca. 1500 m, 5 September 1971, *M. Onraedt 71.R.9263*, det. Grolle.

This species, a member of the *Lejeunea flava* aggregate (Wigginton 2004b), is largely distributed in Central and Eastern Africa, and already known from Madagascar, the Seychelles and Comoros.

21. *Microlejeunea kamerunensis* Steph.

Specimen examined: Cirque de Cilaos: Ilet des Salazes, sur une feuille morte; alt. 1600 m, 27 December 1975, *A. Gimalac 75.R.1419*, det. Grolle as *Microlejeunea cf. kamerunensis*.

Widespread in Africa; first record for Afr 3.

Lepidoziaceae

22. *Lepidozia stuhlmannii* Steph.

Specimens examined: Cirque de Cilaos; Caserne du Bras Chanson, paroi verticale volcanique; alt 2000 m, 31 December 1970, *M. Onraedt & Gimalac 70.R.2005*, det. Pócs as *Lepidozia lacerata* Steph.; Cirque de Cilaos, Sentier du Piton des Neiges, Altitude env. 2000 m, transition de forêt des Bois de couleur et forêt d'éricacées, croissant sur les têtes des Sphagnums, 29 December 1973, *J.L. de Sloover 17.876*, det. Váňa as *Lepidozia carnososa* Steph..

References: Chuah-Petiot (2003), Wigginton (2004b).

These appear to be the first published details of Réunion collections of *L. stuhlmannii*, although the island has been included in a distribution list (Pócs, 1994). It is found widely from Cameroon to East Africa, in South Africa and in Réunion.

CONCLUSION

Of the 112 specimens examined from the herbarium of the National Botanic Garden of Belgium (BR), 22 species are found to be new to Réunion. Of these, eleven species are recorded new for the Mascarenes, and six species new for Afr 3. New illustrations are provided for *Herbertus grossevittatus* and *Cheilolejeunea cordigera*.

Most of these new records belong to the Jungermanniopsida and more particularly to the Lejeuneaceae. The majority of these species have a broadly tropical African distribution, sometimes extending to South Africa. Two species, *Aneura pinguis* (L.) Dumort. and *Lunularia cruciata* (L.) Dumort. ex Lindb. are sub-cosmopolitan. *Colura calyptrifolia* (Hook.) Dumort has a more restricted distribution but is nevertheless present in Western Europe, the Azores, southern South America and locally in tropical and southern Africa, and *Frullanoides tristis* is also found in the neotropics and in the Indian subcontinent.

The examination of the African liverworts at the herbarium of Meise (BR) contributes significantly to the knowledge of the hepaticological flora of Réunion. The additional species brings the number

of liverworts and hornworts reported from the island to 281. Of these, three species that are restricted to some Eastern African islands (the Comoros, Madagascar, Mauritius) are recorded for the first time in Réunion, namely *Drepanolejeunea mascarena*, *Cheilolejeunea cordigera* and *Jungermannia balfourii*. Réunion Island, located at the crossroads of many dispersal biogeographical routes (Cadet 1977) is composed of a rich and original bryoflora which, as an oceanic island, is still in an ongoing process of colonization (Pócs 2006a).

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors wish to dedicate this paper to the memory of Theo Arts and friars Albert Gimalac and Maurice Onraedt. The two first authors are most grateful to Brian O'Shea and Denis Lamy for drawing their attention to the Réunion Island materials stored in the herbarium of the National Botanical Garden. The authors are indebted to Omer Van de Kerckhove for his valuable illustrations. We thank Quintin Groom (Meise) for improving the English and Martin Wigginton for his valuable comments on the manuscript. This study was supported by The FPVI European-funded Integrated Infrastructure Initiative grant SYNTHESYS (BE-TAF Project n°2475) obtained by C.A.P.

BIBLIOGRAPHY

Ah-Peng C, Bardat J. 2005. Check list of the bryophytes of Réunion Island (France). *Tropical Bryology* **26**: 89-118.

Ah-Peng C, Bardat J, Ellis LT. 2005. Additions to the bryoflora of Réunion Island (France). *Lindbergia* **30**(1): 43-45.

Ah-Peng C, Chuah-Petiot M, Descamps-Julien B, Bardat J, Staménoff P, Strasberg D. 2007. Bryophyte diversity and distribution along an altitudinal gradient on a lava flow in La Réunion. *Diversity & Distributions* **13**: 654-662.

Arnell SW. 1963. *Hepaticae of South Africa* p. 1-411. Stockholm.

Arts T. 2005. A contribution to the bryophyte flora of Réunion (Mascarene Islands). *Systematics and Geography of Plants* **75**: 117-158.

- Bruggeman-Nannenga MA. 2005.** Two new species of *Fissidens* (*Fissidentaceae*, Musci) from Africa, *Fissidens harringtonii* and *Fissidens artsii*. *Tropical bryology* **26**: 13-18.
- Cadet T. 1977.** La végétation de l'île de la Réunion: étude phytoécologique et phytosociologique. Aix-Marseille, Aix-Marseille.
- Chuah-Petiot MS. 2003.** *Mosses, Liverworts and Hornworts of Kenya* p. 273. Nairobi: Chuah-Petiot, M.S.
- De Sloover J-L. 1999.** Maurice Onraedt (1904-1998). Biographie sommaire et liste des publications bryologiques de Maurice Onraedt. *Cryptogamie Bryologie* **20**(3): 213-214.
- Frahm J-P, Stech M. 2006.** The taxonomic status of intermediate forms of *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. and *C. pilifer* Brid. (Dicranaceae, Bryopsida) newly discovered in Europe. *Cryptogamie, Bryologie* **27**(2): 213-223.
- Grolle R, Onraedt M. 1974.** Lebermoose aus Madagaskar und den Maskarenen (1). *Lindbergia* **2**: 230-233.
- Meenks J, Pócs T. 1985.** East African Bryophytes IX. Aneuraceae. *Abstracta Botanica* **9**: 79-98.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J. 2000.** Biodiversity hotspots conservation priorities. *Nature* **403**: 853-858.
- Onraedt M. 1976.** Bryophytes des îles Mascareno- Malgaches et Seychelles I et II. *Bulletin du Jardin Botanique de Belgique* **46**: 351-378.
- Onraedt M. 1977.** Bryophytes des îles mascareno-malgaches et Seychelles. Hepaticae: *Bazzania*. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* **47**: 139-144.
- Pócs T. 2006a.** Bryophyte colonization and speciation on oceanic islands: an overview. *Lindbergia*.
- Pócs T. 2006b.** East African Bryophytes, XXI. Two new species of *Telaranea*, sect. *Tenuifoliae* and records on *Amazoopsis* (Lepidoziaceae) from the Indian Ocean Islands. *Acta Botanica Hungarica* **48**(1-2): 119-137.
- Pócs T. 2006c.** East African bryophytes. Two new species, *Plagiochila artsii* and *Plagiochila hiroshiana* (Plagiochilaceae, Marchantiophyta). *Journal of The Hattori Botanical Laboratory* **100**: 333-350.
- Renauld F, Cardot J. 1891.** Musci exotici novi vel minus cogniti II. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* **30**(2): 181-207.
- Stephani F. 1893.** Hepaticae. *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique* **32**(2): 8-40.
- Stephani F. 1912-1916.** Species Hepaticarum. **5**: 1-896.
- Stieperaere H. 2000.** In memoriam Theo Arts (1942-2000). *Muscillanea* **20**: 6-14.
- Strasberg D, Rouget M, Richardson DM, Baret S, Dupont J, Cowling RM. 2005.** An assessment of habitat diversity and transformation on La Reunion Island (Mascarene Islands, Indian

Ocean) as a basis for identifying broad-scale conservation priorities. *Biodiversity and Conservation* **14**(12): 3015-3032.

Vaña J. 1974. Studien über die Jungermannioideae (Hepaticae) 5. *Jungermannia* Subg. *Plectocolea* und Subg. *Solenostoma*: Afrikanische Arten. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica, Praha* **9**: 277-312.

Wigginton MJ. 2004a. Checklist and distribution of the liverworts and hornworts of Sub-Saharan Africa, including the East African Islands (edition 2, September 2004). *Tropical Bryology Research Reports* **5**: 1-102.

Wigginton MJ, Ed. 2004b. *E.W.Jones's Liverwort and Hornwort Flora of West Africa*. Scripta Botanica Belgica. Meise: National Botanic Garden of Belgium.

Wijk RVD, Margadant WD, Florschütz PA. 1959-69. *Index Muscorum* p. Utrecht: International Bureau for Plant Taxonomy and Nomenclature.

Zhu RL, Grolle R. 2003. On the genus *Capillolejeunea* (Lejeuneaceae, Hepaticae) from the East African Islands. *Systematic Botany* **28**(3): 467-470.

C. AH-PENG & D. STRASBERG, University of La Réunion, UMR_C53, 15 Avenue René Cassin – BP 7151, 97715 Saint-Denis France Email: claudine.ahpeng@univ-reunion.fr

J. BARDAT, Muséum National d'Histoire Naturelle, Département de systématique, UMR_CNRS 5202, 57, rue Cuvier 75005 Paris, France Email : bardat@mnhn.fr

HERMAN STIEPERAERE, National Botanic Garden of Belgium

Domein van Bouchout, B-1860 Meise, Belgium, Email: herman.stieperaere@br.fgov.be

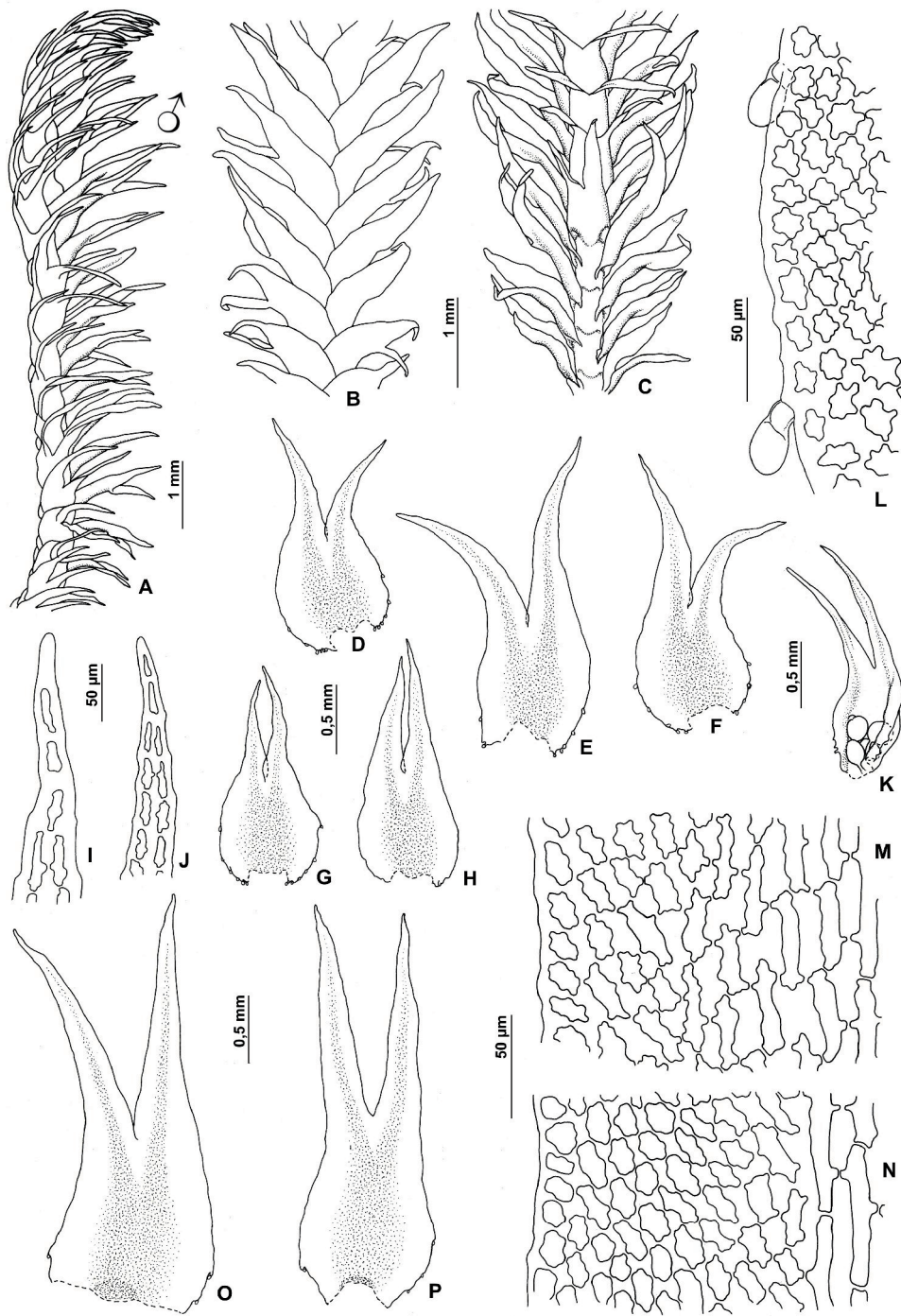


Figure 1. *Herbertus grossevittatus*. (A) male shoot, side view; (B) part of shoot in dorsal view; (C) part of shoot in ventral view; (D-F) leaves; (G,H) underleaves; (I,J) apex of lobes of same leaf; (K) male bract with antheridia; (L) margin at base of leaf, with two slime papillae; (M,N) marginal and elongate vitta cells at base of lobe; (O) leaf of larger plant; (P) underleaf of larger plant. A-M, *Gimalac 71.R.8507*; N-P, *Gimalac 71.R.7525*. (drawn by O. Van de Kerckhove)

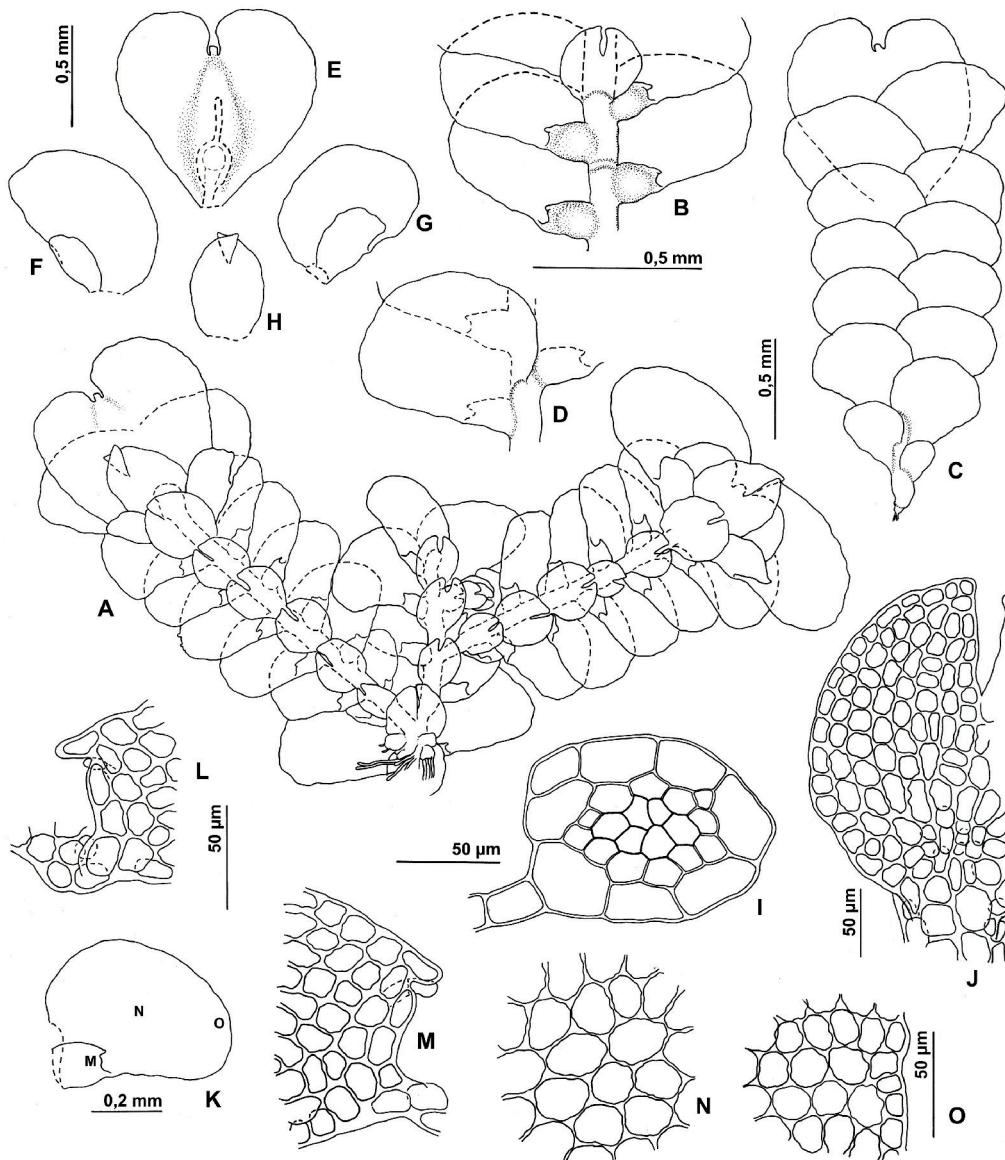


Figure 2. *Cheilolejeunea cordigera*. (A): shoot with gynoecium; (B) part of shoot in ventral view; (C) part of shoot in dorsal view; (D) dorsal insertion of leaf; (E) perianth; (F,G) female bracts; (H) bracteole; (I) stem cross-section; (J) detail of underleaf; (K) leaf; (L,M): distal part of lobules; (N) cells in mid-leaf; (O) cells at leaf margin. A-O, *Onraedt 73.R.1383/3*. (drawn by O. Van de Kerckhove)

3.2. A partir d'inventaires floristiques

Au préalable du travail de thèse, des récoltes ont été effectuées dans de multiples habitats (indigènes et secondaires) de La Réunion et un index commenté des bryophytes pour l'île a été réalisé en collaboration avec le Conservatoire National Botanique de Mascarin.

De ces récoltes partiellement identifiées 4 hépatiques et 1 muscinée sont nouvelles pour l'île, ces résultats ont donné lieu à une publication dans *Lindbergia* avec la collaboration de Len Ellis (Natural History Museum, London).

Un nouveau genre d'hépatique a été également découvert à La Réunion *Leptolejeunea* (Spruce) Schiffn. appartenant à la famille des Lejeuneaceae (soumis à *Borbonica*, revue locale en Sciences Naturelles).

La découverte d'une nouvelle espèce pour la Science de *Fissidentaceae* (Bryopsida) à La Réunion est la preuve que l'inventaire des bryophytes ne fait que débiter et promet encore des surprises aux bryologues sur ce territoire petit et délimité mais aux facteurs climatiques variés le long d'un gradient altitudinal marqué.

LINDBERGIA 30: 43-45. Lund 2005

Additions to the bryoflora of Réunion Island (France)

Claudine Ah-Peng, Jacques Bardat and Len Ellis

Short communication

Ah-Peng, C., Bardat, J. and Ellis, L. 2005. Additions to the bryoflora of Réunion Island (France). – *Lindbergia* 30: 43–45.

C. Ah-Peng, Univ. de la Réunion, Faculté des Sciences, UMR C53 Peuplements végétaux et bio-agresseurs en milieu tropical, BP 7151, FR-97 715 Sainte-Clotilde Messag. cedex 9, France (claudine.ahpeng@univ-reunion.fr). – J. Bardat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Dépt Régulations, Développement et Diversité moléculaire, USM 505 «Ecosystèmes et Interactions toxiques», Equipe Bryophytes et bioindication, C.P. 39, 57, rue Cuvier, FR-75 231 Paris Cedex 05, France. – L. Ellis, Dept of Botany, The Natural History Museum, Cromwell Road, London, UK, SW7 5BD.

Réunion Island is a French overseas department, and along with the islands of Mauritius and Rodrigues forms the Mascarenes Archipelago (22 °S, 55.3 °E). Réunion is located 220 km southwest of Mauritius and 800 km east of Madagascar. The island has an area of 2512 km² and is the biggest and the most elevated (Piton des Neiges, 3069 m) island of the Mascarenes Archipelago. The climate of the island is subtropical, and can be divided into two seasons. The first ranges from May to October and is the austral winter, with an average minimum at sea level from 17°C to 20°C and average maximum from 26°C to 28°C. The other, ranging from November to April, is the hot and rainy summer, with an average minimum at sea level, from 21°C to 24°C and average maximum from 28°C to 31°C (Soler 2000). Precipitation is irregularly distributed between the western and eastern parts, in the east part the average rainfall can reach 11 m year⁻¹ whereas in the west littoral side in Saint-Gilles - Les Bains, the average annual rainfalls is 525 mm year⁻¹ (these figures are statistics on 15 years). The high reliefs (Piton des Neiges and Piton de la Fournaise) are responsible for this dissymmetry.

Accepted 25 May 2005
Copyright © LINDBERGIA 2005

The littoral areas of the western coast are highly urbanized, whereas the eastern part of the island is less developed. In the central area of the island, 30% of the indigenous vegetation is still well conserved, but this is mainly owing to the great difficulty of access; Réunion is the steepest of the Mascarenes.

The bryoflora is, in contrast to the higher plants, under explored. Records and references are rare, and date mostly from long ago (Bescherelle 1878, 1880).

Data from the literature and herbarium specimens presently indicate that, 404 species and infraspecific taxa of mosses and 241 species and infraspecific taxa of hepatics and hornworts occur on the island (Ah-Peng and Bardat 2005, in press). The species listed below are known from the New World tropics and/or Africa, but until now were not recorded for Réunion. We suspect that with more systematic sampling, the bryoflora of Réunion Island could be extensively increased.

To make an initial assessment of the bryoflora of the island, specimens were sampled in primary, secondary and impacted ecosystems between March 2004 and January 2005. Specimens were identified by comparison with named herbarium samples in PC, and a voucher specimen for each species has been deposited in PC.

We present in this article the taxa in our samples that are new for the island of Réunion. The list in-

cludes the locality of the collection, a description of the ecology of the species, the collection number (personal herbarium of C. Ah-Peng), date of collection, and the altitude at which the plants were collected. The nomenclature follows O'Shea (2003) for mosses and Wigginton (2004a) for liverworts.

Hepaticae

Cephalozia connivens (Dicks) Lindb. subsp. *fissa* Váña

- Plaine des Fougères (Municipality of Sainte-Marie), track of the “Grande Randonnée” towards the Piton Bé Massoune, corticolous on old trunk, sterile, *Ah-Peng* R49-B3, 16.03.2004, alt. 1410 m.

The subspecies *fissa* can be distinguished from the type subspecies by the presence of flagelliform branches. According to Váña (1988) the morphological characters as described by Spruce, relating to the shape of leaves and perianths, are variable.

Distribution: Ghana, Nigeria, Togo, São Tomé, Príncipe, Bioko, Cameroon, Gabon, DR Congo, Zaïre, Uganda, Tanzania, Zambia, Zimbabwe, South Africa, Malawi, Madagascar, Rio Muni, (Wigginton 2004a).

Lejeunea flava (Sw.) Nees subsp. *flava* R.M.Schust.

- Tourist reserve Marelougue's forest (Municipality of Saint-Philippe), on trunk of 15 cm in diameter, *Ah-Peng* R46-4, 15.03.2004, 230 m. The sample is sterile.

Distribution: Central African Republic, Comoro islands, Congo, Cape Verde, Ghana, Kenya, Madagascar, Rwanda, Seychelles, Sierra Leone, Tanzania, Togo, Uganda, DR Congo (Wigginton 2004a).

Lejeunea tabularis (Spreng.) Gottsche et al.

- Plaine des Fougères (Municipality of Sainte-Marie), track of the GR towards the Piton Bé Massoune, *Ah-Peng* R49-B2, 16.03.2004, alt. 1410 m. The sample has well developed perichetial leaves (bracts and bracteole) but lacks mature perianths.

Distribution: Fernando Po, Burundi, Central African Republic, Cameroon, Comoro islands, Congo, Guinea, Ivory coast, Kenya, Lesotho, Mauritius, Madagascar, Malawi, Mozambique, Nigeria, Príncipe, Rwanda, South Africa, Tanzania, Uganda, DR Congo (Wigginton 2004a).

Note: as the two species appear rather similar, Jones (1968) and Wigginton (2004b) treated them as subspecies of *L. flava*. The main distinction between the two taxa is that the leaves in *Lejeunea flava* spread at an angle of nearly 90° to the stem, while those in *Lejeunea tabularis* spread at a narrower angle of 45–50°. *Lejeunea tabularis* can be also distinguished from the *Lejeunea flava* by its cordate and wider underleaves. Similar, broad, cordate underleaves also occur in *Lejeunea flavovirens* J. Ångström, which is also recorded for Réunion. However, the latter can be distinguished from *L. tabularis* by its narrower perianth. The female bracts in these taxa are obovate and almost the same size, but differ in the form of the lobule. The lobule in *L. flavovirens* is divided from the lobe by a large, rounded sinus, and the insertion line of the female bract is keeled. In *Lejeunea tabularis* the sinus is narrower and v-shaped, the female bract lacks a keel. Nevertheless, these morphological characters described by Jones (1968), provide only a tenuous justification for retaining *Lejeunea tabularis* and *Lejeunea flavovirens* as distinct taxa. The present authors would suggest that they probably represent two geographical forms of a single species. A thorough study of material from a much wider range of localities is needed to confirm this hypothesis.

Microlejeunea africana Steph.

- Plaine des Fougères (Municipality of Sainte-Marie), track of the GR towards the Piton Bé Massoune, épiphytic on old trunk, *Ah-Peng* R49-A6, 16.03.2004, 1410 m.
- Tourist reserve of Marelougue's forest (Municipality of Saint-Philippe), on trunk of 40 cm diameter, *Ah-Peng* R46-6, 15.03.2004, 230 m.
- Tourist reserve of Marelougue's forest (Municipality of Saint-Philippe), on trunk of 15 cm diameter, *Ah-Peng* R46-4, 15.03.2004, 230 m.

Distribution: Widely distributed in tropical Africa, Annobón islands, Benin, Bioko, Burkina Faso, Central African Republic, Cameroon, Comoro islands, Congo-Brazzaville, Ethiopia, Ghana, Guinea Bissau, Ivory coast, Kenya, Lesotho, Mauritius, Madagascar, Malawi, Mozambique, Nigeria, Príncipe, Rio Muni, Rwanda, South Africa, São Tomé, Seychelles, Sierra Leone, Socotra, Tanzania, Togo, Uganda, D.R. Congo, Zimbabwe.

Musci

Syrrophodon pottioides S. Orbán

- Plaine des Fougères, track of the GR towards the Piton Bé Massoune (Municipality of Sainte-Marie), corticolous with *Leucobryum* sp., *Ah-Peng* R 49-B2, 16.03.2004, 1410 m, (Det. L.T. Ellis).

Distribution: Madagascar (O'Shea 2003).

Acknowledgement – We are grateful to Vincent Boulet from the National Botanical Conservatory of Mascarin, for valuable field support during the project. Thanks also to Catherine Rausch de Traubenberg and Amandine Allard, Muséum national d'Histoire Naturelle, Paris for the provision of herbarium specimens.

References

- Ah-Peng, C. and J. Bardat. 2005. Check list of the bryophytes of Réunion island (France). – *Trop. Bryol.*, in press.
- Bescherelle, E. 1878. Florule bryologique de la Réunion, de Maurice et des autres îles austro-africaines de l'Océan Indien. – *Ann. Sci. Nat. Bot.* 3: 291–380.
- Bescherelle, E. 1880. Florule bryologique de la Réunion, de Maurice et des autres îles austro-africaines de l'Océan Indien. – *Ann. Sci. Nat. Bot.* 10: 233–333.
- O'Shea, B. J. 2003. Checklist of the mosses of sub-Saharan Africa (version 4, 12/03). – *Trop. Bryol. Res. Rep.* 4: 1–176.
- Soler, O. 2000. Atlas climatique de la Réunion (Météo-France), pp. 80.
- Váňa, J. 1988. *Cephalozia* (Dum.) in Africa. – *Beiheft Nova Hedwigia* 90: 179–198.
- Wigginton, M. J. 2004a. Checklist and distribution of the liverworts and hornworts of Sub-Saharan Africa, including the East African Islands (2 nd ed., Sept. 2004). – *Trop. Bryol. Res. Rep.* 5: 1–102.
- Wigginton, M. J. 2004b. E.W.'s Jones Liverwort and Hornwort Flora of West Africa. – *Scr. Bot. Belg.*, Meise, Natl Bot. Gard. Belg. 30, pp. 443.

Un nouveau genre d'hépatique (Bryophytes, Hepaticopsida) découvert à la Réunion : *Leptolejeunea* (Spruce) Schiffn. (Lejeuneaceae)

Communication courte

Ah-Peng C.¹ & Bardat J.²

¹Université de la Réunion. Faculté des Sciences, UMR_C 53 Peuplements végétaux et bio-agresseurs en milieu tropical, BP 7151, 97715 Sainte-Clotilde Messag, cedex 9, France. (claudine.ahpeng@univ-reunion.fr)

²Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR_CNRS 5202 Département de Systématique et Evolution, 57, rue Cuvier 75005 Paris, France.(bardat@mnhn.fr)

Résumé :

Un nouveau genre de bryophyte *Leptolejeunea* (Spruce) Schiffn. a été découvert dans le cadre d'un travail de recherche relatif à la dynamique de la végétation bryophytique sur les coulées de lave à l'île de la Réunion.

Summary: A new genus of bryophyte *Leptolejeunea* (Spruce) Schiffn. was discovered in the framework of research surveys on the dynamics of bryological vegetation on lava flows of Réunion Island.

Mots-clés : *Leptolejeunea*, bryoflore, Mascareignes

La bryoflore de la Réunion compte 649 espèces, répartis en 87 familles et 234 genres (Ah-Peng and Bardat 2005; Ah-Peng, Bardat et al. 2005; Bruggeman-Nannenga 2005; Frahm and Stech 2006). Au sein des bryophytes, les hépatiques représentent 242 espèces dont 5.78 % sont endémiques de la Réunion.

De par la petite taille des espèces et de la difficulté de leur observation sur le terrain, ainsi qu'une bibliographie parcellaire, ce groupe a souvent échappé à l'attention des botanistes et par conséquent a été largement sous prospecté dans les régions tropicales et plus particulièrement à l'île de la Réunion. Au vu des recherches actuelles et de l'effort de prospection il est très probable que le nombre d'espèces de bryophytes augmente de manière significative. Notamment les biocoenoses épiphyllées encore appelées phyllosphères (Tixier 1973) ont été peu explorées.

Le genre *Leptolejeunea* (Spruce) Schiffn. est représenté en Afrique (Vanden Berghen 1953; Vanden Berghen 1962) par 5 espèces : *Leptolejeunea astroidea* (Mitt.) Steph., *Leptolejeunea elliptica* (Lehm. et Lindenb.) Schiffn., *Leptolejeunea epiphylla* (Mitt.) Steph., *Leptolejeunea maculata* (Mitt.) Schiffn., *Leptolejeunea vitrea* (Nees) Schiffn. Parmi ces

espèces, *Leptolejeunea elliptica* (Lehm. et Lindenb.) Schiffn. et *Leptolejeunea maculata* (Mitt.) ont une distribution pantropicale, les trois autres ayant une distribution plus réduite.

En Amérique latine, ce genre compte 12 taxons, tous représentés exclusivement dans la partie tropicale et subtropicale (Bischler 1969). Les espèces de *Leptolejeunea* croissent presque exclusivement en épiphyllées (Bischler 1969) excepté *Leptolejeunea elliptica* qui a été reportée en tant que corticole. Pour se fixer ces plantes utilisent des disques adhésifs (plaquettes rhizoïdiennes qui produisent des mucilages) situées sur la face ventrale des plantes à la base des amphigastres (éléments foliaires fixés sur la face ventrale des tiges). Cet auteur reporte pour les *Leptolejeunea* sud-américains, que les espèces se rencontrent principalement sur les surfaces foliaires lisses, et qu'elles ne rampent pas sur d'autres bryophytes, ainsi elles semblent appartenir au groupe des espèces pionnières strictes, qui disparaissent dès que les surfaces foliaires sont envahies par des épiphyllées plus robustes.

Lors des identifications du travail de thèse du premier auteur, portant sur des échantillons issus des lambeaux de forêt de basse altitude épargnés par les laves (Kipukas), plusieurs échantillons de *Leptolejeunea maculata* ont été découverts. Les spécimens récoltés ne sont pas fertiles; ils sont déposés à l'Herbier universitaire de la Réunion (REU). Cette espèce est distribuée selon Wigginton (2004) à travers l'Afrique continentale et océanique : Cameroun, Comores, Côte d'Ivoire, Gabon, Ghana, Guinée, Kenya, Ile Maurice, Nigeria, Sao Tomé, les Seychelles, Rio Muni, Sierra Leone, Tanzanie, Togo, Uganda et Zaire, mais curieusement l'espèce n'est pas observée à Madagascar.

Cette espèce a été observée en situation d'épiphyllée, soit en population dense accompagnée de quelques brins d'espèces des genres *Drepanolejeunea*, *Cololejeunea*, ou bien en population réduite mais dans des communautés d'hépatiques épiphyllées plus diversifiées. Ces observations nous font penser que *Leptolejeunea maculata* est une pionnière de premier rang, c'est-à-dire qui supporte mal la concurrence d'autres bryophytes épiphyllées.

Parmi les Lejeuneaceae, l'identification de ce genre est aisée, en effet les amphigastres très bifides, composés de deux cellules basales oblongues horizontales, distinguent ce genre des autres espèces de la famille. L'angle formé par les lobules et l'axe des amphigastres approche les 90 °. La base de l'amphigastre est souvent dissimulée derrière une plaquette rhizoïdienne. Des descriptions et iconographies de l'espèce sont réalisées par Vanden Berghen (1977) et Wigginton (2004)

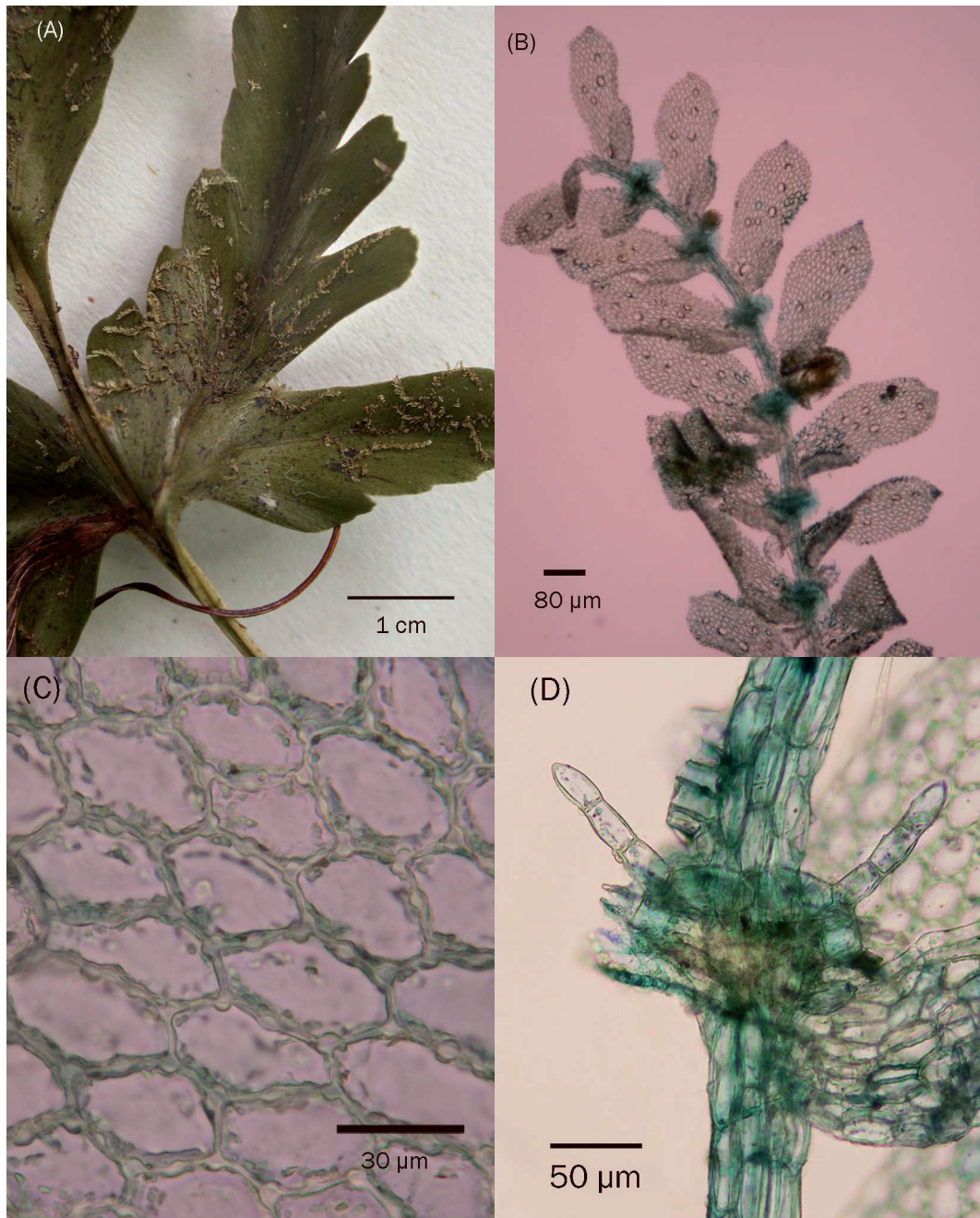


Fig. 1. (A). Fronde de fougère hébergeant l'hépatique. (B) Gamétophyte. (C) Cellule de feuille (D) Amphigastre.

Spécimens examinés à la Réunion, Saint-Philippe, près de la Symbiose Oiseaux-Volcan dans un lambeau de forêt de basse altitude (Kipuka):

1. sur fronde de fougères avec *Drepanolejeuna madagascariensis* (Steph.) Grolle, *Prionolejeunea grata* (Gottsche) Schiffn, *Cololejeunea* ssp, *Colura* ssp, *Ceratolejeunea* sp, *Diplasiolejeunea* sp., *Lejeunea* sp., Ah-Peng KIPA11C11R2 250 m, 14/06/2005,

2. sur feuilles de *Ardisia crenata* Sims (Mirsinaceae) avec *Drepanolejeuna madagascariensis*, *Cololejeunea obliqua* (Nees et Mont.) Schiffn., *Cololejeunea peponiformis* Mizut, *Cololejeunea marginata* (Lehm. et Lindenb.) Schiffn. *Prionolejeunea grata*, *Drepanolejeunea physaefolia* (Gottsche) Steph., *Ceratolejeunea* sp, *Drepanolejeunea trematodes* (Nees) Bischl., Ah-Peng KIPA11C12R1, 250 m, 14/06/2005,
3. sur lobe de fronde de fougère avec *Drepanolejeuna madagascariensis*, et *Cololejeunea obliqua*, Ah-Peng KIPA11C11R3, 250 m 14/06/2005,
4. sur feuille de *Psidium cattleianum* Sabine avec *Ceratolejeunea* sp., et *Cololejeunea obliqua*, Ah-Peng KIPA8C12R2, 250 m 14/06/2005.

Cette espèce a été observée dans les Kipukas, lambeaux de forêt préservés par les laves du volcan Piton de la Fournaise dans la zone sud-est de l'île, mais elle pourrait également se trouver dans d'autres zones de l'île, où les phylloceonoses auraient été encore peu prospectées.

On constate néanmoins que *Leptolejeunea* est présente dans des communautés épiphyllées pionnières assez riches notamment en flore hépaticologique. Les bryophyllocoenoses constituent probablement l'un des ensembles les plus remarquables en système sylvaïque tropical et la présence de ce nouveau genre ne fait que prélude à des découvertes importantes dans ce compartiment bryoécologique sur l'île. Les conditions requises pour le développement des communautés épiphyllées nécessitent des facteurs bio climatiques assez précis en relation notamment avec des tensions de vapeurs élevées, permanentes et un ombrage conséquent (Pócs 1978; Pócs 1982; Gradstein 1992).

A l'heure actuelle, peu d'informations existent sur la distribution de ces communautés épiphyllées sur l'île. Un projet de collaboration scientifique entre l'Université de la Réunion et le Conservatoire Botanique de Mascarin est en cours afin d'élaborer un Système d'Information Géographique sur les Bryophytes. Cette base de données réalisée à partir des spécimens d'herbiers nationaux et internationaux, ainsi que des données d'études écologiques menées par le premier auteur permettra d'une part d'identifier les zones où un effort de prospection est nécessaire, et d'autre part de visualiser la distribution des espèces de bryophytes à l'échelle de l'île. Un croisement avec des données bioclimatiques à l'échelle locale pourra mieux cerner les secteurs offrant en particulier de forte potentialité pour les communautés épiphyllées et donc de diriger des recherches mieux ciblées pour l'exploration de ces groupements originaux.

Remerciements

Ce travail a été financé partiellement par une allocation ministérielle de recherche attribuée au premier auteur et par le Conseil Régional de la Réunion.

Bibliographie

Ah-Peng, C. and J. Bardat (2005). "Check list of the bryophytes of Réunion Island (France)." Tropical Bryology **26**: 89-118.

Ah-Peng, C., J. Bardat and L. T. Ellis (2005). "Additions to the bryoflora of Réunion Island (France)." Lindbergia **30**(1): 43-45.

Bischler, H. (1969). "Le genre *Leptolejeunea* (Spruce) Steph. en Amérique." Nova Hedwigia **17**: 265-350.

Bruggeman-Nannenga, M. A. (2005). "Two new species of *Fissidens* (*Fissidentaceae*, Musci) from Africa, *Fissidens harringtonii* and *Fissidens artsii*." Tropical bryology **26**: 13-18.

Frahm, J.-P. and M. Stech (2006). "The taxonomic status of intermediate forms of *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. and *C. pilifer* Brid. (Dicranaceae, Bryopsida) newly discovered in Europe." Cryptogamie, Bryologie **27**(2): 213-223.

Gradstein, S. R. (1992). The vanishing tropical rain forest as an environment for bryophytes and lichens. Bryophytes and lichens in a changing environment. B. J.W. Oxford: 234-258.

Pócs, T. (1978). "Epyphyllous communities and their distribution in East Africa." Bryophyterum Bibliotheca **13**: 681-713.

Pócs, T. (1982). Tropical forest bryophytes. Bryophyte Ecology. A. J. E. Smith. London-New-York, Chapman & Hall: 59-104.

Tixier, P. (1973). "La phyllosphère et les associations d'Hépatiques épiphyllées." Science et Nature **119**.

Vanden Berghen, C. (1953). "Le genre *Leptolejeunea* (Spruce) Schiffn. en Afrique continentale." Bull. Jard. Bot. Belg.: 65-72.

Vanden Berghen, C. (1962). "Lejeuneacées épiphyllées d'Afrique (Note I)." Revue Bryologique et Lichénologique **32**(1-4): 49-55.

Vanden Berghen, C. (1977). "Hépatiques épiphyllées récoltées par J. L. De Sloover au Kivu (Zaire), au Rwanda et au Burundi." Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique **47**: 199-246.

Wigginton, M. J., Ed. (2004). E.W.'s Jones Liverwort and Hornwort Flora of West Africa. Scripta Botanica Belgica. Meise, National Botanic Garden of Belgium.

3.3. Nouvelle espèce pour la Science de bryophyte découverte à La Réunion

Une nouvelle espèce pour la Science (Figure 9) a été récoltée dans la réserve de Mare Longue (Commune de Saint-Philippe). Cette espèce a été nommée *Fissidens ah-pengae* Brugg.-Nann. et est actuellement en cours de typification et de description par M.A. Bruggeman-Nannenga, spécialiste mondiale du genre *Fissidens* sp.

“ This small, corticolous species is well characterized by wide, elimbate, oblong to oblong-lingulate leaves with wide, rounded obtuse tips, smooth lamina cells, costae ending 2 - 5 cells below apex, costae of perichaetial leaves sometimes in distal part over a short distance be covered by chlorophyllose cells and by the undivided, densely papillose peristome teeth. It is the only African *Fissidens* species with wide, oblong to oblong-lingulate leaves that has smooth lamina cells. The new species belongs in subgenus *Aloma*. This subgenus a.o. is characterized by *scariosus*-type peristomes. However, like many corticolous species of this subgenus the new species has anomalous, probably unique peristomes (Com. Pers. I. Bruggeman-Nannenga, Mars 2007) ”.

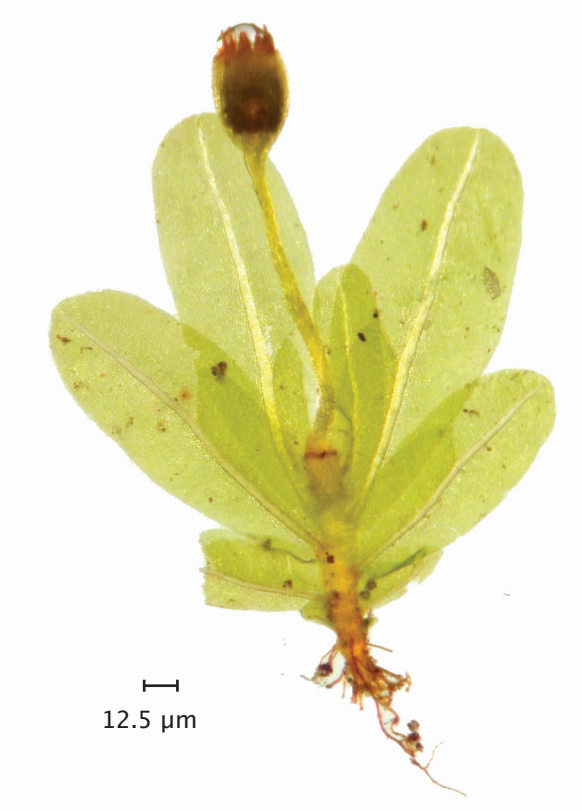


Figure 9 : Photo du spécimen type *Fissidens ah-pengae*, gamétophyte humide

L'échantillon type est abrité à l'herbier (REU), ses références sont : Forêt de Mare Longue (Commune de Saint-Philippe), corticole sur un arbre de 15 cm de diamètre, alt. 250 m, *Ah-Peng R 46-4*. Cette espèce sera prochainement publiée par Bruggeman-Nannenga (en cours).

4. Index commenté des bryophytes : référence taxonomique et nomenclaturale

En partenariat avec le Conservatoire Botanique National de Mascarin, un index commenté des bryophytes de La Réunion a été mis en place en 2004, qui a été une étape préalable de mon travail de recherche. Cet index suit la même procédure que l'index de la flore vasculaire de La Réunion dont la notice est disponible sur Internet¹ (Conservatoire Botanique de Mascarin. Coord. V. Boulet 2007). P. Staménoff a ensuite réalisé sa mise à jour lors de son stage de Master 2 « Biodiversité des Ecosystèmes Tropicaux » (Version 2007.1 // mise à jour mai 2007).

Les principaux collaborateurs sont J. Bardat (Muséum National d'Histoire Naturelle), V. Boulet (Conservatoire Botanique National de Mascarin).

Aucune révision taxonomique n'a été entreprise, l'ensemble de ce travail est basé sur références bibliographiques:

- La liste des Musci Sub-Saharienne (O'Shea 2003, 2006) ainsi que l'Index Muscorum (Wijk *et al.* 1959-69) ont servi de référence pour la partie Mousses et Sphaignes.
- La liste des Hepaticae Sub-Saharienne (Wigginton 2002, 2004) et le catalogue annoté des Hépatiques et Anthocérotes des îles de l'Afrique de l'Est (Grolle 1995) ont eux servi de références pour la partie Hépatiques et Anthocérotes.

L'ensemble du travail effectué a consisté à compiler les données existantes et de leur octroyer une harmonisation nomenclaturale et taxonomique structurée. Cet index se compose d'une table alphabétique des taxons, chaque taxon est informé et commenté. Ces informations comprennent la distribution géographique, la localisation du type du taxon, la publication princeps, la synonymie pour chaque taxon.

Lors de sa dernière mise à jour, il comprend 1545 noms scientifiques (synonymes et noms valides), il se compose de 105 familles, 254 genres et 678 espèces de bryophytes. A l'issue des données fournies dans cette thèse, il sera réactualisé.

¹ <http://flore.cbnm.org>

Cet index, servira de:

- vulgarisation scientifique, notamment par internet dans les mois à venir
- base taxonomique pour le Système d'information géographique des bryophytes de La Réunion en cours de développement

5. Diversité, endémicité et distribution des bryophytes à La Réunion : synthèse

Claudine AH-PENG^a, Jacques BARDAT^b, Pierre STAMENOFF^a, & Dominique STRASBERG^a

^a Université de La Réunion, Faculté des Sciences, UMR C_53 Peuplements végétaux et bioagresseurs en milieu tropical, BP 7151, 97 715 Sainte-Clotilde Messag. Cedex 9, France

^b Muséum National d'Histoire Naturelle, Département Systématique et Evolution, UMR CNRS_5202 : Origine Suivi et Evolution de la Biodiversité, C.P. 39, 57, rue Cuvier, 75 231 Paris Cedex 05, France

Correspondance et tirés à la suite : claudine.ahpeng@univ-reunion.fr

Résumé

Cet article se propose d'actualiser la liste des bryophytes présentes à la Réunion à partir des dernières études et prospections menées sur l'île par les auteurs. Près de 100 nouveaux taxons ont ainsi été ajoutés à la bryoflore de l'île en l'espace de 3 ans, portant ainsi le nombre total de taxons spécifiques et infrasécifiques à 753 pour l'île. Ces additions sont issues (1) de prospections dans les différents habitats sur l'île, (2) des études écologiques menées sur la dynamique de colonisation des bryophytes sur les coulées de laves, (3) des investigations au sein de l'Herbier du Jardin Botanique de Bruxelles et enfin de communications d'inventaires non publiées effectués à La Réunion (T. Pócs com. pers.). Cette forte diversité en bryophytes sur cette île de faible superficie (2512 km²) s'explique notamment par un fort gradient altitudinal, une pluviométrie très élevée, et une relative proximité des principales régions sources (Est africain, Madagascar...). La bryoflore de La Réunion représente environ 20 % du contingent bryophytique africain connu, avec un nombre de genres et de familles comparables à l'Afrique subsaharienne. La Réunion, île volcanique océanique possède un taux d'endémisme de 10.8 %, sa bryoflore est très semblable sur le plan taxonomique à celle de l'île voisine Maurice, et se rapproche sensiblement de celle de Madagascar.

Mots-clés : Hepaticae, Musci, Anthocerotae, hot spot, biodiversité.

Abstract

This article aims at updating the check-list of bryophytes of La Réunion island in relation to the recent ecological and floristics studies realized by the authors. Nearly one hundred new taxa were added during within the three last years that bring the total number of infraspecific taxa recorded for the island to 753. These additions are the result of (1) investigations in different habitats in the island (2) ecological studies dealing with the bryophyte vegetation dynamics on lava flows (3) investigations at the Herbarium of the National Botanical Garden of Belgium (4) personal non-published data of Pr. Pócs.

This high diversity on a small oceanic island of 2512 km² can be explained by the presence of a high altitudinal gradient (up to 3070 m) and a high rainfall regime and a relative short distance to dispersal sources. La Réunion's bryoflora represents currently 20 % of the bryoflora with a similar number of genera and family found in the African region.

La Réunion, hosts 10 % of endemism for bryophytes, with a bryoflora related to the sister island Mauritius, and to the Malagasy bryoflora.

Keywords: Hepaticae, Musci, Anthocerotae, hot spot, biodiversity

Introduction

Située dans l'océan Indien à 800 km à l'est des côtes malgaches, l'Île de La Réunion est issue d'un volcanisme de point chaud, ses roches les plus anciennes sont datées de 2.1 Ma (McDougall & Campston 1965; Gargominy 2003). Cette île présente une grande richesse floristique et un fort taux d'endémisme qui s'explique par la diversité des habitats et des conditions climatiques et physiques (fort gradient altitudinal et précipitations élevées). Les îles océaniques sont par définition des systèmes isolés aux frontières physiques bien délimitées, généralement moins complexes que les milieux continentaux (McArthur & Wilson 1967; Carlquist 1974). Il est communément admis que l'âge d'une île, son étendue, sa distance à la source de dispersion sont les trois facteurs clés qui sous-tendent la diversité biologique des communautés insulaires (van Balgooy 1969). Les îles océaniques d'origine volcaniques, jamais connectées à des terres continentales, ont de tout temps passionné les scientifiques car elles constituent un laboratoire naturel pour comprendre la colonisation, l'adaptation et l'évolution des espèces à partir de populations fondatrices (Whittaker 1998). La colonisation biologique de ces îles volcaniques s'est effectuée à la fois par le biais des courants marins, des vents, mais aussi par l'intermédiaire des oiseaux et des mammifères volants. Carlquist (1974), définit ainsi « un syndrome insulaire » en référence aux caractères des espèces des communautés, à l'isolement des taxons après installation de leurs populations, à l'évolution des traits morphologiques en réponse à de nouvelles pressions de sélection. Pour les populations implantées sur ces îles à partir d'un petit nombre d'individus (faible variabilité génétique), l'isolation de leur population d'origine, soumise à des pressions de sélection nouvelles vont engendrer des nouvelles espèces qui ne se trouvent qu'à cet endroit, on parle d'espèces endémiques.

Les bryophytes (Musci, Hepaticae, Anthocerotae) ont généralement une large aire de distribution qui se déploie souvent sur plus d'un continent (Schofield & Crum 1972). Se dispersant par le biais de spores légères elles sont capables de coloniser des terres éloignées. Peu d'études écologiques ont été menées sur la bryoflore de ces îles océaniques, des travaux en taxonomie ont été réalisés aux : îles du Cap vert (Frahm *et al.* 1996), îles Canaries (Dirkse *et al.* 1993), îles Galapagos (Gradstein & Weber 1982), Hawaii (Scott & Miller 1958; Hoe 1974; Smith 1981; Staples *et al.* 2004; Staples & Imada 2006), et dans les îles de l'océan Indien (Pócs 1978; 1990; 1995; 1996; 1997; Pócs & Geissler 2002; Pócs 2006a).

L'île de La Réunion possède une flore originale vasculaire originale comprenant 500 espèces indigènes d'Angiospermes dont 34 % sont endémiques de l'île et 22 % des Mascareignes (Bossier *et al.* 1976). La structure et l'étagement de la végétation des plantes vasculaires ont été bien étudiés à La Réunion (Rivals 1952; Cadet 1977), la dynamique des forêts tropicales de l'île a également fait l'objet d'une thèse (Strasberg 1994).

Avant d'entreprendre un travail sur l'écologie des bryophytes de La Réunion, nous avons réalisé un état des connaissances sur le contingent bryophytique présent sur l'île. Une première liste récente des espèces a été réalisée sur la bryoflore réunionnaise (Ah-Peng & Bardat 2005), celle-ci faisant état de 645 espèces. Cette évaluation a été faite à partir de données de la littérature et d'herbier (PC, Muséum National d'Histoire Naturelle). Depuis ont été ajoutées des espèces nouvellement répertoriées pour l'île au cours des prospections ou de travaux inédits.

Ce travail se propose de présenter :

- une actualisation des données récoltées au cours de ces trois dernières années de recherches sur la bryoflore réunionnaise, et par conséquent d'en réévaluer la richesse spécifique,
- un décompte des effectifs bryologiques de La Réunion par famille, genre en soulignant la présence de taxons endémiques,
- une première évaluation de la distribution géographique des bryophytes sur l'île,
- une synthèse critique de la bryoflore réunionnaise actuelle et une discussion de sa place au niveau mondial, africain et au sein de la zone Sud-Ouest de l'océan Indien par la comparaison avec des régions voisines insulaires et continentales.

Matériels et Méthodes

Site d'étude

La Réunion, forme avec les îles Maurice et Rodrigue l'archipel des Mascareignes ; chacune de ces îles sont séparées par une zone de fracture, elles seraient issues de trois points chauds différents s'étant développés indépendamment (McDougall & Chamalaun 1969). Par comparaison avec les autres îles de l'archipel (Tableau 2), La Réunion est la plus grande (2512 km²) possédant le plus haut sommet (3070 m). Longtemps considérée comme la plus jeune des trois îles (McDougall & Campston 1965), Rodrigue serait en fait la plus ancienne de l'archipel dont l'âge du récif corallien l'entourant est estimé à 15 Ma (Warren 2003).

Tableau 2 : Comparaison géographique entre les trois îles principales de l'archipel des Mascareignes ; l'âge indiqué correspond à la datation des roches les plus anciennes de ces îles (Montaggioni & Nativel 1988)

	Age	Superficie	Sommet
Maurice	7.8 Ma	1865 km ²	828 m
Réunion	2.1 Ma	2512 km ²	3070 m
Rodrigue	1,5 Ma ?	109 km ²	398 m

Le long d'un gradient altitudinal très marqué sous un régime de précipitations contrastées entre la côte au vent (Est) et la côte sous le vent (Ouest) qui reçoit peu de précipitations, la végétation est structurée en grandes unités phytogéographiques (Figure 10).

Depuis le XVIII^e siècle, 146 000 ha de végétation naturelle ont été fortement transformés par l'Homme. Néanmoins, comparés aux autres îles de l'archipel, les milieux naturels de La Réunion sont les mieux conservés avec encore 30 % de la superficie occupée par des habitats indigènes (Strasberg *et al.* 2005) contre moins de 3 % pour Maurice (Page & D'Argent 1997) et 1 % pour Rodrigue (Mission Parc, com. pers.).

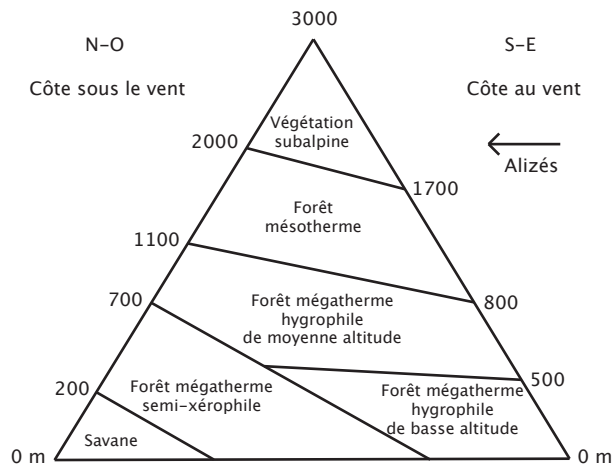


Figure 10 : Etagement de la végétation à La Réunion (Rivals 1952 ; Cadet 1980 ; Dupouey & Cadet 1986)

Méthodes

Depuis la publication de la première liste (Ah-Peng & Bardat 2005), des changements de nomenclature ont eu lieu dans différentes familles, et de nouvelles espèces ont été découvertes au fil des explorations floristiques et lors de l'étude de la dynamique des bryophytes sur les coulées de lave. Parmi les contributions majeures de ces dix dernières années, on peut citer les travaux de Arts (2005) et les données de Pócs (données 1996 et 1998, com. pers.).

Les cartes de distribution des bryophytes ont été réalisées à partir de données issues d'herbiers nationaux (PC, BR, BM, EGR, S) et local (REU), ces données ont été transférées sur un logiciel de Système d'Information Géographique (MapInfo Professionnal® 7.5) permettant d'obtenir, pour La Réunion, des premières cartes de distribution des bryophytes. Le développement de ce S.I.G. des bryophytes de La Réunion a été réalisé par Staménoff (2007) pour son travail de Master en collaboration avec le Conservatoire Botanique National de Mascarin.

Analyses des données

L'originalité des bryoflores insulaires peut être aussi comparée par leur ratio nombre d'espèces/ nombre de genres (Gradstein & Weber 1982 ; Pócs 1988), ratio qui est plus faible dans les îles que dans les continents. Il a été calculé pour les bryophytes de La Réunion selon le mode de calcul suivant :

L'indice d'endémicité générique (I_E) :

$$I_E = \frac{\text{nombre d'espèces endémiques pour le genre Gn}}{\text{nombre d'espèces totales du genre Gn}}$$

La similarité de la bryoflore entre les îles de l'océan Indien a été évaluée par une classification hiérarchique ascendante (CAH). Cette CAH a été établie pour les bryoflores de Rodrigues, Maurice, La Réunion, Madagascar et la Tanzanie à partir d'une matrice de dissimilarité pour celle des hépatiques et anthocérotes et celle des mousses. La Tanzanie a été choisie car cet état africain se situe à une latitude équivalente aux autres zones étudiées, c'est de plus, un des pays de l'Est africain le plus exploré au niveau bryologique (O'Shea, com. pers.).

L'index de dissimilarité de Jaccard (d_{jk}) a été utilisé sur des matrices de données primaires de présence/absence d'espèces:

$$d_{jk} = \frac{A + B - 2J}{A + B - J}$$

Cette analyse a été réalisée avec la fonction *hclust* du package *Vegan* sous le logiciel R (R Development Core Team, 2006). Les données exploitées ont été fournies par B. O'Shea pour les mousses et M. Wigginton pour les hépatiques et anthocérotes en novembre 2006 (com. pers.).

Résultats

Mise à jour de la bryoflore réunionnaise

La bryoflore de La Réunion compte actuellement 449 espèces de mousses réparties dans 159 genres et 304 espèces d'hépatiques et anthocérotes dans 97 genres. Ainsi 753 espèces de bryophytes sont reportées pour l'île. Les dernières prospections et études sur les bryophytes de La Réunion ont permis d'identifier près de 100 nouveaux taxons pour l'île par rapport à 2005 (645 espèces, Ah-Peng and Bardat (2005)). Le nombre d'espèces en mousses dépasse largement le nombre d'espèces en hépatiques et en anthocérotes avec plus de 150 taxons de différence.

L'Annexe 1 présente les nouvelles espèces pour l'île, parmi elles deux espèces ont été nouvellement décrites et sont considérées comme endémiques de la Réunion : *Plagiochila artsii* Pócs

(Pócs 2006c) et *Fissidens ah-pengae* Brugg-Nann. sp. nov. (Bruggeman-Nannenga en cours).

Quelques espèces qui avaient été omises dans la précédente liste et présentes dans la littérature (Ah-Peng & Bardat 2005) ont été ajoutées, la synonymie des espèces a été actualisée. L'Annexe 2 résume les modifications d'espèces survenues depuis la parution de la première *check list*.

Diversité des bryophytes de La Réunion

Parmi les 449 espèces de mousses présentes à La Réunion composées de 57 familles et de 159 genres, 68 espèces sont considérées comme endémiques strictes de l'île. Chez les hépatiques et les anthocérotes répartis en 33 familles, on compte 304 espèces incluant 16 espèces endémiques.

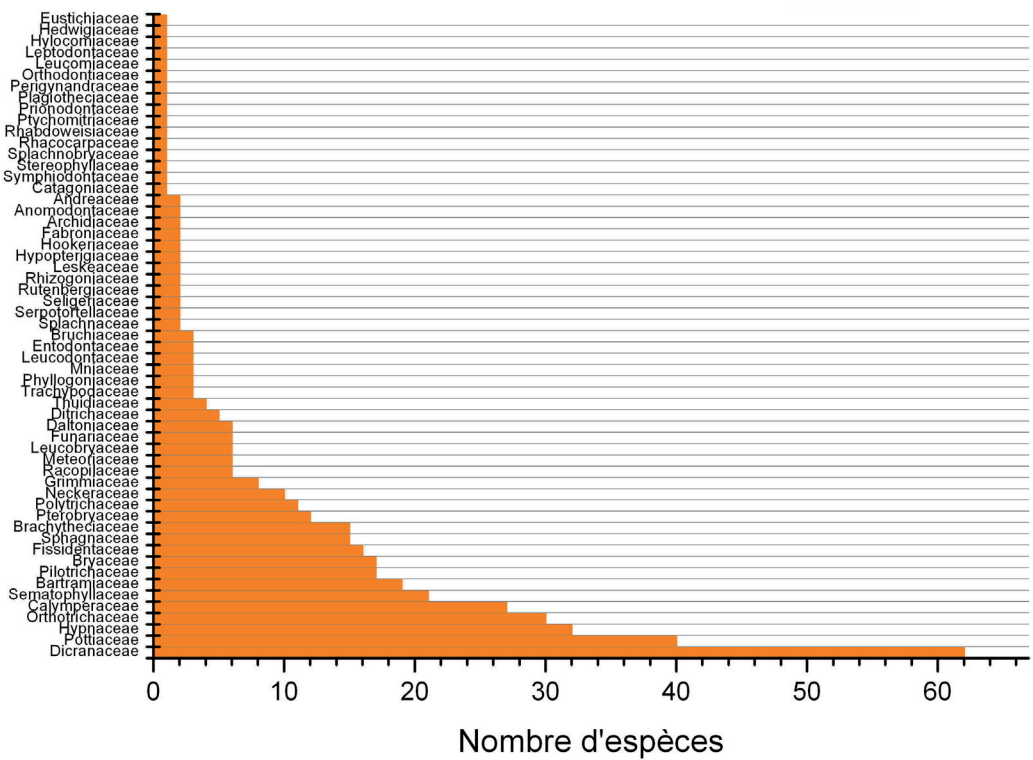


Figure 11 : Distribution des espèces de mousses en fonction de la famille

Parmi les Musci la famille des Dicranaceae est la plus diversifiée comprenant 11 genres et totalisant 62 espèces (Figure 11). C'est une famille distribuée à travers le monde entier et sous toutes les latitudes, qui comprend environ 50 genres et 1000 espèces (Gradstein *et al.* 2001). Parmi les

Dicranaceae le genre *Dicranum* (genre essentiellement circumboréal) n'est représenté que par une seule espèce (endémique d'ailleurs *D. borbonicum* Renaud et Cardot) alors que le genre *Leucoloma* (genre strictement tropical) fournit près de 34% des espèces de la famille. Ensuite viennent, les Pottiaceae, les Hypnaceae, les Orthotrichaceae, les Calymperaceae et les Sematophyllaceae représentant les familles les plus riches en espèces avec un contingent compris entre 22 et 40 espèces. Les deux dernières familles sont principalement localisées dans les tropiques. Parmi ces familles les plus diversifiées sont localisées les espèces endémiques de La Réunion.

Quarante et une familles comptabilisant 97 espèces possèdent moins de 6 espèces, 16 familles possèdent seulement une espèce.

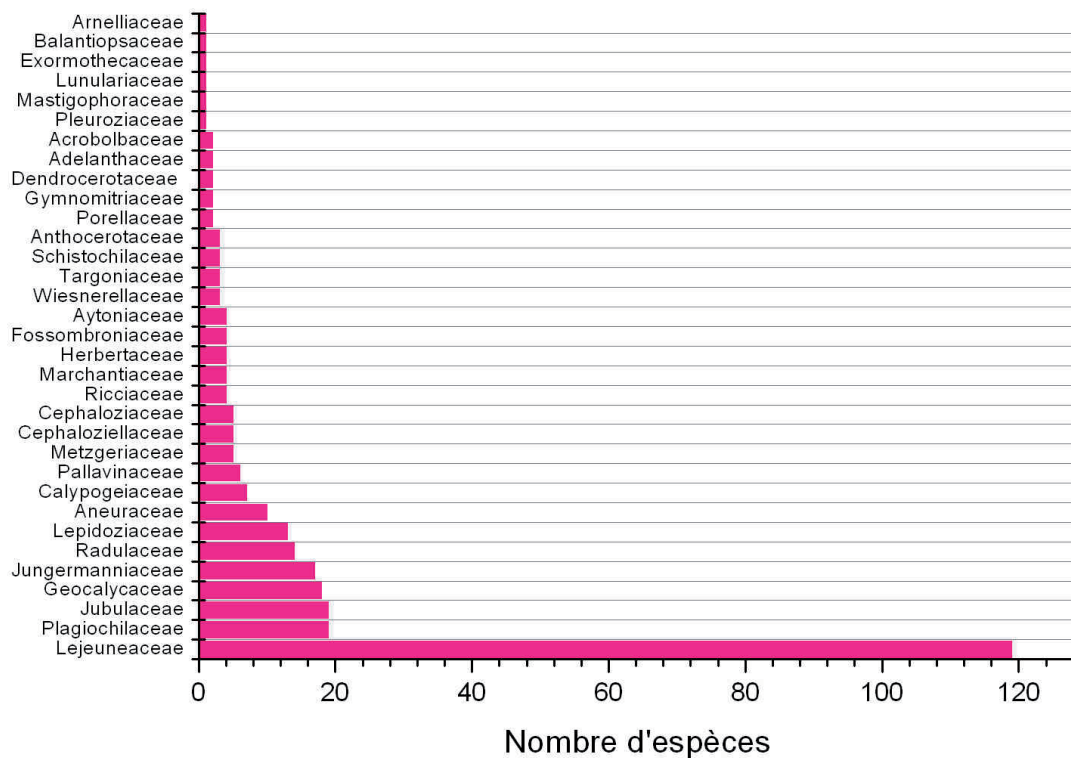


Figure 12 : Distribution des espèces d'hépatiques et d'anthocérotes en fonction de la famille

Pour les hépatiques et anthocérotes, la distribution des espèces est plus tranchée au niveau des familles (Figure 12). Ainsi les Lejeuneaceae comptent à elles seules 119 espèces répartie en 26 genres, représentant 39 % de la flore en hépatiques de l'île (Figure 13). C'est une grande famille essentiellement tropicale qui compte 90 genres reconnus et près de 1000 espèces à travers le monde (Gradstein *et al.* 2003).

Au sein de cette famille comme le montre la Figure 13, le genre *Cololejeunea* comporte 22 espèces, suivi des genres *Lejeunea*, *Cheilolejeunea* et *Lopholejeunea* avec respectivement 14, 12 et 10 espèces. Par rapport à ces quatre genres dominants en espèces le genre *Lejeunea* ne comporte pas d'espèces endémiques contrairement aux autres.

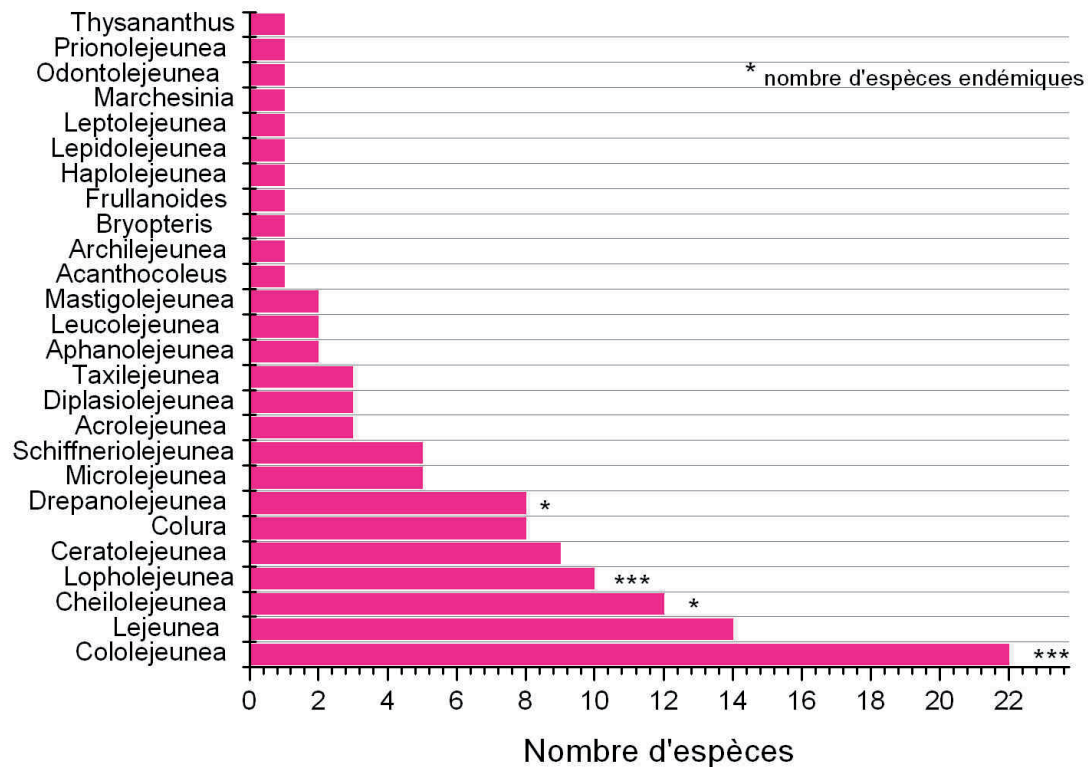


Figure 13 : Nombres d'espèces d'hépatiques en fonction des genres de la famille des Lejeuneaceae, chaque (*) représente une espèce endémique pour le genre

La classe des Anthocerotopsida est représentée par cinq espèces appartenant à deux familles distinctes et à quatre genres différents : *Anthoceros sambesianus* Steph., *Folioceros fuciformis* Mont., *Phaeoceros carolinianus* (Michx.) Prosk. pour la famille des Anthocerotaceae et *Dendroceros africanus* Steph. et *D. borbonicus* Steph. pour la famille des Dendrocerotaceae.

Endémicité des bryophytes sur l'île

Par comparaison aux plantes à fleurs (30 %), l'endémisme des plantes à spores est plus faible à La Réunion, il s'élève à 10 % pour les ptéridophytes (Conservatoire Botanique de Mascarin.

Coord. V. Boulet 2007) et 10.8 % pour les bryophytes.

Ce plus fort pourcentage d'endémisme pour les plantes à fleurs a déjà été observé pour d'autres îles comme l'Archipel des Galapagos avec 50 % d'endémicité pour les angiospermes et seulement 7 % pour les fougères (Porter 1979).

La bryoflore de l'île ne comporte ni famille, ni genre strictement endémique de La Réunion, ni de l'archipel des Mascareignes. Par contre à une échelle plus vaste, en se basant sur les travaux de O'Shea (2006) relatifs à l'endémicité africaine des espèces, on constate que 53.9 % des espèces de mousses de La Réunion sont endémiques de l'Afrique subsaharienne. Parmi celles-ci deux familles sont endémiques d'Afrique (Figure 11), les Rutenbergiaceae et les Serpotortellaceae qui comptent chacune 2 espèces (*Rutenbergia borbonica* Besch. et *Rutenbergia prionodon* (Besch.) Renauld, *Serpotortella chenagonii* (Renauld & Cardot) W.D.Reese & R.H.Zander et *Serpotortella cyrtophylla* (Besch.) W.D.Reese & R.H.Zander) à La Réunion. Il est actuellement difficile d'estimer l'origine phytogéographique du reste de la flore muscinale de l'île, à partir des informations parcellaires à l'échelle mondiale.

L'endémisme des bryophytes à La Réunion est de 15.3% pour les mousses et de 5.26 % pour les hépatiques et anthocérotes. Ce ratio est différent pour les Galapagos où 16 % des hépatiques et seulement 6 % des mousses sont reportées comme endémiques (Gradstein & Weber 1982). Le ratio espèces endémiques/ espèces totales est trois fois plus élevé chez les mousses que chez les hépatiques et anthocérotes à La Réunion. L'endémisme est élevé pour les genres *Fossombronina* et *Riccia* qui comptent une espèce endémique pour 4 espèces reportées.

Pour les hépatiques, 18 espèces sont reportées comme endémiques pour 12 genres. La famille des Lejeuneaceae qui est la plus riche en espèce (118) pour l'île compte 8 espèces endémiques (Figure 13). Douze familles possèdent des espèces endémiques. Les genres *Cololejeunea* et *Lopholejeunea* sont les plus riches en espèces endémiques totalisant 3 espèces endémiques chacun : *Cololejeunea bosseriana* Tixier, *Cololejeunea ceatocarpa* (Ångstr.) Steph., *Cololejeunea takamakae* Tixier, *Lopholejeunea minima* Vanden Berghen, *Lopholejeunea multilacera* Steph., *Lopholejeunea quinquecarinata* Vanden Berghen. Or, parmi ces espèces, certaines ont été décrites par F. Stéphanie ; Gradstein (2006) reporte récemment que cet auteur a décrit 4000 espèces

de nouvelles hépatiques pour la Science dans la série *Species Hepaticarum* (Stephani 1898-1900), souvent de manière schématique avec peu d'information sur les espèces et sur leur distribution géographique. Certaines espèces ont été décrites plusieurs fois sous des noms différents et parfois sur le même échantillon. Ainsi pour les espèces décrites il y a plus d'un siècle une grande prudence est de mise pour statuer sur leur vraie endémicité. A La Réunion, il serait nécessaire de localiser les populations d'espèces endémiques, de les collecter à nouveau, de les réviser taxonomiquement (caractères morphologiques) et de mesurer leur diversité génétique à l'aide de marqueurs moléculaires.

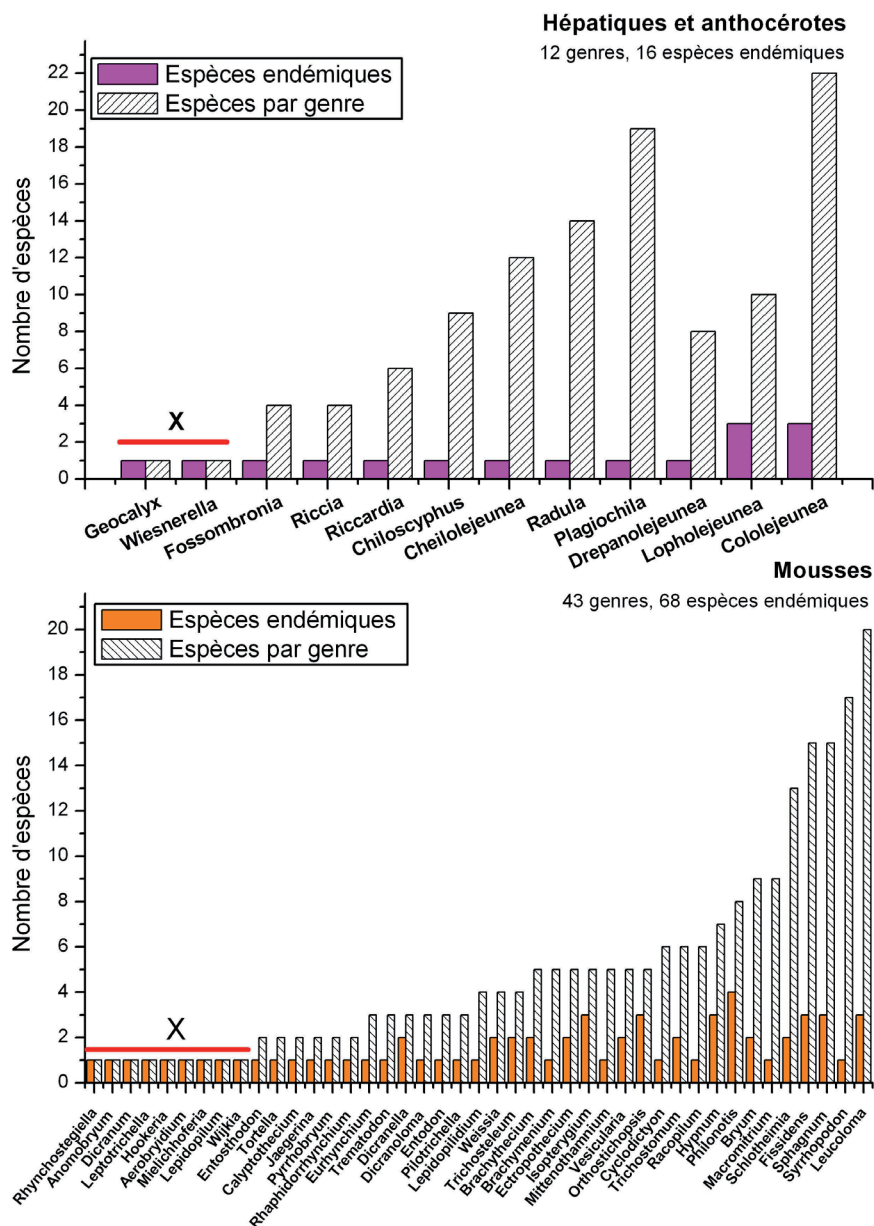


Figure 14 : Distribution des espèces endémiques par genre, et du nombre total d'espèces pour chaque genre ; (X) signale les genres qui comptent une seule espèce qui est endémique de l'île

Les mousses comptent 68 espèces endémiques réparties en 43 genres (Figure 14). Le genre *Philonotis* est le plus riche en endémiques avec 4 espèces (*Philonotis bescherellei* Thér., *Philonotis perigonialis* Besch., *Philonotis submarchica* Besch., *Philonotis submarchica* var. *plumosa* Renaud & Cardot). Six genres possèdent 3 espèces endémiques chacun : *Isopterygium*, *Orthostichopsis*, *Hypnum*, *Fissidens*, *Sphagnum* et *Leucoloma*. Les genres pour lesquels l'endémisme est élevé sont: *Hypnum* ($I_E = 0.42$), *Enthostodon*, *Tortella*, *Calypothecium*, *Jaegerina*, *Pyrrhobryum*, *Rhaphidorrhynchium*, *Weissia* et *Trichosteleum* ($I_E = 0.5$), *Isopterygium* et *Orthostichopsis* ($I_E = 0.6$), *Dicranella* ($I_E = 0.66$).

Sur la Figure 14 sont reportés par (X), les genres qui ne comptent qu'une seule espèce endémique, comme *Geocalyx*, *Wiesnerella* pour les hépatiques et *Anomobryum*, *Rhynchostegiella*, *Dicranum*, *Leptotrichella*, *Hookeria*, *Mielichoferia*, *Lepidopilidium*, *Wijkia* et *Aerobryidium* pour les mousses. Cela pourrait s'expliquer par une arrivée plus ancienne sur l'île d'une espèce fondatrice dont la différenciation aurait été assez forte pour atteindre le niveau générique. Mais selon O'Shea 2006 dans le cas de *Aerobryidium* sp., cette espèce nécessiterait une révision taxonomique, notamment sa mise en synonymie avec *Aerobryopsis capensis* (Müll.Hal.) M.Fleisch. La liste des 84 bryophytes endémiques est présentée dans le Tableau 3.

Distribution des mousses, hépatiques, anthocérotes et espèces endémiques associées sur l'île

En 2006 a été initié en partenariat avec le Conservatoire Botanique National de Mascarin (La Réunion), un système d'information géographique (S.I.G.) appliqué aux bryophytes. Ce S.I.G. a pu être réalisé grâce au concours de plusieurs herbiers (PC, BR, REU, S), de ces collections 6742 spécimens ont été informés dans notre base de données et couplés à un logiciel de cartographie. L'utilisation de cet outil dans la conservation des milieux naturels à La Réunion sera développée dans une publication à venir. Ainsi les premières cartes de distribution des espèces sur l'île ont pu être réalisées. Ces cartes comportent des classes de richesse spécifique et une échelle de précision associées aux données ; pour certaines données où un lieu-dit était reporté, une information géographique y a été associée sous forme d'un polygone, qui reste par conséquent moins précis qu'une information sous forme de points géoréférencés.

Tableau 3 : Liste des bryophytes endémiques de La Réunion (H : Hépatiques, M : Musci)

M <i>Aerobryidium subpiligerum</i> var. <i>majus</i> (Renauld & Cardot) Wijk & Margad.	M <i>Leucoloma onraedtii</i> La Farge,
M <i>Anomobryum laceratum</i> Besch.	M <i>Leucoloma subcespitulans</i> Besch.
M <i>Brachymerium spathidophyllum</i> Besch.	H <i>Lopholejeunea multilacera</i> Steph.
M <i>Brachythecium chauvetii</i> Renauld & Cardot	H <i>Lopholejeunea quinquecarinata</i> Vanden Berghen
M <i>Brachythecium valentinii</i> Besch.	H <i>Lopholejeunea minima</i> Vanden Berghen
M <i>Bryum argenteum</i> var. <i>submuticum</i> Besch.	M <i>Macromitrium belangeri</i> Müll.Hal.
M <i>Bryum cadetii</i> Bizot & Onr.	M <i>Mielichhoferia borbonica</i> Thér.
M <i>Calypothecium acutifolium</i> var. <i>antitrichioides</i> (Besch.) Paris	M <i>Mittenothamnium bescherellei</i> (Renauld & Cardot) Cardot
H <i>Cheilolejeunea ecarinata</i> Vanden Berghen	M <i>Orthostichopsis debilinervis</i> (Renauld & Cardot) Broth.
H <i>Chiloscyphus lepervanchei</i> (Steph.) J.J.Engel et R.M.Schust.	M <i>Orthostichopsis subimbricata</i> var. <i>borbonica</i> (Renauld & Cardot) Cardot
H <i>Cololejeunea bossariana</i> Tixier	M <i>Orthostichopsis sublivens</i> (Besch.) Broth.
H <i>Cololejeunea ceatocarpa</i> (Ångstr.) Steph.	M <i>Philonotis bescherellei</i> Thér.
H <i>Cololejeunea takamakae</i> Tixier	M <i>Philonotis perigonalis</i> Besch.
M <i>Cyclodictyon perrottetii</i> Demaret & P.de La Varde	M <i>Philonotis submarchica</i> Besch.
M <i>Dicranella cratericola</i> Besch.	M <i>Philonotis submarchica</i> var. <i>plumosa</i> Renauld & Cardot
M <i>Dicranella flavipes</i> Besch.	M <i>Pilotrichella phleoides</i> (Brid.) A. Jaeger
M <i>Dicranoloma borbonicum</i> Renauld & Cardot	H <i>Plagiochila artsii</i> Pocs
M <i>Dicranum borbonicum</i> Renauld et Cardot	M <i>Pyrrhobryum spiniforme</i> var. <i>brevifolium</i> (Besch.) Manuel
H <i>Drepanolejeunea helenae</i> Pócs	M <i>Racopilum ayresii</i> Mitt.
M <i>Ectropothecium regulare</i> var. <i>laxitextum</i> Thér.	H <i>Radula retroflexa</i> Taylor
M <i>Ectropothecium viridulum</i> (Brid.) A.Jaeger	M <i>Rhaphidorrhynchium crispans</i> (Besch.) Broth.
M <i>Entodon dregeanus</i> var. <i>borbonicus</i> Renauld & Cardot	M <i>Rhynchostegiella tenelliformis</i> (Renauld & Cardot) Broth.
M <i>Entosthodon lepervanchei</i> Besch.	H <i>Riccardia ramosissima</i> (Steph.) Grolle
M <i>Eurhynchium acicladium</i> Besch.	H <i>Riccia helenae</i> Ast
M <i>Fissidens ah-pengae</i> (Bruggeman-Nannenga nov)	M <i>Schlotheimia badiella</i> var. <i>longicaulis</i> Besch.
M <i>Fissidens artsii</i> Brugg.-Nannenga	M <i>Schlotheimia brachyphylla</i> Renauld & Cardot
M <i>Fissidens pseudoplumosus</i> Bizot & Onr.	M <i>Sphagnum bourbonense</i> H.A.Crum
H <i>Fossombronia stephanii</i> Schiffn. ex Steph.	M <i>Sphagnum condensatum</i> Brid.
H <i>Geocalyx orientalis</i> Besch. & Spruce	M <i>Sphagnum tumidulum</i> var. <i>confusum</i> A. Eddy
M <i>Hookeria splachnifolia</i> (Brid.) Arn.	M <i>Syrrhopodon rodriguezii</i> Renauld & Cardot
M <i>Hypnum bicolor</i> Bél.	M <i>Tortella vernicosa</i> (Renauld & Cardot) Broth.
M <i>Hypnum boryanum</i> Schwägr.	M <i>Trematodon borbonicus</i> Besch.
M <i>Hypnum radiatum</i> Schwägr.	M <i>Trichosteleum adhaerens</i> (Besch.) Kindb.
M <i>Isopterygium citrinellum</i> Renauld & Cardot	M <i>Trichosteleum constrictum</i> (Brid.) Renauld
M <i>Isopterygium molle</i> Thér.	M <i>Trichostomum brachydontium</i> ssp. <i>mutabile</i> (Bruch) Giacom.
M <i>Isopterygium radicans</i> (Brid.) A. Jaeger	M <i>Trichostomum cardotii</i> Bizot
M <i>Jaegerina solitaria</i> var. <i>ramosa</i> Besch.	M <i>Vesicularia rodriguezii</i> (Renauld & Cardot) Broth.
M <i>Lepidopilidium flexuosum</i> (Besch.) Paris	M <i>Vesicularia subsphaerica</i> (Müll.Hal.) Broth.
M <i>Lepidopilidium isleanum</i> (Besch.) Broth.	M <i>Weissia borbonica</i> (Bizot & Onr. Ex Onr.) Arts
M <i>Lepidopilum hirsutum</i> Besch.	M <i>Weissia ricciae</i> Brid.
M <i>Leptotrichella lutaria</i> (Besch.) Ochyra	H <i>Wiesnerella denudata</i> (Mitt.) Steph.
M <i>Leucoloma mafatense</i> Renauld	M <i>Wijkia protensa</i> (Renauld & Cardot) H.A.Crum

La carte de répartition (Figure 15) intègre 2787 observations pour les mousses et 3844 observations pour les hépatiques et les anthocérotes.

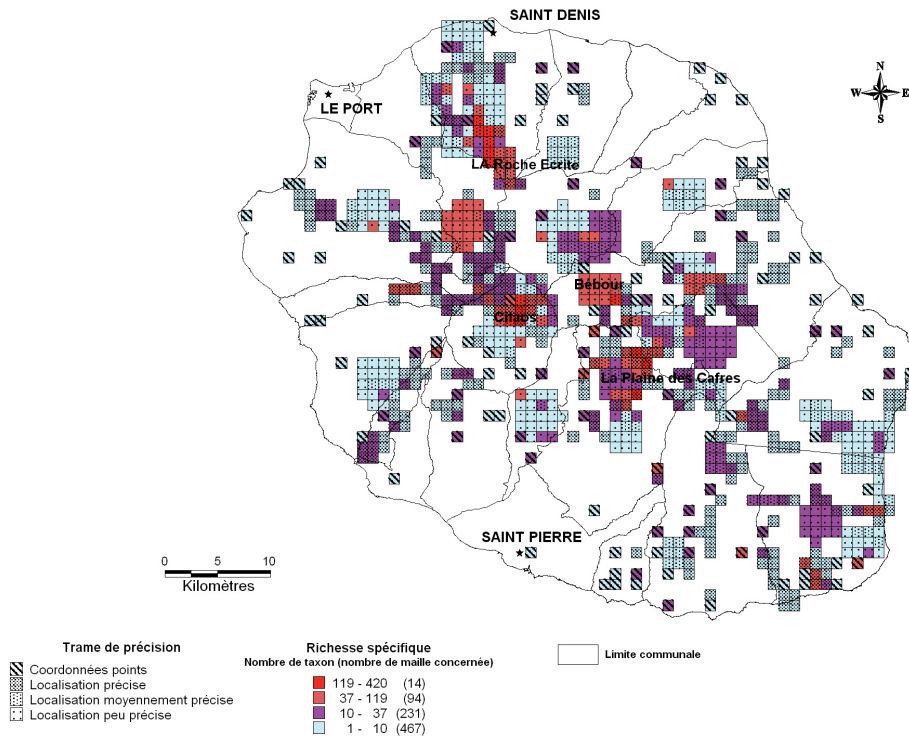


Figure 15 : Carte de distribution des spécimens de bryophytes récoltés à La Réunion, maille de 1 x 1 km (Données issues des herbiers : BR, EGR, PC, REU, S)

Les zones où l'effort d'échantillonnage a été le plus important (> 300 observations) par ordre croissant du nombre d'observations sont : la forêt de Bébours (1400 m), la réserve Naturelle de la Roche Ecrite (1400-1220 m), la Plaine des Cafres (1500 m) et Cilaos (1300-3800 m). L'étude de ces zones a été favorable du fait de leur accessibilité, pour leur intérêt floristique (« tropical rain-forest ») mais également pour la facilité à traverser des formations végétales se succédant le long d'un gradient altitudinal.

Ainsi les bryophytes ont été principalement récoltées dans la forêt hygrophile de basse altitude, la forêt mégatherme hygrophile de moyenne altitude et la forêt mésotherme (type Forêt de Bébours, Bélouve décrit par Cadet 1980 ; Figure 10 *in* Cadet op. cit.), donc dans des formations

végétales où leur biomasse et leur diversité sont intrinsèquement importantes. Les zones de savanes, de forêt mégatherme semi-xérophile (3.9 % de la surface de l'île) et les formations subalpines (végétation éricoïde, 16 %) restent peu explorées et échantillonnées pour les bryophytes. La plupart des récoltes ont été faites le long des sentiers de randonnée. Aussi de larges zones restent-elles encore pratiquement inexplorées à La Réunion, souvent inaccessibles du fait à la fois de la forte densité de la forêt ou bien du caractère très accidenté du relief. Les milieux aquatiques, tels que les bords de rivières et les parois humides des cascades sont peu prospectés. Hormis les récoltes de T. Arts, peu de données concernent les zones urbaines. On peut constater une absence de données pour les villes de Saint-Pierre et du Port. Il serait intéressant dans le futur de réaliser un état des lieux sur ces bryophytes dans ces habitats anthropisés de basse altitude.

Les zones où la richesse en bryophytes endémiques est la plus importante (6-14 espèces d'endémiques par maille) correspondent à des secteurs d'altitude élevés (Figure 16) : Roche Ecrite (1800 - 2277 m), Cirque de Cilaos (1200 m - 3071 m), à des substrats très anciens (pentes du Piton des Neiges minimum âgées ~2 Ma), à de la végétation éricoïde oligotherme et altimontaine tels que la zone du Pas de Bellecombe. Ce qui va dans le sens des observations de Schuster (1983), qui souligne que sous les tropiques, les taux d'endémisme sont nettement plus élevés dans les montagnes que dans les basses terres. Mais il est à noter cependant que, à très haute altitude, on retrouve aussi des espèces à très large répartition mondiale et c'est souvent en de çà de ces très hautes zones que le taux d'endémisme est le plus important. Les espèces endémiques reportées dans la base de données sont au nombre de 34 réparties en 19 familles. Le nombre d'observations totales d'espèces endémiques dans le jeu de données est de 657 spécimens récoltés. Les hépatiques sont représentées dans ce jeu de données par 7 taxons sur 16 des endémiques connues, les mousses par 30 sur 68 des espèces endémiques, ainsi 47 espèces endémiques restent non informées dans cette base. Par conséquent, les prospections devront s'intéresser prioritairement à collecter à nouveau ces espèces endémiques afin de valider leur niveau d'endémicité et de mesurer la taille de ces populations. Il est à noter que la précision de la localisation cartographique des espèces endémiques diminue avec l'ancienneté des données.

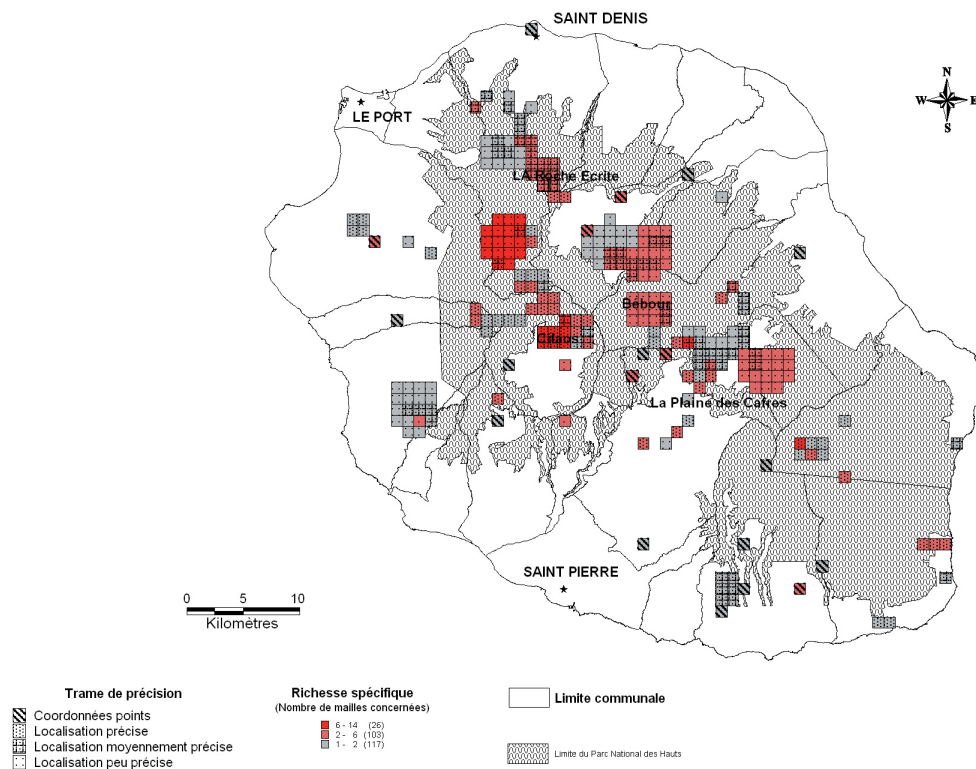


Figure 16 : Carte de richesse spécifique de la distribution des spécimens de bryophytes endémiques de La Réunion (Données issues des herbiers : BR, EGR, PC, REU, S)

A l'heure actuelle, il est difficile de déterminer quelles espèces de bryophytes se trouvent menacées à La Réunion, constat dû à une faible connaissance de leur distribution. Les premières analyses de distribution montrent que ces espèces sont localisées dans des forêts de montagne, qui constituent des aires de protection (réserve naturelle ou bien soit intégrées dans les zones du Parc National créé en mars 2007). Un des enjeux majeurs sera également de déterminer les localités de ces espèces dans les régions de basses altitudes qui sont soumises à des transformations rapides par les activités humaines.

Effet de l'homme sur la diversité en bryophytes

Il est difficile à l'heure actuelle d'estimer si la destruction des milieux à La Réunion a engendré une perte d'espèces de bryophytes. Mais au cours de ces dernières années nous avons constaté

que les activités de l'homme sur l'île ont permis l'arrivée de certaines espèces.

Notamment *Gymnostomum calcareum* Nees & Hornsch., espèce calcicole, qui a été retrouvée par Arts (2005) sur l'île. Elle croît sur les fours à chaux, situés principalement dans le Sud de l'île. En effet les fours à chaux ont été fabriqués autrefois pour transformer les débris coralliens des plages, en chaux (Ca(OH)_2) pour la construction des habitations. L'île étant entièrement basaltique, à l'exception des plages coralliennes, les apports de sols carbonatés ont été réalisés de manière anthropique et fort localisé par ces fours à chaux.

Une espèce commune des sous bois européens *Pseudoscleropodium purum* (Een 1997) a été observée le long des chemins forestiers d'altitude à La Réunion, mais pour le moment cette espèce ne semble pas pénétrer les sous-bois réunionnais et se retrouve principalement mêlée aux herbacées sur les talus ombragés le long des routes. Cette localisation à proximité des chemins laisse penser que l'arrivée de cette espèce a été permise par ces chemins. La provenance de diaspores sous les chaussures de randonneurs ou sous les sabots du bétail importé depuis un siècle n'est pas à exclure pour expliquer le mode d'arrivée de cette espèce qui n'est reportée que pour trois régions en Afrique subsaharienne: Afrique du Sud, La Réunion et à Sainte Hélène (O'Shea 2006). On peut également citer la mousse *Tortula muralis* var *muralis* nouvellement répertoriée à La Réunion, sur le sol à proximité de l'Auberge du Volcan, haut lieu touristique ; cette espèce est nouvelle en Afr.3.

Place de la bryoflore de La Réunion au niveau mondial

Selon Gradstein (2001), la flore mondiale compte environ 15 000 espèces pour 1200 genres, ainsi la flore de La Réunion représenterait 21.25 % du nombre total de genres et 5.03 % du nombre de bryophytes existant à travers le monde.

Le Tableau 4 indique que le nombre de familles de bryophytes à La Réunion représente 72.0 % des familles, 50.2 % des genres et 19.8 % des espèces présents en Afrique subsaharienne. Cette flore est riche mais aussi assez bien représentative de la flore connue en Afrique subsaharienne. L'individualité des flores des îles peut être mise en évidence par le ratio espèces/genre, qui est connu pour être plus faible dans les îles. A titre de comparaison avec une autre île océanique for-

mée par un point chaud, l'archipel d'Hawaii, hormis une richesse nettement plus élevée en espèces à La Réunion, les ratios espèces/genres sont assez comparables entre ces deux îles volcaniques. Les données bryologiques relatives à l'Afrique subsaharienne et l'Amérique tropicale ont été comparées. De manière générale, les contingents en espèces, genres et familles sont peu différents entre ces deux entités continentales. On remarque que le ratio espèces/ genres est peu élevé pour

Tableau 4 : Comparatif de la diversité bryophytique pour la Réunion, Hawaii, l'Afrique subsaharienne et l'Amérique tropicale ; (espèces = taxon + taxon infraspécifique)

Mousses	Réunion	Hawaii	Afrique subsaharienne	Amérique tropicale
Total familles	57	42	78	76
Total genres	159	135	362	400
Total espèces	449	273	2746	2600
Ratio espèces/ genres	2,82	2,02	7,59	6,5
Références	Ce travail	Staples et al. 2004	O'Shea 2006	Gradstein et al. 2001
Hépatiques	Réunion	Hawaii	Afrique subsaharienne	Amérique tropicale
Total familles	32	32	44	41
Total genres	94	71	140	188
Total espèces	302	213	1022	1350
Ratio espèces/ genres	3,21	3,00	7,3	7,18
Références	Ce travail	Staples & Imada 2006	Wigginton 2004	Gradstein et al. 2001
Anthocérotes	Réunion	Hawaii	Afrique subsaharienne	Amérique tropicale
Total familles	1	1	3	3
Total genres	3	6	6	7
Total espèces	3	8	49	30
Ratio espèces/ genres	1,00	1,33	8,17	4,29
Références	Ce travail	Staples & Imada 2006	Wigginton 2004	Gradstein et al. 2001
Bryophytes	Réunion	Hawaii	Afrique subsaharienne	Amérique tropicale
Total familles	90	75	125	120
Total genres	256	212	508	595
Total espèces	754	494	3817	3980
Ratio espèces/ genres	2,95	2,33	7,51	6,69
Références	Ce travail	Staples et al. 2004; Staples & Imada 2006	O'Shea 2006 et Wigginton 2004	Gradstein et al. 2001

La Réunion pour l'ensemble des bryophytes par rapport aux données de l'Afrique subsaharienne et l'Amérique tropicale. Gradstein et al. (1983) mettait en évidence 53 espèces d'hépatiques ayant une distribution disjointe entre ces deux continents qui semblaient être principalement liées à une dispersion par les airs de région en région (« step by step ») que par un phénomène de vicariance.

Comparaison au niveau de l'océan Indien occidental

Le Tableau 5 reporte des données de diversité des bryophytes sur les trois principales îles de l'archipel, d'une île continentale Madagascar et d'un pays d'Afrique de l'Est, la Tanzanie. On remarque que le nombre de bryophytes en Tanzanie et Madagascar dépasse le millier d'espèces. Par comparaison entre les îles des Mascareignes, La Réunion est composée de la flore la plus riche en bryophytes. En terme de diversité en unité de surface (km²), les îles de l'archipel possèdent un nombre d'espèce plus important par km². Mais probablement, que des territoires comme la Tanzanie et Madagascar, si vastes, n'ont pas été très précisément inventoriés. De plus une grande partie de ces régions a subi la déforestation et a été remplacée par des cultures qui ont certainement diminué la diversité bryophytique.

Tableau 5 : Diversité des bryophytes à La Réunion, Maurice, Rodrigue, Madagascar et Tanzanie (Les données de MAU, ROD, TAN et MAD sont issues de O'Shea 2006 et Wigginton 2004)

	La Réunion	Maurice	Rodrigue	Tanzanie	Madagascar
Mousses	449	247	42	762	727
Hépatiques et anthocérotes	304	164	30	396	385
Total	753	411	72	1158	1112
Surface (km ²)	2512	1865	104	945 087	587 000

Nombre total d'espèces

Il existe une forte similarité globale de la bryoflore entre les îles voisines telles que Maurice et La Réunion qui ont en commun 28.4 % des mousses et 43.8 % d'hépatiques et d'anthocérotes (Figure 17). La bryoflore de Madagascar est par contre plus proche de celle de La Réunion (39.7 % : hép. et anth. ; 25.1 % : mousses) que celle de Maurice (30.7 % : hép. et anth. ; 19.5 % :

mousses). Madagascar partage 197 espèces d'hépatiques et anthocérotes et 254 espèces de mousses avec la Tanzanie, pourtant la flore de Madagascar est plus proche de celle de La Réunion que celle de la Tanzanie en terme de composition spécifique. La bryoflore de Rodrigue montre la plus forte dissimilarité avec les autres territoires étudiés entre 2.4 - 6.6 % de similarité pour les hépatiques et entre 5.5 - 10.8 % pour les mousses, qui est probablement lié au trop petit contingent d'espèces connues sur cette île, à sa petite taille, à sa nature à la fois basaltique et corallienne (calcarénites). D'une manière générale une plus grande similarité entre la bryoflore hépaticologique est constatée entre les territoires par rapport à la bryoflore muscinale, ce qui peut être également liée au nombre d'espèces plus important en mousses.

Parmi les genres absents de La Réunion et présents à Madagascar et en Tanzanie, on peut noter le genre *Caudalejeunea* (Hepaticae) déjà reporté pour les Comores, ainsi que le genre *Cryptheae* (Musci) présent en Tanzanie et à Madagascar, mais absent des îles. La distribution des espèces montrent que ce genre est principalement continental, sa présence à Madagascar serait par conséquent antérieure à la séparation de Madagascar à l'Afrique estimée à 130 Ma.

Les difficultés rencontrées dans l'étude de la bryoflore de La Réunion concernent principalement la taxonomie et l'absence de flore des bryophytes, conséquences du faible nombre d'experts travaillant en bryologie sur l'île et dans la zone géographique.

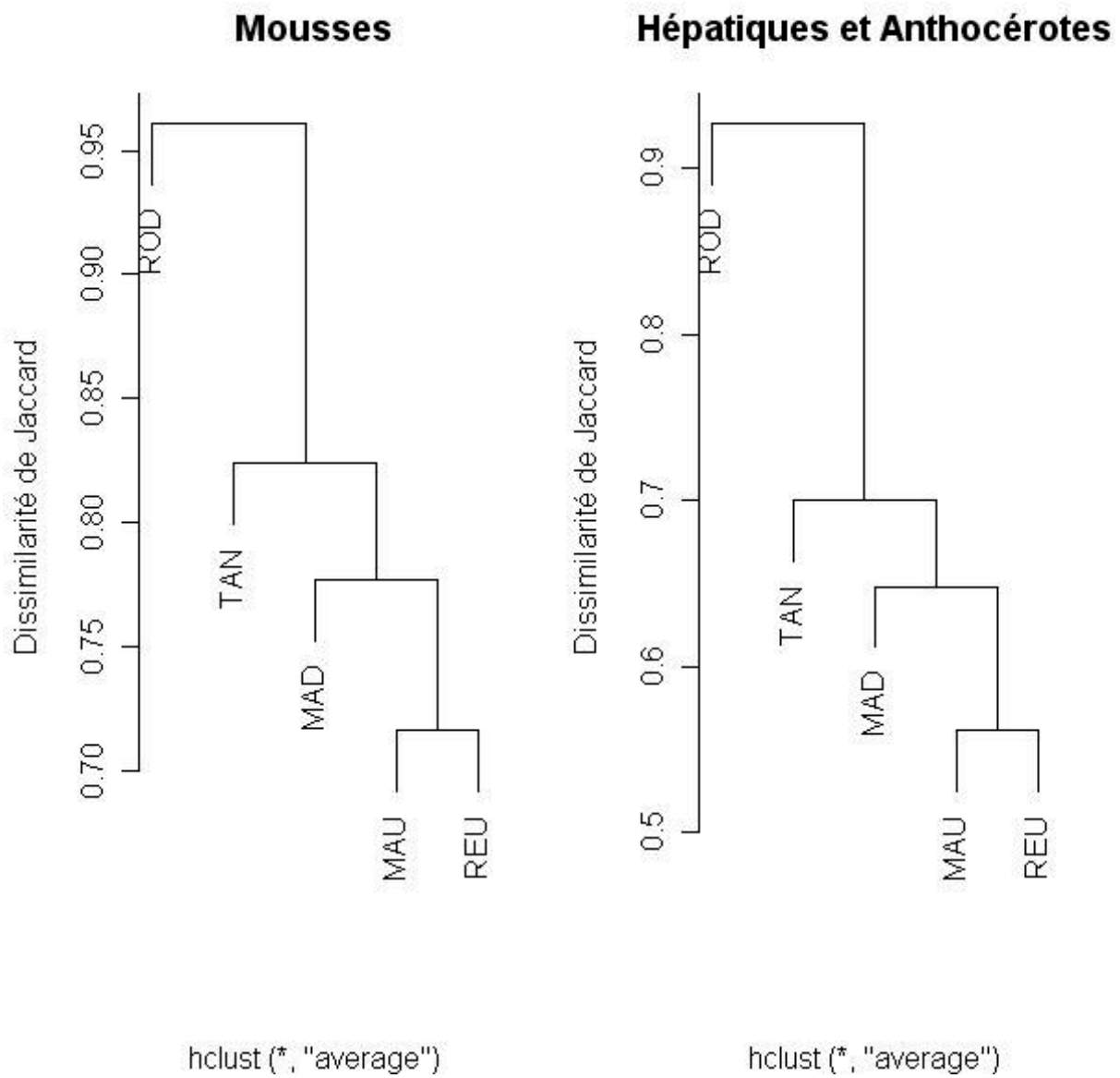


Figure 17 : Dendrogrammes réalisés à partir de deux matrices de dissimilarité, basée sur l'indice de Jaccard, à partir de données de présence/absence (1) de mousses et (2) d'hépatiques et anthocérotes sur les territoires étudiés : MAU : Maurice, REU : Réunion, MAD : Madagascar, TAN : Tanzanie, ROD : Rodrigue

Discussion

Il est communément admis que les régions tropicales accumulent une grande richesse bryologique (Gradstein *et al.* 2001). L'actualisation des données souligne la grande richesse de l'île pour ce groupe végétal par rapport à des contrées voisines insulaires (Tableau 5). La dominance du contingent muscinal par rapport au cortège hépatologique est observée dans de nombreuses autres régions du monde (Tan & Pócs 2000); La Réunion ne fait donc pas exception à la règle. Ainsi il semblerait que les hépatiques sont généralement dispersées de manière moins efficace par les courants aériens que les mousses, en raison probablement de la nature chlorophyllienne de leurs spores et de leurs propagules, elles sont moins résistantes au transport sur de longues distances. De plus, certaines hépatiques produisent des grosses spores moins facile à disperser et en plus petite quantité (Glime 2006).

Le taux d'endémicité bryologique à La Réunion (10.88 %) est faible, il est voisin de celui des ptéridophytes (10 % pour l'île) mais reste nettement inférieur aux 30 % d'endémicité des plantes vasculaires. Pourtant, on considère que les meilleurs candidats pour la spéciation sont les petits organismes comme les bryophytes, qui complètent leur cycle de vie rapidement car ils tendent à avoir des taux de mutation plus élevés que les organismes de plus grande taille. Ce taux de mutation étant lié aux taux de reproduction, ainsi le taux de changements de fréquence allélique tendrait à augmenter (Niklas 1997). A La Réunion, le nombre de mousses endémiques est largement supérieur au nombre d'hépatiques endémiques, cela pourrait être lié au fait que les hépatiques se reproduisent préférentiellement par multiplication végétative plutôt que par reproduction sexuée (Glime 2006), ce qui en principe freine le potentiel de spéciation. De plus, le faible taux d'endémicité des bryophytes par rapport aux plantes vasculaires s'expliquerait par le fait d'un flux constant de spores par les courants aériens qui maintiendraient un flux de gènes entre populations continentales et insulaires. L'endémicité des bryophytes à La Réunion serait ainsi survenue en raison des conditions physiques et climatiques particulières très différentes du reste du monde (hauts sommets, gradient altitudinal marqué, habitats très hétérogènes). De plus, l'activité volcanique récurrente constitue une source de perturbation naturelle qui fragmente régulièrement les populations existantes en plus petites et les isole géographiquement, ce qui peut être un facteur accélérant la diversification (Niklas 1997) ; mais selon Pócs (1997) dans le même temps les nouvelles

coulées basaltiques créent des habitats ouverts et vierges favorisant la spéciation et l'évolution par la présence de niches écologiques vides. Ce dernier auteur souligne que le pourcentage d'espèces d'hépatiques épiphylls endémiques n'est pas directement corrélé à l'âge des îles, par exemple les Seychelles ont un plus faible taux d'endémisme (12%) pour ces plantes bien que ces îles soient très anciennes par comparaison à une île plus jeune comme La Réunion qui comporte 26 % d'endémicité pour ces hépatiques épiphylls. Selon Pócs (1997), la petite taille du territoire peut être un facteur limitant mais la forte diversité des habitats semble expliquer ce fort taux d'endémisme, notamment le caractère très accidenté de l'île, la configuration des grandes ravines ou des cirques favorisent l'isolement des populations à grande échelle.

Ainsi, on peut penser que la bryoflore de La Réunion s'est constituée par de nombreux événements de colonisation ; il est possible que ce processus soit continu mais à partir des connaissances actuelles il semble difficile d'estimer les taux d'immigration, d'extinction et de spéciation des bryophytes sur l'île depuis son édification.

Cette première synthèse permet de fournir une vision générale sur la bryoflore réunionnaise. Actuellement, il est difficile de définir quelles pourraient être les espèces à protéger à La Réunion mais on peut compter les espèces à aire de distribution restreinte, les endémiques ou encore une espèce telle que *Bryopteris gaudichaudii* Gottsche distribuée à Madagascar et à La Réunion, connue pour la plus petite de ces 2 îles dans deux collections anciennes (XIX^e siècle), dont une constitue le type de l'espèce (Ile Bourbon, lors du voyage de la Bonite, 07/1837, Herbarium Montagne PC0032706, *Gaudichaud n°177*, type, revu par Stotler). Ces espèces doivent être classées comme prioritaires dans les mesures de conservation des bryophytes.

Conclusion et perspectives

Contrairement aux plantes vasculaires, qui ont fait l'objets de travaux (Cadet 1980; Strasberg 1994; Conservatoire Botanique de Mascarin. Coord. V. Bouillet 2007), aucun travail de synthèse récent n'avait été effectué sur la bryoflore réunionnaise. Nous mettons en évidence que la flore de La Réunion possède un cortège bryologique riche même s'il est partiellement décrit. L'origine de ce patrimoine bryofloristique est issue de processus de colonisation récents (- 3 Ma).

Il est généralement admis que les organismes sont dépendants de la diversité des milieux et de leur état de conservation, ceci est également valable pour les bryophytes. L'outil S.I.G. bryophytes récemment créé à La Réunion permettra d'identifier les zones où sont reportées une grande richesse spécifique et la présence des endémiques, de continuer les inventaires dans des zones peu informées et de définir des zones de conservation prioritaires des bryophytes pour les acteurs de la conservation. La préservation de la bryoflore s'inscrit dans un cadre de conservation global des complexes d'écosystèmes indigènes. De plus, une flore des bryophytes à l'échelle de l'archipel ou de La Réunion, permettrait d'initier à l'identification de ces organismes les étudiants et les acteurs de la conservation. Ceci aurait sans doute comme effet une augmentation des inventaires locaux et implicitement une meilleure connaissance de la distribution locale des espèces. Pour des botanistes initiés à la bryologie des études sur la capacité adaptative des espèces tropicales pourraient ensuite être menées, alliant approche phénologique (cycle de croissance et de reproduction/multiplication des espèces) et écologique. La réalisation de cette flore nécessitera plusieurs années et pour de nombreux genres, des révisions taxonomiques au-delà de l'échelle des Mascareignes sont à envisager.

Autre constat important, les hépatiques et mousses ne suivent pas les mêmes patrons en terme de distribution de la richesse spécifique, ainsi on observe plus d'espèces de Musci que d'Hepaticae, également pour le nombre d'espèces endémiques. Ce qui soulève de nouvelles questions : est-ce l'ancienneté des hépatiques, qui les pousserait à moins subir les processus de spéciation? Peut-on les considérer comme un groupe dont la spéciation est plus lente ? Est-ce un groupe dont les espèces sont si bien adaptées (en termes de dispersion, colonisation et maintenance des espèces) qu'il serait moins sujet aux pressions sélectives par comparaison aux mousses qui, d'origine plus récente, seraient plus sensibles aux pressions sélectives et à la présence de niches écologiques vacantes ?

Par ailleurs, comment expliquer qu'une si petite île puisse accueillir une si grande richesse en bryophytes ? Afin d'apporter des éléments de réponse à cette dernière question, il nous a paru intéressant d'étudier la dynamique de succession des bryophytes sur les coulées de lave du Piton de la Fournaise qui constitue un site exceptionnel pour mieux comprendre les processus de colonisation, puis l'assemblage des communautés sur un substrat basaltique homogène. De quelle

manière les bryophytes colonisent-elles ces substrats vierges néoformés et en combien de temps ? Après colonisation des premières bryophytes, comment s'expriment les phases successives de colonisation comme Cadet (1980) et Strasberg (1994) l'ont montré pour les plantes vasculaires ? De ce point de vue les coulées de lave du Piton de la Fournaise offrent un champ naturel parfait d'étude pour tenter de répondre à ces interrogations.

Remerciements

Nous tenons à remercier tout particulièrement plusieurs bryologues tropicalistes qui ont accepté de vérifier du matériel bryologique ; l'identification de certaines espèces nouvellement reportées a été réalisée avec l'aide de M.A. Bruggeman-Nannenga (*Fissidens*), L. Ellis (Calympeaceae), B. O'Shea (Sematophyllaceae). Une liste d'espèces inédites de La Réunion a été gracieusement communiquée par T. Pócs et les cartes de distribution des espèces ont pu être réalisées avec l'aide du Conservatoire National Botanique de Mascarin.

Nos remerciements s'adressent également à Amandine Allard (PC) pour sa relecture du manuscrit et pour son aide à localiser l'unique référence à La Réunion de l'hépatique *Bryopteris gaudichaudii* dans l'herbier Montagne.

Références

- AH-PENG C. and BARDAT J. (soumis). Un nouveau genre d'hépatique (Bryophytes, Hepaticopsida) découvert à La Réunion : *Leptolejeunea* (Spruce) Schiffn. (Lejeuneaceae).
- AH-PENG C. (2007) - Diversité, Distribution et Biogéographie des Bryophytes des Coulées de Lave du Piton de La Fournaise (La Réunion). *Peuplements végétaux et bioagresseurs en milieu tropical* PhD.
- AH-PENG C. and BARDAT J. (2005) - Check list of the bryophytes of Réunion Island (France). *Tropical Bryology* 26: 89-118.
- AH-PENG C., BARDAT J. and ELLIS L.T. (2005) - Additions to the bryoflora of Réunion Island (France). *Lindbergia* 30(1): 43-45.
- AH-PENG C., BARDAT J., STRASBERG D. and STIEPERAERE H. (sous presse) - Additions to the bryoflora of Réunion Island 2: ANTHOCEROTOPSIDA, MARCHANTIOPSIDA and JUNGERMANNIOPSIDA from the herbarium of the National Botanic Garden of Belgium. *Journal of Bryology*.
- AH-PENG C., CHUAH-PETIOT M., DESCAMPS-JULIEN B., BARDAT J., STAMÉNOFF P. and STRASBERG D. (2007) - Bryophyte diversity and distribution along an altitudinal gradient on a lava flow in La Réunion. *Diversity & Distributions* 13: 654-662.
- ARTS T. (2005) - A contribution to the bryophyte flora of Réunion (Mascarene Islands). *Systematics and Geography of Plants* 75: 117-158.
- BOSSER J., CADETT., GUÉHO J. and MARAIS W., In: Ed. (ed). (1976) - *Flore des Mascareignes : La Réunion, Maurice et Rodrigues*, MSIRI Mauritius, Orstom Paris, RBG Kew, pp.
- BRUGGEMAN-NANNENGA M.A. (en cours) - Notes on Fissidens. *Tropical Bryology*
- BUCK W.R. (2003) - *Guide to the Plants of Central French Guiana Part 3. Mosses*. Bronx, New York, The New York Botanical Garden.
- CADET T. (1977) - La végétation de l'île de la Réunion: étude phytoécologique et phytosociologique.
- CADET T. (1980) - *La végétation de l'île de la Réunion*. Saint Denis de la Réunion, Imprimerie Cazal.
- CARLQUIST S. (1974) - *Island Biology*. New York, Columbia University Press.

CONSERVATOIRE BOTANIQUE DE MASCARIN. COORD. V. BOULLET. (2007) - Index de la flore vasculaire de la Réunion (Trachéophytes) : statuts, menaces et protections. Version 2007.1 (mise à jour 12 juin 2007).

DIRKSE G.M., BOUMAN A.C. and LOSADA-LIMA A. (1993) - Bryophytes of the Canary Islands, an annotated check-list. *Cryptogamie: Bryologie, lichénologie* 14: 1-47.

DUPOUEY J.L. and CADET T. (1986) - Subdivisions de la forêt de bois de couleur à l'île de La Réunion. *Annales des Sciences Forestières* 43(1): 105-115.

EEN G. (1997) - Mosses from the Mascarenes - 6. *Tropical Bryology* 13: 21-34.

ELLIS L. (2005) - A revision of some Old World moss taxa in the Syrrhopodon prolifer complex (Musci: Calymperaceae), and a new species from Malawi. *Systematics and Biodiversity* 3: 159-178.

ENGEL J.J. and MERRILL G.L.S. (2004) - *Austral Hepaticae. 35. A taxonomic and phylogenetic study of Telaranea (Lepidoziaceae), with a monograph of the genus in temperate Australasia and commentary on extra-Australasian taxa*. Chicago, Field Museum of Natural History.

FRAHM J.-P., LINDLAR A., SOLLMAN P. and FISCHER E. (1996) - Bryophytes from the Cape Verde Islands. *Tropical Bryology* 12: 123-153.

GARGOMINY O., In: Ed. (ed). (2003) - *Biodiversité et conservation dans les collectivités françaises d'outre-mer*. Collection Planète Nature. Paris, France, Comité français pour l'IUCN, pp. X et 246.

GLIME J.M. (2006) - Bryophyte Ecology. *Physiological Ecology*, Published online at <http://www.bryoecol.mtu.edu/>. 1.

GRADSTEIN S.R. (2006) - Stephani's Species Hepaticarum revisited. *Willdenowia* 36: 557-563.

GRADSTEIN S.R., CHURCHILL S.P. and SALAZAR ALLEN N. (2001) - *Guide to the Bryophytes of Tropical America*. New York, N.Y. Bot. Gard.

GRADSTEIN S.R., PÓCS T. and VÁNA J. (1983) - Disjunct Hepaticae in Tropical America and Africa. *Acta Botanica Hungarica* 29(1-4): 127-171.

GRADSTEIN S.R., REINER-DREHWALD M.E. and SCHNEIDER H. (2003) - A phylogenetic analysis of the genera of Lejeuneaceae (Hepaticae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 143: 391-410.

GRADSTEIN S.R. and WEBER W.A. (1982) - Bryogeography of the Galapagos islands *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 52: 127-152.

GROLLE R. (1995) - *The Hepaticae and Anthocerotae of the East African Islands. An Annotated Catalogue*. Berlin- Stuttgart, J. Cramer.

HOE W.J. (1974) - Annotated checklist of Hawaiian mosses. *Lyonia* 1(1): 1-45.

MARTHUR R.H. and WILSON E.O. (1967) - *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, Princeton University Press.

MCDUGALL I. and CAMPSTON W. (1965) - Strontium isotopic composition and potassium rubidium ratio in some rocks from Réunion and Rodriguez. *Nature* 207: 252-253.

MCDUGALL I. and CHAMALAUN F.H. (1969) - Isotopic dating and geomagnetic polarity studies on volcanic rocks from Mauritius, Indian Ocean. *Geological Society of America Bulletin* 80: 1419-1442.

MONTAGGIONI L. and NATIVEL P. (1988) - *La Reunion, Ile Maurice: geologie et aperçus biologiques*. Paris, Masson.

NIKLAS K.J. (1997) - *The evolutionnary biology of plants*. Chicago, The University of Chicago Press.

O'SHEA B.J. (2006) - Checklist of the mosses of sub-Saharan Africa (version 5, 12/06). *Tropical Bryology Research Reports* 6: 1-252.

OCHYRA R. (1998) - *The Moss Flora of King George Island, Antarctica*. Crakow, Poland, Institute of Botany.

PAGE W. and D'ARGENT G. (1997) - *A vegetation survey of Mauritius to identify priority areas for conservation management* 199.

PÓCS T. (1978) - Epyphyllous communities and their distribution in East Africa. *Bryophyterum Bibliotheca* 13: 681-713.

PÓCS T. (1990) - The exploration of the East African Bryoflora. *Tropical Bryology* 3: 177-191.

PÓCS T. (1995) - East African Bryophytes, XIV. Hepaticae from the Indian Ocean Islands. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 40: 251-277.

PÓCS T. (1996) - Checklist of the Hepaticae and Anthocerotae of Mascarenes Islands. Eger, Eszterhazy Teacher's College.

PÓCS T. (1997) - The distribution and origin of the folicolous bryophyta in the Indian Ocean. *Abstracta Botanica* 21: 123-134.

PÓCS T. (2006a) - Bryophyte colonization and speciation on oceanic islands: an overview. *Lindbergia*.

PÓCS T. (2006b) - East African Bryophytes, XXI. Two new species of *Telaranea*, sect. *Tenuifoliae* and records on *Amazoopsis* (Lepidoziaceae) from the Indian Ocean Islands. *Acta Botanica Hungarica* 48(1-2): 119-137.

PÓCS T. (2006c) - East African bryophytes. Two new species, *Plagiochila artsii* and *Plagiochila hiroshiana* (Plagiochilaceae, Marchantiophyta). *Journal of The Hattori Botanical Laboratory* 100: 333-350.

PÓCS T. and GEISSLER P. (2002) - The bryophytes collected in the Réserve Spéciale de Manongarivo, Madagascar In Inventaire floristique et faunistique de la Réserve Spéciale de Manongarivo, (NW Madagascar). *Boissiera*. Goodman L. G. S. M. 59: 41-76.

PORTER D.M. (1979) - Endemism and evolution in Galapagos Islands vascular plants *Plants and Islands*. Bramwell D., Academic Press: 225-258.

POTIER DE LA VARDE R. (1927) - *Hookeriopsis mittenii* nom. mutat. *Archives de Botanique, Bulletin mensuel* 1: 138-139.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. (2006) - R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing.

RENAULD F. (1898) - *Prodrome de la flore bryologique de Madagascar, des Mascareignes et des Comores*. Monaco.

RIVALS P. (1952) - Etude sur la végétation naturelle de l'Ile de La Réunion. 214.

ROHRER J.R. (1985) - A generic revision of the Hylocomiaceae. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 59: 241-278.

SCHOFIELD W.B. and CRUM H.A. (1972) - Disjunctions in Bryophytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 50(2): 174-202.

SCHUSTER R.M. (1983) - Phytogeography of the Bryophyta. *New Manual of Bryology* Schuster R. M. Nichinan, The Hattori Botanical Laboratory. 1: 892-1070.

SCOTT E.B. and MILLER H.A. (1958) - Notes on Hawaiian Hepaticae II. Ricciaceae. *The Bryologist* 61(4): 367-370.

SMITH C.W. (1981) - Bryophytes and Lichens of the Puhimau Geothermal Area, Hawaii-Volcanoes-National-Park. *Bryologist* 84(4): 457-466.

SOLLMAN P. (2001) - A new combination in *Chionoloma* Dix. (Musci, Pottiaceae). *Tropical Bryology* 20: 139.

SOLLMAN P. (2005) - Studies on some Asian mosses of the Pottiales, mainly from the Himalayas *Tropical Bryology* 26: 81-88.

STAMÉNOFF. P. (2007) - Géomatique appliquée à l'analyse de la distribution des bryophytes de l'île de la Réunion : Exploitation des collections d'herbiers. Master II « Biodiversité et Ecosystèmes Tropicaux.

STAPLES G.W. and IMADA C.T. (2006) - Checklist of Hawaiian Anthocerotales and Hepatics. *Tropical Bryology* 28: 15-47.

STAPLES G.W., IMADA C.T., HOE W.J. and SMITH C.W. (2004) - A revised checklist of Hawaiian mosses. *Tropical Bryology* 25: 35-69.

STECH M. (2004) - Supraspecific circumscription and classification of *Campylopus* (Dicranaceae, Bryopsida) based on inferences from sequence data. *Systematic Botany* 29: 817-824.

STEPHANI F. (1898-1900) - Species Hepaticarum. 1: 1-413.

STRASBERG D. (1994) - Dynamique des forêts tropicales de l'île de la Réunion : processus d'invasions et de régénération sur les coulées volcaniques.

STRASBERG D., ROUGET M., RICHARDSON D.M., BARET S., DUPONT J. and COWLING R.M. (2005) - An assessment of habitat diversity and transformation on La Reunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a basis for identifying broad-scale conservation priorities. *Biodiversity and Conservation* 14(12): 3015-3032.

TAN B.C. and PÓCS T. (2000) - Bryogeography and conservation of bryophytes. *Bryophyte Biology*. Goffinet A. J. S. B. Cambridge, US, Cambridge University Press: 476.

TIXIER P. (1985) - *Contribution à la Connaissance des Cololejeuneoideae*. Vaduz, J. Cramer.

TOWNSEND C.C. (1991) - Notes on Mosses from Ceylon and India.8. Another moss with three names on three continents. *Journal of Bryology* 16: 601-605.

VAN BALGOOY M.M.J. (1969) - A study of the diversity of islands floras. *Blumea* XVII(1): 139-178.

VIRTANEN V. (1997) - The genus *Breutelia* (Bartramiaceae, Musci) in Southeast Asia and Oceania. *Bryologist* 100: 324-348.

WARREN B. (2003) - Phylogeography and Evolution of Species-rich Bird Lineages of the Western Indian Ocean Islands. PhD: 257.

WHITTAKER R.J. (1998) - *Island Biogeography Ecology, Evolution, and Conservation*. Oxford New York Tokyo, Oxford University Press.

WIGGINTON M.J. (2004) - Checklist and distribution of the liverworts and hornworts of Sub-Saharan Africa, including the East African Islands (edition 2, September 2004). *Tropical Bryology Research Reports* 5: 1-102.

Annexe 1 : Addenda d'espèces à la *check list* des bryophytes de La Réunion (Ah-Peng & Bardat 2005) ; (*) d'autres échantillons pour l'espèce nouvelle pour La Réunion ont été récoltés dans d'autres localités qui ne sont pas reportées dans ce tableau

Type	Famille	Espèces	Références	Det.
M	Archidiaceae	<i>Archidium capense</i> Hornsch	(Arts 2005)	Arts
M		<i>Archidium ohioense</i> Schimp. ex Müll.Hal.	(Arts 2005)	Arts
M	Brachytheciaceae	<i>Eurhynchium spinulinerve</i> Kiaer ex Cardot	(Arts 2005)	Arts
		<i>Eurhynchium hians</i> (Hedw.) Sande Lac.	(Arts 2005)	Arts
M	Calymperaceae	<i>Syrrhodon africanus</i> (Mitt.) Paris	(Arts 2005)	Arts & Ellis
M		<i>Syrrhodon crenulatus</i> (Tixier) Reese	(Arts 2005)	Arts & Ellis
M		<i>Syrrhodon pottioides</i> S. Orbán	(Ah-Peng <i>et al.</i> 2005)	Ellis
M	Dicranaceae	<i>Dicranum borbonicum</i> Renault et Cardot	(Renault 1898)	
M		<i>Leucoloma delicatum</i> Renault	(Ah-Peng 2007)	La Farge
M	Fabroniaceae	<i>Rhizofabronia perpilosa</i> (Broth.) Broth.	La Réunion, surface rocheuse abritée suintante- Plaine des Salazes (2200 m) Leg Cadet 14/02/1961 n°200 Herbarier Bizot n° 18190, PC !	Bizot
M		<i>Fabronia pilifera</i> Hornsch.	(Ah-Peng 2007)	Arts
M	Fissidentaceae	<i>Fissidens ah-pengae</i> (Bruggeman-Nannenga sp.nov.)	La Réunion, Forêt de Mare-Longue (Commune de Saint-Philippe) dans la Réserve touristique, alt 230 m, sur tronc de 15 cm de diamètre, 15/03/2004 (Bruggeman-Nannenga en cours), REU !	Bruggeman-Nannenga
M		<i>Fissidens madecassus</i> Müll.Hal.	(Ah-Peng 2007)	Bruggeman-Nannenga
M	Hypnaceae	<i>Isopterygium chryseolum</i> Besch.	(Ah-Peng 2007)	Ah-Peng & Bardat
M	Orthotrichaceae	<i>Schlotheimia excorugata</i> Müll. Hal. ex. Cardot	Plaine des Cafres, source Reilhac, sur souche morte, 1550 m, Leg. Onreadt ref. 69 R1211 du 09/12/1969, PC!	Bizot
M	Pilotrichaceae	<i>Callicostella africana</i> Mitt.	(Ah-Peng 2007)	Ah-Peng & Bardat
M		<i>Callicostella usambarica</i> (Müll. Hal) Broth.	(Ah-Peng 2007)	Ah-Peng & Bardat
M	Pottiaceae	<i>Barbula microcalycina</i> Magill	(Arts 2005)	Arts
M		<i>Bryoerythrophyllum inaequalifolium</i> (Taylor) R H. Zander	(Arts 2005)	Arts
M		<i>Syntrichia fragilis</i> (Taylor) Ochyra	(Arts 2005)	Arts
M		<i>Syntrichia ammonsiana</i> (H. A. Crum & L. E. Anderson) Ochyra	(Arts 2005)	Arts

M		<i>Tortula muralis</i> var. <i>muralis</i> Hedw.	Près de l'Auberge du volcan (Commune Plaine des Cafres), au sol près de l'entrée du parking, 1650 m, <i>Ah-Peng, Bardat &</i> <i>Hedderson R592_1</i> , 7/10/2006, REU !	Hedderson & Bardat
M	Sematophyllaceae	<i>Acroporium pungens</i> (Hedw.) Broth	(Ah-Peng 2007)	Ah-Peng & Bardat
M		<i>Clastobryophilum bogoricum</i> (Bosch & Sande Lac.) M.Fleisch.	(Ah-Peng 2007)	Ah-peng
M		<i>Gammiella ceylonensis</i> (Broth., in Herzog) B.C. Tan & W.R. Buck	(Arts 2005)	Arts
M		<i>Papillidiopsis complanata</i> (Dixon) W.R Buck & B.C.Tan	(Ah-Peng 2007)	Ah-Peng
M		<i>Papillidiopsis mahensis</i> (Besch.) O'Shea	(Ah-Peng 2007)	Ah-Peng
M		<i>Rhaphidostichum gracile</i> Dixon	(Ah-Peng 2007)	Ah-Peng & Bardat
M	Sphagnaceae	<i>Sphagnum cuspidatum</i> var. <i>cuspidatum</i> Hoffn.	(O'Shea 2006)	
H	Aneuraceae	<i>Aneura pinguis</i> (L.) Dumort.	(Ah-Peng <i>et al.</i> sous presse)	Bardat
H		<i>Riccardia amazonica</i> (Spruce) Schiffn. ex Gradst.	(Ah-Peng <i>et al.</i> 2007)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Riccardia compacta</i> (Steph.) S; Arnell	S slope of Puys Ramond summit, Erica stand with <i>Blechnum</i> <i>tabulare</i> and <i>Nastus borbonicus</i> , alt. 1390-2170 m, 21°18'S, 55°43'E, 30 June 1996, <i>T. Pócs</i> <i>9613</i> , EGR!	S. Orbán
H		<i>Riccardia erosa</i> (Steph.) E.W. Jones	Forêt de Belouve, E from the Gîte, Sclerophyllous montane <i>Acacia</i> – <i>Cyathea</i> forest, alt. 1450-1500 m, 21°3'S, 55°33'E, <i>A. Vojtkó 9614</i> , EGR!	S. Orbán
H		<i>Riccardia fastigiata</i> (Lehm.) Trevis.*	Vallée heureuse, montane rainforest, alt 800-870 m, 55°42'E, 21°19'S, 23 Feb 1995, <i>T.</i> <i>Pócs 9501</i> , EGR !	S. Orbán
H		<i>Riccardia obtusa</i> S. Arnell	S slope of Puys Ramond summit, habitat of Erica stand with <i>Blechnum tabulare</i> and <i>Nastus</i> <i>borbonicus</i> , alt. 1390-2170 m, 55°18' E, 21°18' S, 30 June 1996, <i>Gyarmati & Vojtk 9613</i> , EGR!	S. Orbán
H	Anthocerotaceae	<i>Anthoceros sambesianus</i> Steph.	(Ah-Peng <i>et al.</i> sous presse)	Bardat
H	Cephaloziaceae	<i>Alobiellopsis heteromorpha</i> (Lehm.) R.M. Schust.	(Ah-Peng <i>et al.</i> sous presse)	Bardat
H		<i>Cephalozia connivens</i> ssp. <i>fissa</i> Vána	(Ah-Peng <i>et al.</i> 2005)	Bardat & Ah-Peng
H	Cephaloziellaceae	<i>Cephaloziella anthelioides</i> S.W. Arnell	(Ah-Peng <i>et al.</i> sous presse)	Bardat
H		<i>Cephaloziella transvaalensis</i> S.W. Arnell	(Ah-Peng <i>et al.</i> sous presse)	Bardat
H		<i>Cephaloziella umtaliensis</i> S.W. Arnell	(Ah-Peng <i>et al.</i> sous presse)	Bardat

A	Dendrocerotaceae	<i>Dendroceros africanus</i> Steph.	(Ah-Peng 2007)	Ah-Peng & Bardat
H	Herbertaceae	<i>Herbertus capensis</i> (Steph.) Sim	(Ah-Peng <i>et al.</i> sous presse)	Bardat
H		<i>Herbertus grossevittatus</i> (Steph.) S. Arnell ex Grolle	(Ah-Peng <i>et al.</i> sous presse)	Bardat
H	Jubulaceae	<i>Frullania grossiclava</i> Steph.	(Ah-Peng <i>et al.</i> sous presse)	Bardat
H		<i>Frullania trinervis</i> (Lehm.) Drège	(Ah-Peng <i>et al.</i> sous presse)	Bardat
H	Jungermanniaceae	<i>Jungermannia balfourii</i> Vána	(Ah-Peng <i>et al.</i> sous presse)	Bardat
H	Lejeuneaceae	<i>Aphanolejeunea microscopica</i> (A. Evans) Bernecker & Pócs	Forêt de Bélouve, E from the gîte, Sclerophyllous montane Acacia-Cyathea forest, 1450-1500 m, 21°3'S, 55°33'E, 2 July 1996, <i>Pócs 9614 GZ</i> , EGR!	Pócs
H		<i>Aphanolejeunea microscopica</i> var. <i>africana</i> (Pócs) Pócs & Lücking	Forêt de Bélouve between Kiosque and Pic de Chèvre, montane mossy forest (cloud forest) very rich in epiphytes, 1550-1610 m, 21°3'S, 55°32'E, 3 July 1996, <i>Pócs 9617 BD</i> , EGR!	Pócs
H		<i>Archilejeunea mauritiana</i> Lindenb. ex Steph.	(Ah-Peng <i>et al.</i> 2007)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Ceratolejeunea calabariensis</i> Steph.	(Ah-Peng <i>et al.</i> 2007)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Ceratolejeunea cornuta</i> (Lindenb.) Steph. « Complexe cornuta »	(Ah-Peng 2007)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Ceratolejeunea diversicornua</i> Steph.	(Ah-Peng 2007)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Ceratolejeunea floribunda</i> Steph.	(Ah-Peng 2007)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Ceratolejeunea papuliflora</i> Steph.	Gîte Basse Vallée, <i>Cryptomeria</i> plantation, 580-700 m, 21°19.5'S, 55°42'E, 23 June and 18 July 1996, <i>Vojtkó 9604 BQ</i> , EGR!	Pócs
H		<i>Ceratolejeunea stictophylla</i> Herzog ex. Vanden Berghen	(Ah-Peng 2007)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Ceratolejeunea zenkeri</i> Steph.	(Ah-Peng 2007)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Cheilolejeunea camerunensis</i> S.W. Arnell	(Ah-Peng 2007)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Cheilolejeunea cordigera</i> (Steph.) Grolle	(Ah-Peng <i>et al.</i> sous presse)	Bardat
H		<i>Cololejeunea borbonica</i> Tixier	(Tixier 1985)	Tixier
H		<i>Cololejeunea latilobula</i> (Herzog) Tixier	(Ah-Peng <i>et al.</i> sous presse)	Bardat
H		<i>Cololejeunea leloutrei</i> (E.W. Jones) R.M. Schust.	(Ah-Peng <i>et al.</i> sous presse)	Bardat
H		<i>Cololejeunea tanzaniae</i> Pócs	Basse Vallée-Puy Ramond, elfin forest and broadleaf mossy montane forest, 1000-1390 m, 21°18,5'S, 55°42,5'E, 30 June 1996, <i>Pócs 9612 DL</i> , EGR!	Pócs
H		<i>Cololejeunea zenkeri</i> (Steph.) E.W. Jones	(Ah-Peng <i>et al.</i> sous presse)	Bardat
H		<i>Colura benoistii</i> Jovet-Ast	(Ah-Peng <i>et al.</i> 2007)	Ah-Peng & Bardat

H		<i>Colura calyptrifolia</i> (Hook.) Dumort.	(Ah-Peng <i>et al.</i> sous presse)	Bardat
H		<i>Colura dusenii</i> (Steph.) Steph.	(Ah-Peng 2007)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Diplasiolejeunea cavifolia</i> Steph.	(Ah-Peng <i>et al.</i> 2007)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Diplasiolejeunea</i> cf. <i>rudolphinea</i> Steph.	(Ah-Peng <i>et al.</i> 2007)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Drepanolejeunea</i> cf. <i>angustifolia</i> (Mitt.) Grolle	(Ah-Peng <i>et al.</i> 2007)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Drepanolejeunea cambouena</i> Steph.	(Ah-Peng <i>et al.</i> 2007)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Drepanolejeunea cultrella</i> (Mitt.) Steph.	(Ah-Peng <i>et al.</i> 2007)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Drepanolejeunea mascarena</i> (S.W. Arnell) R.L. Zhu & Grolle	(Ah-Peng <i>et al.</i> sous presse)	Bardat
H		<i>Frullanoides tristis</i> (Steph.) van Slageren	(Ah-Peng <i>et al.</i> sous presse)	Bardat
H		<i>Lejeunea confusa</i> E.W. Jones	(Ah-Peng 2007)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Lejeunea flava</i> (Sw.) Nees subsp. <i>flava</i> Schuster	(Ah-Peng <i>et al.</i> 2005)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Lejeunea tabularis</i> (Spreng.) Gottsche et al.	(Ah-Peng <i>et al.</i> 2005)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Lejeunea grossecristata</i> (Steph.) E.W. Jones	Vallée heureuse, montane rainforest, 800-870 m, 55°42'E, 21°19'S, 23 February 1995, <i>Pócs</i> 9501 J, EGR !	Pócs
H		<i>Leptolejeunea maculata</i> (Mitt.) Schiffn.	(Ah-Peng <i>et al.</i> sous presse)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Lopholejeunea obtusilacera</i> Herzog	(Ah-Peng 2007)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Microlejeunea africana</i> Steph	(Ah-Peng <i>et al.</i> 2005)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Microlejeunea inflata</i> Steph.	Vallée heureuse, montane rainforest, 796-880 m, 21°19'S, 55°42'E, 23 and 28 June 1996, <i>Szabó 9601 OB</i> , EGR !	Pócs
H		<i>Microlejeunea kamerunensis</i> Steph.	(Ah-Peng & Bardat soumis)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Microlejeunea oblongistipula</i> (Gottsche) Pearson	Vallée heureuse, montane rainforest, 796-880 m, 21°19'S, 55°42'E, 23 and 28 June 1996, <i>Vojtkó 9601 EB</i> , EGR !	Pócs
H		<i>Schiffneriolejeunea ferruginea</i> (Steph.) Gradst.	(Ah-Peng 2007)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Schiffneriolejeunea</i> cf. <i>fragilis</i> Gradst. et E.W. Jones	(Ah-Peng 2007)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Taxilejeunea pulchriflora</i> Pearson	(Ah-Peng <i>et al.</i> 2007)	Ah-Peng & Bardat
H	Lepidoziaceae	<i>Amazoopsis gracilis</i> Engel & Merr.,	Brûlé de Baril, montane rainforest on 400 hundred years old lava flow, 1200 m, 21°18.5'S, 55°44'E, 26 June 1996, <i>Szabó & Probst</i> 9609 CS, EGR!	Pócs

H		<i>Bazzania decrescens</i> ssp. <i>molleri</i> Steph.	(Ah-Peng 2007)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Bazzania roccatii</i> Gola	(Ah-Peng <i>et al.</i> 2007)	Ah-Peng & Chuah- Petiot
H		<i>Telaranea coactilis</i> (Spruce) Engel & Merr.	Basse Vallée, lowland rainforest, 240-330 m, 21°21'S, 55°44'E, 26 June 1996, <i>Kis & Gyarmati 9611</i> CC, EGR !	Pócs
H	Lunulariaceae	<i>Lunularia cruciata</i> L. Dumort. ex Lindb.	(Ah-Peng <i>et al.</i> sous presse)	Bardat
H	Plagiochilaceae	<i>Plagiochila pseudoattenuata</i> S.W.Arnell	Cirque de Cilaos, betw. «Plateau du Petit Matarum & Le Bloc», montane rainforest, mixed with Ericaceae, and with Acacia, 1350- 1930 m, 21°6.6.2-6.6'S, 55°29.4- 6'E, Leg. G.Kis, EGR !	Pócs
H	Radulaceae	<i>Radula flaccida</i> Lindenb. & Gottsche	(Ah-Peng 2007)	Ah-Peng & Bardat
H		<i>Radula tabularis</i> Steph.	(Ah-Peng 2007)	Ah-Peng & Bardat
H	Targoniaceae	<i>Targonia lorbeeriana</i> Müll.Frib.	(Grolle 1995)	
H		<i>Cyathodium africanum</i> Mitt.	Bassin à Jules, gorges, 145 m, 55°39' E, 21°20'S, 6 March 1995, <i>S. Pócs 9515 B</i> , EGR!	Pócs
H	Aytoniaceae	<i>Plagiochiasma rupestre</i> var <i>volkii</i> Bischn.	Mafate (Commune de Saint-Paul), Bas du cirque après l'Ilet des Orangers, 500 m, 12 octobre 2006, <i>Ah-Peng 598_26</i> , REU !	Ah-Peng & Perold

Annexe 2 : Modifications effectuées sur la liste des espèces de La Réunion : synonymie, exclusion des espèces.

Modification	Synonyme	Nom valide	Références
H Lejeuneaceae	<i>Lejeunea camerunensis</i> (Steph.) E.W.Jones	<i>Lejeunea tuberculosa</i> Steph.	(Pócs & Geissler 2002)
H Lepidoziaceae	<i>Arachniopsis diacantha</i> (Mont.) M.Howe	<i>Telaranea diacantha</i> (Mont.) Engel et Merr.	(Engel & Merrill 2004; Pócs 2006b)
H Lepidoziaceae	<i>Arachniopsis diplopoda</i> Pócs	<i>Amazoopsis diplo-</i> <i>poda</i> (Pocs) J.J.Engel et G.L.S.Merr.	(Engel & Merrill 2004; Pócs 2006b)
H Wiesnerellaceae	<i>Wiesnerella javanica</i> Schiffn.,	<i>Wiesnerella denudata</i> (Mitt.) Steph.,	(Wigginton 2004)
M Calymperaceae	<i>Syrrhopodon prolifer</i> var. <i>acanthoneu-</i> <i>ros</i> (Müll.Hal.) Müll.Hal.	<i>Syrrhopodon apertifolius</i> Besch.	(Ellis 2005)
M Calymperaceae	<i>Syrrhopodon prolifer</i> var. <i>hispidocosta-</i> <i>tus</i> (Renauld & Cardot in Renauld) Orbán & W.D.Reese	<i>Syrrhopodon hispidocos-</i> <i>tatus</i> Renauld & Cardot in Renauld	(Ellis 2005)
M Bartramiaceae	<i>Breutelia stenodictyon</i> (Renauld & Car- dot) Broth.	<i>Breutelia microdonta</i> (Mitt.) Broth	(Virtanen 1997)
M Dicranaceae	<i>Bryohumbertia filifolia</i> var. <i>filifolia</i> (Hornsch.) J.-P.Frahm	<i>Campylopus filifolius</i> (Hornsch.) Mitt.	(Stech 2004)
M Pottiaceae	<i>Pseudosymblepharis bombayensis</i> (Müll. Hal.) P.Sollm.	<i>Chionoloma bombayense</i> (Müll. Hal.) P. Sollm.	(Sollman 2001)
M Daltoniaceae	<i>Daltonia onraedtii</i> Bizot	<i>Daltonia pulvinata</i> Mitt.	(Arts 2005)
M Pottiaceae	<i>Didymodon maschalogenia</i> (Renauld & Cardot) Broth.	<i>Didymodon hastatus</i> (Mitt.) R.H.Zander	(Sollman 2005)
M Leucodontaceae	<i>Felipponea assimilis</i> (Müll.Hal.)	<i>Pterogoniadelphus assi-</i> <i>milis</i> (Müll. Hal.) Ochyra & Zijlstra	(Potier de la Varde 1927)
M Hylocomiaceae	<i>Hylocomium brevirostre</i> (Brid.) Bruch, Schimp. & W.Gümbel	<i>Loeskeobryum breviro-</i> <i>stre</i> (Brid.) M. Fleisch, ex Broth	(Rohrer 1985)
M Orthotrichaceae	<i>Macromitrium gimalacii</i> Bizot & Onr.	<i>Macrocoma lycopodioides</i> (Schwägr.) Vitt	(Arts 2005)
M Neckeraceae	<i>Porothamnium stipitatum</i> (Mitt.) Touw ex De Sloover	<i>Porotrichum stipitatum</i> (Mitt.) W. R. Buck	(Buck 2003)
M Neckeraceae	<i>Porothamnium variifoloides</i> De Sloover	<i>Porotrichum variifoloi-</i> <i>des</i> (De Sloover) Enroth	(Buck 2003)
M Pottiaceae	<i>Pseudosymblepharis circinnatula</i> (Broth. in Voeltzk.) R.H.Zander	<i>Chionoloma bombayense</i> (Müll. Hal.) P. Sollm.	(Sollman 2001)
M Calymperaceae	<i>Syrrhopodon prolifer</i> var. <i>seychellarum</i> Orbán	<i>Syrrhopodon albidus</i> ssp. <i>integrifolius</i> (E. B Bartram) L.T. Ellis	(Ellis 2005)
M Calymperaceae	<i>Syrrhopodon prolifer</i> var. <i>seychellarum</i> Orbán	<i>Syrrhopodon albidus</i> ssp. <i>integrifolius</i> (E. B Bartram) L.T. Ellis	(Ellis 2005)
M Pottiaceae	<i>Astomum borbonicum</i> Bizot & Onr.	<i>Weissia borbonica</i> (Bizot & Onr. ex Onr.) Arts	(Arts 2005)
M Dicranaceae	<i>Dicranella cardotii</i> (R.Br.Bis) Dixon	<i>Anisothecium cardotii</i> (R.Br.bis) Ochyra	(Ochyra 1998)
M Entodontaceae	<i>Entodon macropodus</i> (Hedw.) Müll.Hal.	<i>Entodon dregeanus</i> (Hornsch) Müll.Hal.	(Townsend 1991)

6. Références bibliographiques

- Arts, T.** (2005). A contribution to the bryophyte flora of Réunion (Mascarene Islands). *Systematics and Geography of Plants* **75**: 117-158.
- Bescherelle, E.** (1878). Florule bryologique de La Réunion, de Maurice, et des autres îles austro-africaines de l'Océan Indien. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique* **9**(6): 291-380.
- Bescherelle, E.** (1880). Florule bryologique de La Réunion, de Maurice et des autres îles austro-africaines de l'Océan Indien. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique* **10**(6): 233-333.
- Boullet, V.**, Ed. (2006). *Les milieux naturels - Biodiversité de La Réunion*. Saint-Denis de La Réunion, Muséum National d'Histoire Naturelle.
- Bruggeman-Nannenga, M. A.** (en cours). Notes on Fissidens.
- Cadet, T.** (1977). La végétation de l'île de La Réunion: étude phytoécologique et phytosociologique. Aix-Marseille, Aix-Marseille pp.
- Dulai, S., T. Pócs, S. Orbán, E. Lehoczki & I. Molnár** (2003). The photosynthesis-ecophysiological characterisation of an indigenous (*Cyathea glauca* Bory) and an introduced (*Psidium cattleyanum* Sabine) plant species in Réunion Island. *Acta Acad. Paed. Agriensis, Nov. Ser., Sect. Biol.* **23**: 155-162.
- Frahm, J.-P.** (2003). Manual of tropical bryology. *Tropical Bryology* **23**: 195.
- Grolle, R.** (1995). *The Hepaticae and Anthocerotae of the East African Islands. An Annotated Catalogue*. Berlin- Stuttgart, J. Cramer.
- Molnár, I., S. Orbán, T. Pócs, A. Sass-Gyarmati, E. Lehoczki & S. Dulai** (2003). Photosynthetic responses of *Mastigophora dicladus* (Brid. ex Web.) Nees ecotypes to excess light in consequence of their microhabitats in Réunion Island: a fluorescence induction study. *Acta Acad. Paed. Agriensis Sectio Botanica, Nov. Ser., Sect. Biol.* **24**: 215-233.
- O'Shea, B. J.** (2003). Checklist of the mosses of sub-Saharan Africa (version 4, 12/03). *Tropical Bryology Research Reports* **4**: 1-176.
- O'Shea, B. J.** (2006). Checklist of the mosses of sub-Saharan Africa (version 5, 12/06). *Tropical Bryology Research Reports* **6**: 1-252.
- Orbán, S.** (2003). In honour of the seventy-year-old Tamás Pócs. *Acta Botanica Hungarica* **45**(3-4): 227-258.
- Palisot de Beauvois, A. M. F. J.** (1805). *Prodrome des cinquième et sixième famille de l'aéthogamie. Les mousses. Les Lycopodes*. Paris, Fournier fils.
- Pénzesné Kónya, E.** (1997). *Iwatsukia jishibae* on lava flows. *The Bryological Times* **93**.
- Pénzesné Kónya, E., S. Orbán, I. B. Sütő & J. Varga** (2003). The process of bryophyte-lichen succession on solidified lava with different ages on the isle of Réunion *Acta Acad. Paed. Agriensis Sectio Botanica* **23**.
- Pócs, T.** (1997). The distribution and origin of the folicolous bryophyta in the Indian Ocean. *Abstracta Botanica* **21**: 123-134.
- Pócs, T.** (2006a). East African Bryophytes, XXI. Two new species of *Telaranea*, sect. *Tenuifoliae* and records on *Amazoopsis* (Lepidoziaceae) from the Indian Ocean Islands. *Acta Botanica Hungarica* **48**(1-2): 119-137.

- Pócs, T.** (2006b). East African bryophytes. Two new species, *Plagiochila artsii* and *Plagiochila hiroshiana* (Plagiochilaceae, Marchantiophyta). *Journal of The Hattori Botanical Laboratory* **100**: 333-350.
- Probst, J. M.** (1995). Inventaire préliminaire des mousses de La Réunion *Bulletin Phaethon* **2**: 97-102.
- Renauld, F.** (1897). *Prodrome de la flore bryologique de Madagascar, des Mascareignes et des Comores*.
- Staménoff, P.** (2007). Géomatique appliquée à l'analyse de la distribution des bryophytes de l'île de La Réunion : Exploitation des collections d'herbiers. Saint Denis de La Réunion, Université de La Réunion. Master II « Biodiversité et Ecosystèmes Tropicaux: 48 pp.
- Stieperaere, H.** (2000). In memoriam Theo Arts (1942-2000). *Muscillanea* **20**: 6-14.
- Tixier, P. & J. Guého** (1997). *Introduction to Mauritian Bryology a check list of mosses and liverworts*. Réduit, Mauritius, Mauritius Sugar Industry Research Institute.
- Wigginton, M. J.** (2002). Checklist and distribution of the liverworts and hornworts of sub-saharian Africa, including the East African Islands. *Tropical Bryology Research report* **3**: 1-88.
- Wigginton, M. J.** (2004). Checklist and distribution of the liverworts and hornworts of Sub-Saharan Africa, including the East African Islands (edition 2, September 2004). *Tropical Bryology Research Reports* **5**: 1-102.
- Wijk, R. V. D., W. D. Margadant & P. A. Florschütz** (1959-69). *Index Muscorum*. Utrecht, International Bureau for Plant Taxonomy and Nomenclature.

CHAPITRE III

MATÉRIELS, MÉTHODES ET STRATÉGIE D'ÉCHANTILLONNAGE SUR LES COULÉES VOLCANIQUES

1. Localisation de l'aire et des sites d'étude

1.1. Aire d'étude : L'Enclos Fouqué et Le Grand Brûlé

La zone d'étude est située au Sud Est de La Réunion, sur les pentes du Piton de La Fournaise. Depuis 5000 ans, la plupart des coulées basaltiques s'écoulent dans une zone d'effondrement ou caldeira ouverte à l'Est (Bachelery 1981) sur la mer appelée « Enclos Fouqué » qui représente une surface de 102 km². La topographie du versant Est de la caldeira présente de fortes pentes entre 10-30 % (Strasberg 1994), cette zone est nommée le « Grand Brûlé ».

En régime d'alizés, les versants « au vent » dans la zone Est de l'île, reçoivent des précipitations très abondantes liées à l'ascendance des masses d'air sur le relief (*cf.* carte des précipitations dans le Chapitre II.2).

Le Tableau 6 montre que les ressources en eau pour cette zone sont très importantes jusqu'à 1 milliard de m³ par an, cette zone se caractérise par une absence totale de ruissellement même temporaire, en raison de la microfissuration importante des roches basaltiques, le devenir de ce volume d'eau dans le sous sol est encore méconnu (Barcelo 1996).

Tableau 6 : Bilan hydrique annuel de la zone de l'Enclos Fouqué (Barcelo 1996)

Enclos Fouqué	mm	%
Précipitations	8000 - 10 800	100
Evapotranspiration	900 - 1100	8.3 - 12.6
Ruissellement	0	0
Infiltration	7000 - 10 000	87.4 - 91.7

L'humidité relative de l'air atteint de fortes valeurs à La Réunion du fait de l'environnement océanique, sur les versants du Piton de la Fournaise, l'été, le taux d'humidité relative de l'air est constamment supérieur à 95 % (Barcelo 1996).

1.2. Les sites d'étude

Le Piton de la Fournaise est probablement le volcan produisant le plus grand nombre d'éruptions par an dans le monde avec 22 éruptions entre 1998 et 2005 (Staudacher 2007). Plus de 97 % des 248 éruptions recensées entre 1640 et 2005 se sont produites à l'intérieur de l'Enclos Fouqué (Villeneuve & Bachèlery 2006).

La Figure 18 suivante recense les éruptions du Piton de La Fournaise entre 1640 et 2005 (Villeneuve & Bachèlery 2006). Elle a été obtenue en croisant les données de Stieltjes et Moutou (1989) pour la période 1640 - 1920, avec celles de Bachèlery (1999) pour la période 1920 - 1998, puis en actualisant ces deux bases de données jusqu'à l'éruption de février 2005.

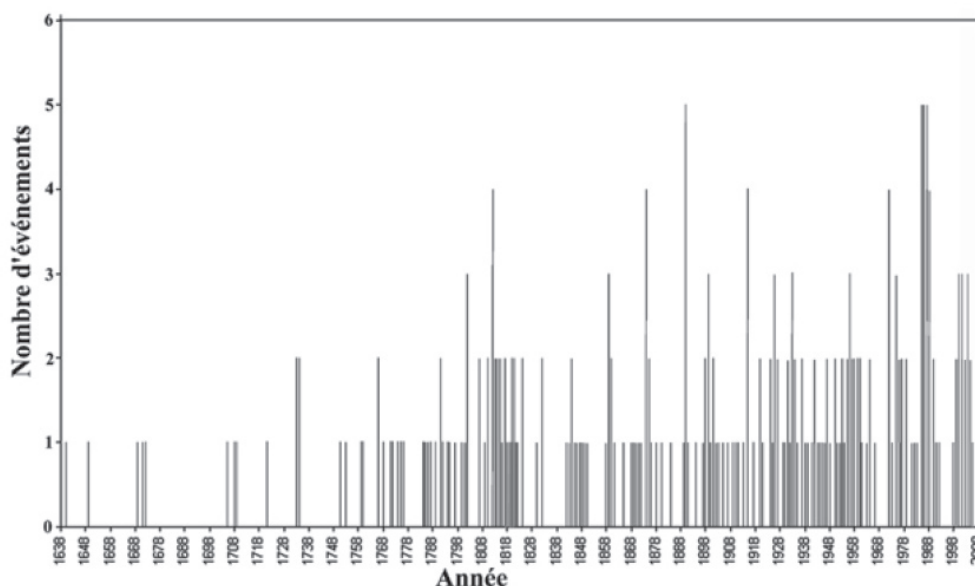


Figure 18 : Recensement des éruptions au Piton de la Fournaise entre 1640 et 2005 (Villeneuve & Bachèlery 2006)

Dans les paragraphes suivants, les éruptions sont décrites une à une dans la mesure où les données étaient disponibles. Les données issues du site Internet de l'observatoire volcanologique du Piton de la Fournaise (OVPF) sont signalées entre guillemets (<http://www.ipgp.jussieu.fr>). Les coulées étudiées sont localisées sur la commune de Saint - Philippe. Les cartes représentant les coulées ont été gracieusement fournies par l'OVPF.

1.2.1. Coulée 2004 : Eruption du 13 août 2004

« Trois fissures s'ouvrent dans le Dolomieu. Une coulée de type aa couvre la partie centrale et une coulée de type pahoehoe l'Est du cratère. Une dernière fissure de 2 km de long, entre le sommet et 2 000 m d'altitude, sur le flac Est, produit une coulée de type aa. Le 22 août, la route nationale est recouverte et le 25 août, la lave entre en contact avec la mer, formant ainsi une plateforme de 680 m de longueur et de 300 m de largeur dans l'océan».

Trois placettes ont été établies sur le bras sud de la coulée, de type mixte (aa et pahoehoe), elles sont marquées à chaque coin à la peinture rouge. En juin 2005 aucune bryophyte n'est observée sur cette lave, ni algues, mais la présence de toiles d'araignées a été notée.



Figure 19 : Coulée de lave de 2004 dans l'Enclos Fouqué : (a) Représentation cartographique de la coulée 2004, (b) Vue de la coulée 2004, (c) Lave pahoehoe

1.2.2. Coulée 2002 : Eruption du 16 novembre 2002

« Le 16 novembre à 4h34 plusieurs fissures en échelon s'ouvrent sur le flanc Est du volcan entre 1 900 et 1 600 m d'altitude, d'où s'écoule une coulée de lave dans le Grand Brûlé. Elle se trouve le lendemain matin, à 400 m d'altitude et à environ 1,7 km de la route nationale. Un cône se forme sur la fissure la plus active vers 1 600 m d'altitude, visible de la route nationale. Le 30 novembre, une nouvelle coulée dévale le Grand Brûlé. Elle traverse la route nationale (RN2) le 30 novembre vers 23 h et atteint l'océan quelques heures plus tard. Une forte activité sismique est enregistrée les jours suivants, laissant craindre l'apparition d'un cratère d'effondrement au sommet du volcan. Le 3 décembre, l'activité émissive a totalement cessé, marquant ainsi la fin de l'éruption. Le cône formé lors de cette éruption est baptisé : Piton Guanyin ».

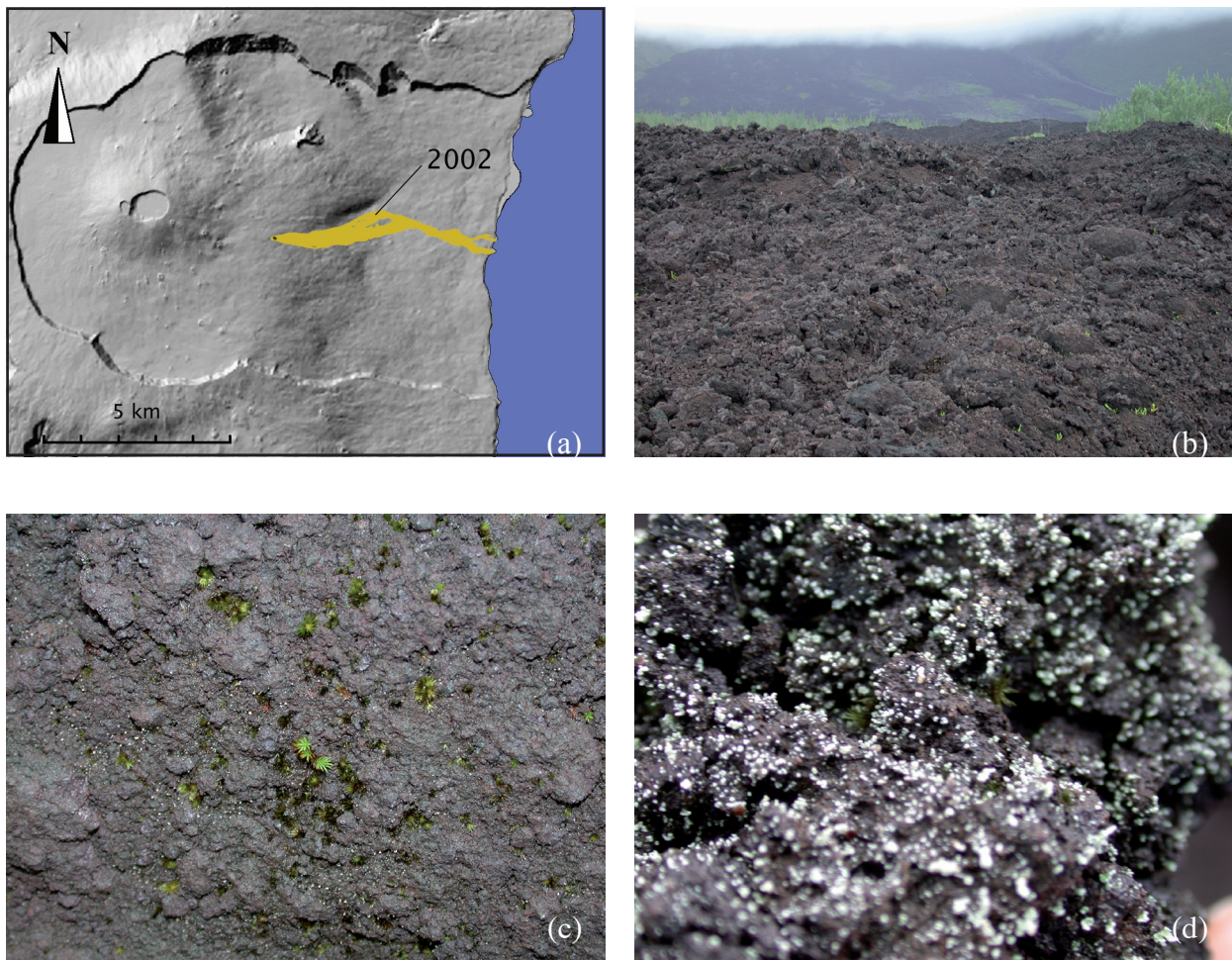


Figure 20 : Coulée 2002 : (a) Représentation cartographique de la coulée 2002, (b) Vue de la coulée, (c) Petits gamétophytes de mousses sur paroi verticale de blocs de lave (d) Points blancs des premières populations lichéniques

1.2.3. Coulée 1998 : Eruption du 9 mars 1998

« Sept fissures en échelon apparaissent sur le flanc nord entre 2 070 et 2 460 m d'altitude. Après quelques heures d'activité, seules deux fissures restent actives, formant plus tard le Piton Kapor (1) et le Cratère Maurice et Katia Krafft (2). Le 11 mars, le débit est évalué à environ 20 m³/s et jusqu'à 30 m³/s les jours suivants, la température de la lave est mesurée à 1 167°C. Une première grande coulée de type aa venant de ces fissures est arrêtée dans la Plaine des Osmondes, suivie de coulées de type pahoehoe qui recouvrent des surfaces considérables au Nord de l'Enclos Fouqué, dans la Plaine des Osmondes et dans le Grand Brûlé. Le 9 août suivent trois petites ouvertures hors Enclos dans les Hauts de Bois Blanc, néanmoins sans menacer les habitations. Soixante millions de m³ de lave sont émis par cette éruption d'une durée exceptionnelle de 6 mois et demi. »

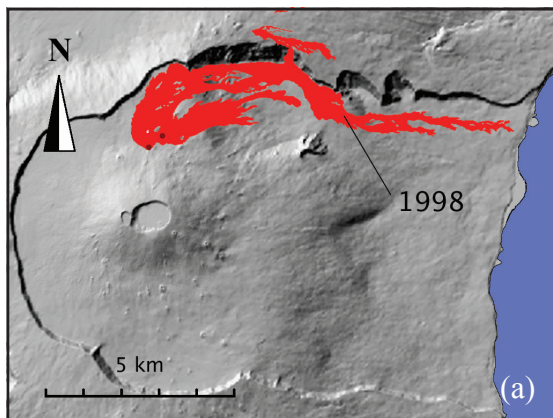


Figure 21 : Coulée 1998 (a) Représentation cartographique de la coulée 1998, (b) Vue de la coulée, (c) Présence de la fougère *Nephrolepis abrupta* (Bory) Mett. dans les fissures des blocs de lave

En 2005, sur la coulée 1998, la végétation supérieure est très clairsemée, les espèces pion-

nières *Agarista salicifolia* (Comm.ex Lam.) G. Don (Ericaceae) sont à un stade juvénile dont la taille ne dépasse pas 30 cm de haut. On note la présence de *Boehmeria penduliflora* Wedd. ex D.G. Long, considérée comme une espèce invasive à La Réunion. La fougère *Nephrolepis abrupta* (Bory) Mett. se situe principalement dans les fissures du basalte comme le montre la Figure 21c.

1.2.4. Coulée 1986 : Eruption du 17 mars 1986

Le 17 mars 1986 une éruption fissurale a eu lieu hors enclos, ce fut le premier évènement éruptif hors Enclos Fouqué surveillé par l'Observatoire volcanologique du Piton de la Fournaise. Entre le 19 mars et le 1^{er} avril, trois fissures ont émis à des altitudes décroissantes entre 12 à 15.10⁶ m³ de basaltes à olivine (Delorme *et al.* 1989).

En 2005, cette coulée est principalement recouverte de lichen *Stereocaulon vulcani* (Bory) Ach. clairsemée entre les blocs de la fougère *Nephrolepis abrupta* (Bory) Mett..

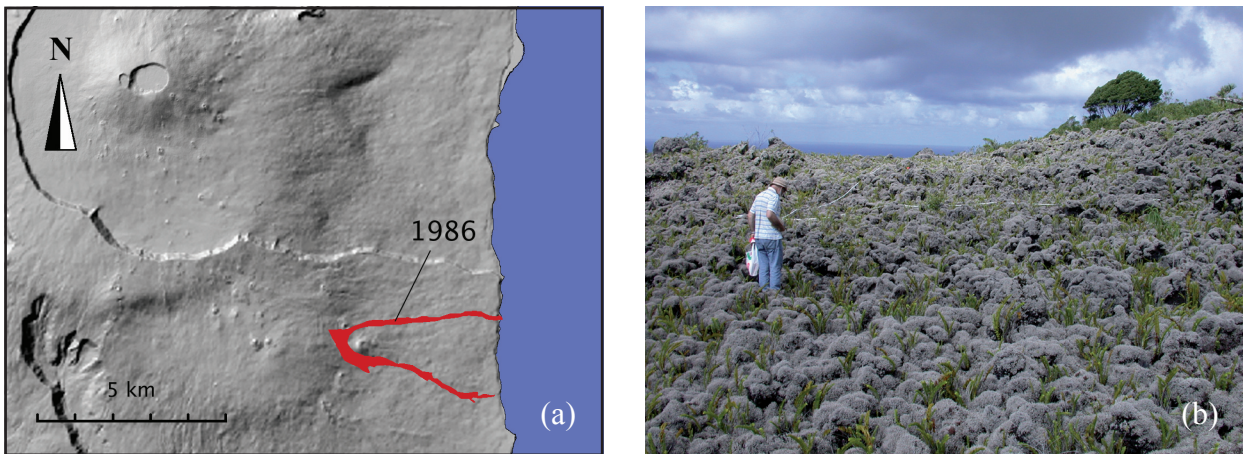


Figure 22 : Coulée 1986 : (a) Représentation cartographique de la coulée 1986, (b) Vue de la coulée, recouvrement lichénique total des blocs de basalte

1.2.5. Coulée 1899

Les premières archives sur l'activité du volcan sont fournies par les marins, elles datent de 1644, soit à peine 340 ans d'activité historique. Les recherches d'archives menées depuis 1980 font apparaître près de 200 événements répertoriés. Cette coulée est reportée par Stieltjes (1986) dans son inventaire des coulées historiques du Piton de La Fournaise, elle se situe à proximité des kipukas étudiés près de l'endroit connu sous le nom de « Symbiose oiseaux volcan ».

En 2005 cette coulée est densément recouverte par la fougère *Dicranopteris linearis* (Burm.f) Underw. pouvant atteindre 2 m de haut d'où émergent quelques arbres dispersés : *Agarista salicifolia* (Comm.ex Lam.) G. Don, *Doratoxylon apetalum* (Poiret) Redlk., *Antirhea borbonica* Gmel. et *Aphloia theiformis* (Vahl.) Benn.

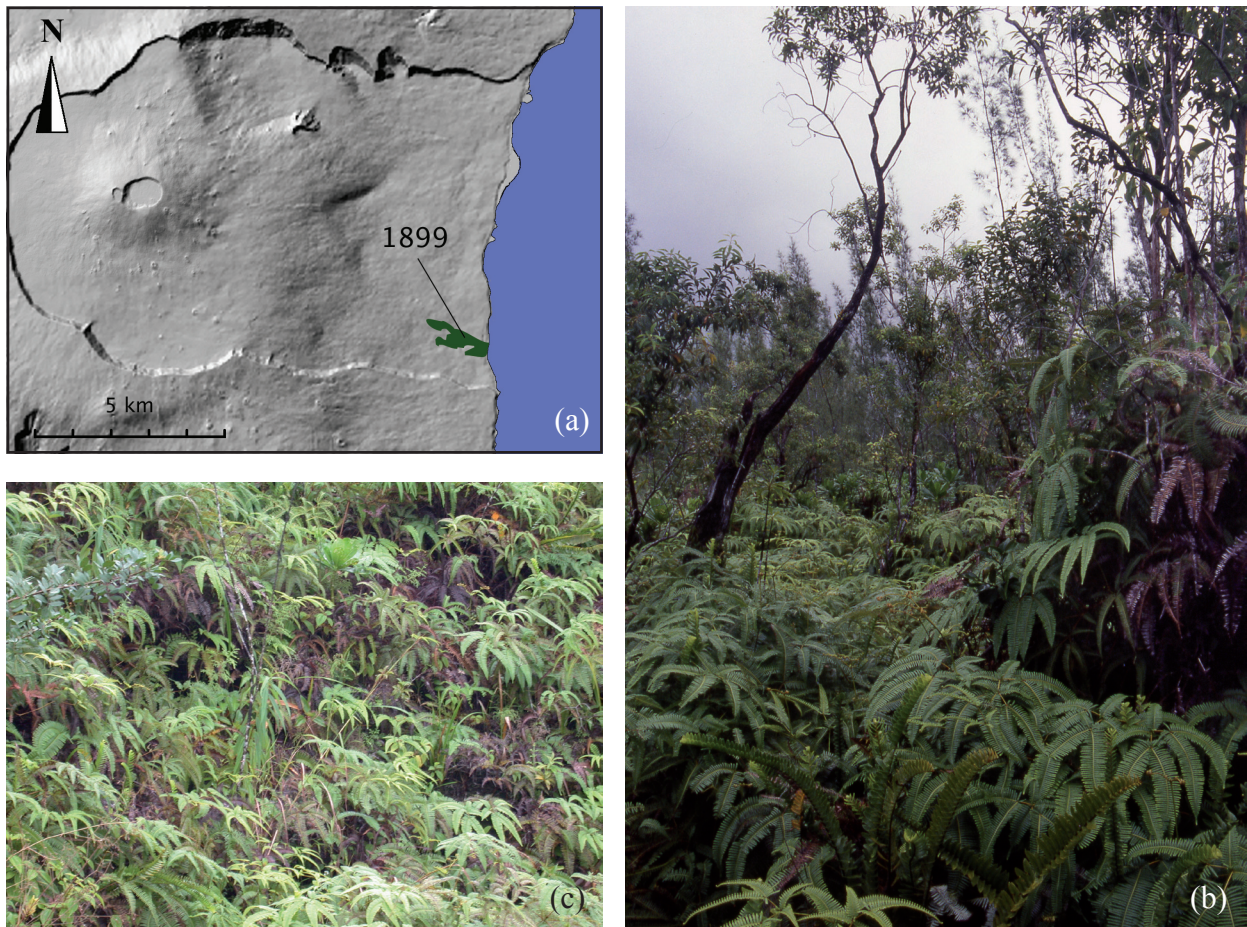


Figure 23 : Coulée 1899 (a) Représentation cartographique de la coulée 1899, (b) Vue de la coulée, (c) Fourrés denses de la fougère *Dicranopteris linearis* (Burm.f) Underw. d'où émergent *Agarista salicifolia* (Comm.ex Lam) G. Don

1.2.6. Coulée 1700

Il s'agit de coulées anciennes qui ont été épargnées par les coulées plus récentes et sur lesquelles une sylvoceenose s'est développée. C'est une situation exceptionnelle qui représente un champ de référence tout à fait intéressant pour estimer des phases plus matures de la colonisation végétale dans un contexte aussi changeant.

Le kipuka, est un terme hawaïen désignant des lambeaux de forêts préservés des coulées de lave. Ces kipukas constituent dans notre étude le stade forestier de la succession végétale. Pour cela, trois kipukas ont été choisis, que Stieltjes (1986) estime de même âge, sur chacun d'eux une placette de 10 x 10 m a été établie. Ces coulées boisées et historiques ne sont pas datées précisément, mais la structure et la composition de la végétation ont été estimées par comparaison aux coulées hors enclos disponibles : Coulée du quai de Marie 1800, Coulée de la Pointe de la Table 1776, Coulée du Tremblet 1774, Coulée du petit Brûlé de Sainte-Rose 1708 et la Coulée de Mare Longue 1500. Ainsi nous avons estimé un âge approximatif de 1700 pour ces kipukas. Sans présence de charbon pour effectuer des datations au ^{14}C , ni d'observations reportées dans la littérature il est difficile de dater les coulées du XVII^e et XVIII^e siècle. Des méthodes de composition de strontium isotopique et du ratio potassium rubidium ont été utilisées pour dater des laves de l'archipel des Mascareignes (McDougall & Campston 1965), mais celles-ci ont des incertitudes de 15000 ans, donc cette technique n'est pas adaptée pour une échelle de temps de la centaine d'années. En Annexe B nous proposons une méthode biométrique pour estimer l'âge des coulées anciennes à l'aide d'un arbre pionnier indigène, présent dans les premiers stades de succession et également dans les stades forestiers : *Agarista salicifolia* de la famille des Ericaceae. Cet arbre pionnier indicateur des stades de succession des coulées (Strasberg 1994), est présent sénescant dans les stades forestiers mais ne se régénère plus. Ainsi la régression établie entre le diamètre (pris à 1.3 mètres depuis la base du tronc) des *A. salicifolia* et l'âge des coulées est linéaire et fortement corrélée ($R^2=0.94$, $p < 0.0001$). En utilisant l'équation linéaire de régression, à partir des diamètres d' *A. salicifolia* mesurés sur les kipukas de notre étude, on estimerait la date de cette coulée à 1657. En attendant de valider cette méthode, nous utiliserons la date approximative de 1700 pour l'âge de ces kipukas.

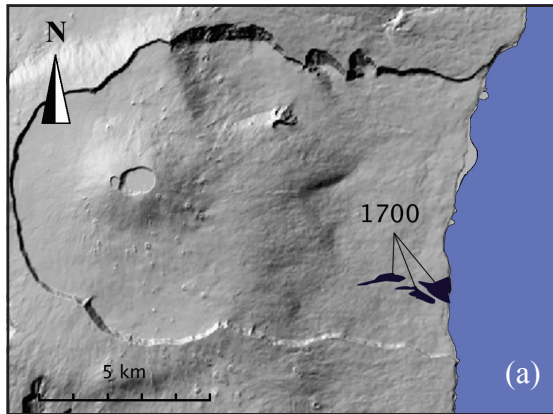


Figure 24 : Coulée 1700 : (a) Représentation cartographique de la coulée 1700, (b) Vue du sous-bois d'un kipuka, (c) Vue de la coulée, (crédit photographique : Bardat)

La localisation des placettes de notre d'étude sur ces coulées est reportée dans le tableau suivant. Les données GPS (Garmin 75) ont été prises à l'angle droit Est de chaque placette (Tableau 7). Les trois types de lave sont indiqués dans ce tableau :

- les laves **pahoehoe** formant des coulées de lave lisse, cela se produisant pour des laves à hautes température et pour des vitesses d'écoulement élevée accentuée par la pente (Stieltjes 1986)
- les laves **aa** ou laves en gratons sont constituées par des fragments scoriacés peu soudés les uns aux autres, la viscosité de la lave l'ayant fait se briser lors de son écoulement ; l'échappement des gaz projette des gouttelettes de lave, donnant une texture scoriacée à chaque bloc de fragment. Cette surface ne permet qu'une progression à pied difficile, voire dangereuse du fait de l'instabilité des blocs, leur friabilité, et le tranchant de leurs aspérités

- des coulées mixtes combinant les laves pahoehoe et aa sont courantes dans l'Enclos Fouqué

Tableau 7 : Localisation des placettes le long de la chronoséquence (NA : données non disponibles), A1, B1, C1 et D1 représentent les placettes du gradient altitudinal

	Plot	Alt. (m)	Latitude	Longitude	Quadrats	Type de lave
(1) Coulée 2004	Plot A	145	S 21° 14,417'	E 55° 47,853'	5, 18, 20	pahoehoe
	Plot B	145	S 21 ° 12,710'	E 55° 47,842'	6, 21, 17	pahoehoe
	Plot C	145	S 21°14,429'	E 55°47,850'	2, 12, 20	aa/pahoehoe
(2) Coulée 2002	Plot A	120	S 21° 15,062'	E 55° 47,699'	5, 15, 17	aa
	Plot B	145	S 21 ° 15,068'	E 55° 47,682'	10, 12, 25	aa
	Plot C	145	S 21°15,061'	E 55°47,671'	8, 25, 24	aa
(3) Coulée 1998	Plot A	145	S 21° 13, 338'	E 55°48,278'	2, 16, 20	pahoehoe
	Plot B	135	S 21° 13, 333'	E 55° 48,256'	3, 5, 25	pahoehoe
	Plot C	145	S 21° 13,318	E 55° 48, 240'	8, 15, 22	pahoehoe
(4) Coulée 1986	Plot A et D1	240	S 21° 19, 095'	E 55°47, 683	6, 8, 19	aa
	Plot B	230	S 21° 19,103'	E 55° 47,684'	5, 11, 20	aa
	Plot C	225	S 21° 19,111'	E 55° 47,683'	9, 20, 23	aa
	Plot A1	850	S 21° 18,691'	E 55°46,946'	-	aa
	Plot B1	650	S 21° 18,810'	E 55°46,965'	-	aa
	Plot C1	450	S 21°18,772'	E 55° 46, 412'	-	aa
(5) Coulée 1899	Plot A	205	S 21° 16,673'	E 55° 47,485'	1, 4, 17	aa
	Plot B	245	S 21°16,670'	E 55° 47, 487'	1, 24, 17	aa
	Plot C	190	S 21°16, 668'	E 55° 47,490'	21, 23, 25	aa
(6) Coulée 1700	Plot A	220	NA	NA	8, 11, 23	pahoehoe/aa
	Plot B	160	NA	NA	5, 12, 25	pahoehoe
	Plot C	200	S 21° 16,531'	E 55° 47,533'	3,4, 18	aa

2. Stratégie d'échantillonnage et protocole de récolte des échantillons

Afin de disposer d'une bryodiversité aussi complète que possible nous avons identifié un maximum de supports susceptibles d'accueillir ces espèces. Ces supports appartiennent à trois grands groupes de compartiments écologiques :

- le substrat minéral
- le substrat organique
- le substrat végétal quelque soit sa nature et son état de dégradation

Tous les microhabitats appartenant à ces compartiments écologiques et accueillant les bryophytes ont été explorés et collectés. Pour chaque coulée, le protocole mis en place a été similaire. L'observation des bryophytes se faisant à une échelle différente des plantes vasculaires, des microplots de 50 cm² ont été définis et dans lesquels la totalité des populations bryologiques a été prélevée. Les inventaires des plantes vasculaires ont été effectués à la fois dans la placette de 10 x 10 m et dans les quadrats de 2 x 2 m.

Etude de la succession des bryophytes le long d'une chronoséquence de coulées de lave

Des placettes de 10 x 10 m, espacée d'environ 40 m, ont été positionnées sur chaque coulée entre 100 et 250 m en amont de la route nationale, afin de s'abstraire de l'effet « route », qui est source de l'arrivée facilitée des espèces. Il est à noter que la largeur des coulées du Piton de la Fournaise est peu élevée de l'ordre de la centaine de mètres par comparaison à Hawaii où elles peuvent atteindre des largeurs de plusieurs km (Drake & Mueller-Dombois 1993). Nous pensions pouvoir aligner les trois placettes dans la largeur de la coulée mais il nous a fallu parfois les décaler afin d'éviter les effets de bordure liés à la présence d'autres coulées d'âge différent. Nous nous sommes contraints à éloigner les placettes d'au moins 25 m de ces bordures.

Ces placettes ont été divisées en 25 quadrats de 2 x 2 m, un tirage au sort a été réalisé afin de choisir 3 quadrats de 4 m² au sein de chaque placette. A l'intérieur de ces quadrats, 3 relevés ou

microplots de 50 cm² de bryophytes ont été effectués pour chaque microhabitat de chaque compartiment écologique, minéral, organique et végétal (Figure 25).

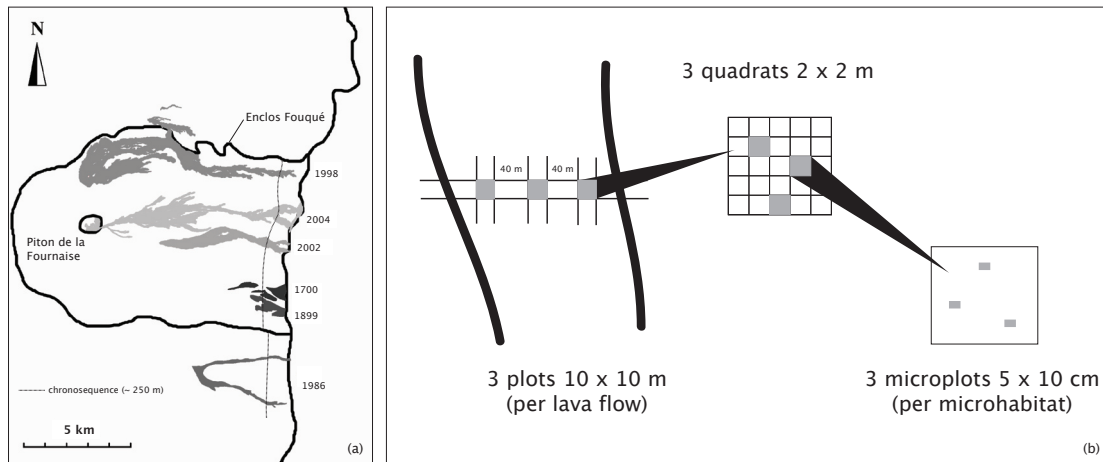


Figure 25 : Site d'étude (a) chronoséquence de 6 coulées de lave, (b) schéma du protocole d'échantillonnage

Etude de la diversité des bryophytes le long d'un gradient altitudinal

Cette étude a été réalisée sur le bras sud de la coulée 1986 (Figure 26). Cette coulée est issue d'une fissure à l'extérieur de l'enclos Fouqué, vers 900 m d'altitude et qui s'est arrêtée 700 m plus bas en formant deux bras. Quatre placettes de 10 x 10 m ont été établies entre 250 et 850 m d'altitude selon un pas altitudinal de 200 m (250, 450, 650 et 850 m).

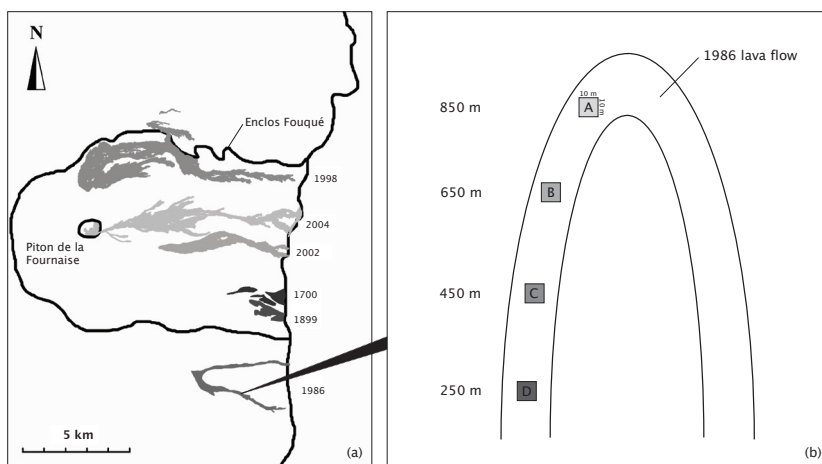


Figure 26 : Schéma du protocole de terrain pour le gradient altitudinal sur la coulée hors enclos de 1986

Sur chaque placette, en raison du faible nombre de microhabitat favorable aux bryophytes, lié au fort recouvrement au sol (90 - 100 %) du lichen *Stereocaulon vulcani* et l'abondance des fougères entre les blocs de lave en grâton, le compartiment minéral (surface du basalte) et végétal (*Nephrolepis abrupta* et *Blechnum tabulare*, ont été explorés.

Le travail de terrain concernant l'étude de la succession des bryophytes a été réalisé en juin 2005, avec l'aide de Jacques Bardat (Muséum National d'Histoire Naturelle) et de Dominique Strasberg (Université de La Réunion), et en novembre 2005 pour l'étude portant sur la diversité des bryophytes le long d'un gradient altitudinal avec la collaboration de Min Chuah-Petiot (Université de Nairobi).

2.1. Les relevés

Etude de la succession des bryophytes le long d'une chronoséquence de coulées de lave

Un total de 940 échantillons de 50 cm² a été récolté au cours de ce travail, 792 échantillons pour la succession sur neuf coulées de lave du Piton de la Fournaise (2004, 2002, 1998, 1986, 1976, 1943, 1899, ~ 1700 et 1500) et 148 échantillons pour l'étude du gradient altitudinal. Finalement 6 coulées sur neuf (2004¹, 2002, 1998, 1986, 1899 et ~ 1700) représentant 409 échantillons ont pu être étudiées.

Le choix des six coulées pour l'étude de la dynamique de la végétation bryophytique a été fait en fonction de leur forte dissimilarité les unes aux autres. Les coulées 1976 et 1943 constituent des phases intermédiaires trop proches temporellement. Nous avons cherché à obtenir des pas de temps croissants suffisamment conséquents pour couvrir, avec un minimum de coulées, l'ensemble de la succession jusqu'à un stade forestier avancé (1700).

On outre le nombre très important d'identification à réaliser nous a aussi obligé à laisser de côté la phase la plus ancienne (forêt de Mare Longue, 1500). Le temps nécessaire à la totalité de ces identifications aurait largement dépassé les délais que nous nous étions fixés pour cela. Au final ce sont 557 microplots de 50 cm² qui ont été totalement inventoriés.

¹ La coulée 2004 n'ayant fourni aucune récolte de bryophytes, celle-ci ne rentre pas directement dans notre analyse de succession, mais elle néanmoins demeure le point de départ du processus de succession.

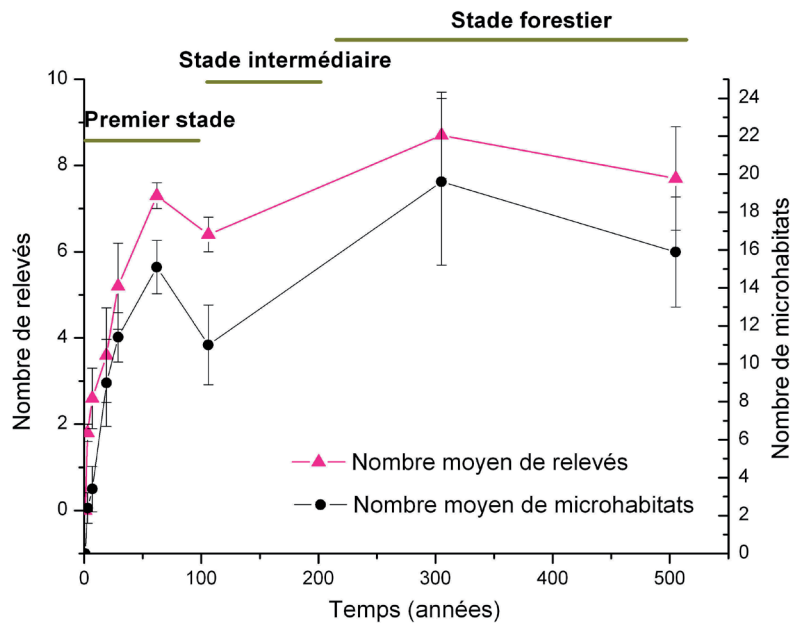


Figure 27 : Nombre de compartiments observés occupés et nombre d'échantillons récoltés de bryophytes selon un gradient de laves (~ 504 ans)²

Au total c'est dans vingt trois microhabitats que des bryophytes ont été récoltées (Tableau 8). Les microhabitats B1 et C6 n'ont pas fait l'objet d'aucune récolte de bryophytes le long de la chronoséquence.

Etude de la diversité des bryophytes le long d'un gradient altitudinal sur la coulée 1986

Ainsi à chaque niveau altitudinal, 5 relevés de râchis de fougères de *Nephrolepis abrupta*, de *Blechnum tabulare* et 5 relevés sur le sol ont été effectués par quadrat de 2 x 2 m.

Toutes les bryophytes présentes dans le relevé ont été identifiées au rang spécifique, lorsque cela a été possible.

En parallèle des relevés de ptéridophytes et d'angiospermes jusqu'au rang spécifique ont été réalisés par Dominique Strasberg dans les placettes de 100 m² et dans les quadrats de 4 m². Ce travail a nécessité aucun prélèvement d'herbier pour les plantes vasculaires.

² Sont reportées dans ce graphe toutes les coulées échantillonnées, seuls les résultats de 2002, 1998, 1986, 1899 et 1700 seront présentés au cours de ce travail

Tableau 8 : Liste des microhabitats pour chaque compartiment écologique prélevé et répartition de la fréquence d'occupation de ces microhabitats par les bryophytes

Substrat minéral (A)			Nombre total de relevés
A1	Blocs	sommet de bloc	11
A2		paroi de bloc	26
A3		sous bloc	37
A4	Laves	sur lave plissée	12
A5		sur lave en graton	31
A6	Anfractuosité	crevasse	5
A7		microcavités - micro-fissures	20
Substrat organique (B)			Nombre total de relevés
B1		base terreuse	0
B2		base humifère	8
Substrat végétal (C)			Nombre total de relevés
C1	Troncs	H = 0 - 50 cm	39
C2		H = 50 - 100 cm	32
C3		H = 100 - 200 cm	28
C4	Bois pourrissant	surface supérieure	24
C5		paroi verticale	10
C6		surface inférieure	0
C7	Bois pourrissants sur pied	partie sommitale	5
C8		tronc	5
C9		base	1
C10	Epiphylls	rachis de fougères	39
C11		frondes	16
C12		feuilles des végétaux ligneux	11
C13	Branches	commissures	3
C14		branches et rameaux	12
C15	Débris végétaux non ligneux	pourrissants, au sol	27
C16	Débris végétaux ligneux	pourrissants, au sol	7
Total			409

2.2. Echantillonnage

2.2.1. Succession des bryophytes sur les coulées de lave

Les spécimens collectés ont été reportés avec un numéro de récolte :

- 4 chiffres ou deux lettres: l'âge de la coulée (2004, 2002, 1998, 1986, 1900 ou KIP³)
- 1 lettre : la placette de 10 x 10 m (A, B ou C)
- 1 chiffre compris en 1 à 25 pour le numéro du quadrat
- 1 chiffre suivi d'un numéro : représentant le microhabitat
- La lettre R suivi d'un chiffre compris entre 0 et 3 relevés indiquant le numéro du relevé en fonction de la présence de l'échantillon.

Exemple : 1900C23C15R3

2.2.2. Etude de la diversité des bryophytes le long d'un gradient altitudinal sur la coulée 1986

- 1 lettre : la placette de 10 x 10 m (A1 = 850 m, B1 = 650 m, C1 = 450 m et D1 = 250 m)
- 1 lettre (A, B, C) pour le quadrat
- 1 lettre et un chiffre pour indiquer le microhabitat : A1= sol, B1=rachis de la fougère *Blechnum tabulare*, B2= rachis de la fougère *Nephrolepis abrupta*
- La lettre R suivi d'un chiffre compris entre 0 et 5 relevés indiquant le numéro du relevé en fonction de la présence de l'échantillon

Exemple : A1AA1R1

Après récolte, les spécimens ont été déshydratés à l'air libre et ont été mis en pochettes d'herbier puis rangés dans des tiroirs en carton et classés par placette sur chaque coulée. La méthodologie de préparation des enveloppes d'herbier pour les échantillons de bryophytes est décrite dans la Figure 28.

³ KIP : pour Kipuka

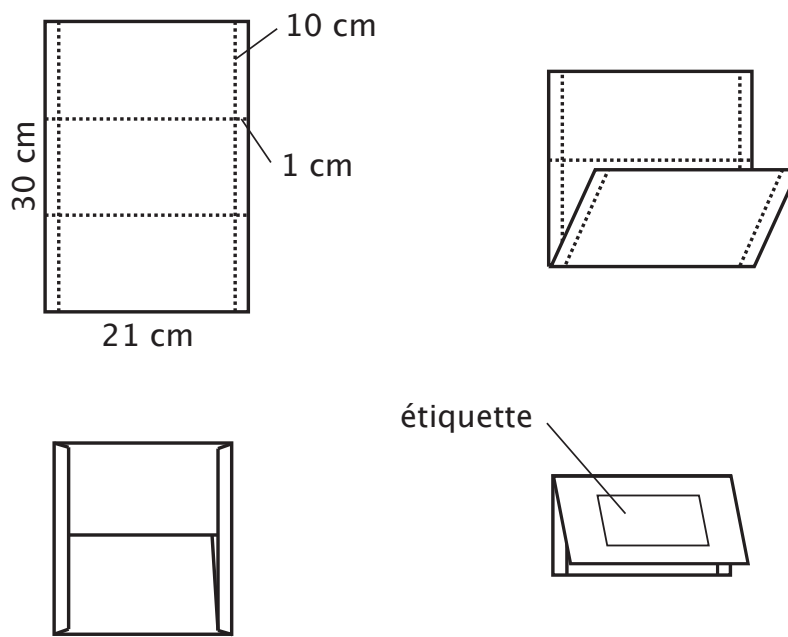


Figure 28 : Méthodologie du pliage des pochettes d'herbier de bryophytes

3. L'identification des spécimens

Le tri des échantillons de 50 cm² de bryophytes a été la partie la plus fastidieuse de ce travail, qui a été réalisée avec l'aide de P. Staménoff (vacataire, 6 mois). Ainsi la méthodologie appliquée face à ce grand nombre d'échantillons récoltés, a consisté à diviser l'échantillon principal en différentes pochettes par genre, ces pochettes secondaires ont en commun le numéro de récoltes toujours attachées à l'échantillon initial par un élastique dans chaque tiroir associé (coulée, plaque) de récolte. Chaque pochette d'herbier secondaire possède des brins de l'échantillon initial où est inscrit le numéro de récolte, ce sont ces spécimens homogènes et bien distingués du reste des échantillons qui serviront aux identifications.

L'utilisation d'une loupe de terrain (4x + 6x), permet d'observer les bryophytes sur le terrain, pour un œil avisé, il sera possible de reconnaître la famille. Au laboratoire, à la loupe binoculaire il est possible de déterminer la famille et le genre à partir des clés existantes, le microscope permettra ensuite d'observer les caractères des feuilles, cellules et également la coupe des différentes parties de la plante.

L'identification des échantillons suit une méthodologie explicitée dans les Figures 29, 30 et 31 respectivement pour les mousses, hépatiques et anthocérotes, les caractères à observer diffèrent pour ces 3 groupes de bryophytes. Ainsi pour chaque spécimen reporté dans cette étude ces différentes méthodologies ont été réalisées.

L'identification des espèces a pu être possible grâce à différents moyens :

- **les clés d'identification** en Afrique : pour les hépatiques (Wigginton 2004b), pour les mousses pleurocarpes (à sporophyte latéral à partir d'un bourgeon périchétial) la clé de Petit (1978) peut être utilisée, qui est également sur Internet, sur le site du Tropical Bryological Group (http://www.nhm.ac.uk/hosted_sites/bbstbg/)
- les flores disponibles dans cette zone géographique utiles aux identifications des spécimens de La Réunion sont : la flore des bryophytes d'Afrique du Sud (Sim 1926), les fascicules de la Flore d'Afrique du Sud (Magill 1981, 1987; Magill & van Rooy 1998; Perold 1999), la flore des mousses et hépatiques du Kenya (Chuah-Petiot 2001). Les hépatiques ont été identifiées à l'aide de la flore de Jones (Wigginton 2004b) qui rassemble une grande partie des travaux

de cet auteur en Afrique

- des échantillons de référence ont été demandés en prêt pour étude et comparaison avec des échantillons locaux, notamment *Bryum erythrocaulon* (Référence du prêt : B 06 017) à l'herbier de bryologie, du Muséum National d'Histoire Naturelle
- la reconnaissance des genres et des espèces a été fortement facilitée par la base de données photos des espèces (plantes entières, pièces anatomiques ciblées) présentes à La Réunion réalisée par J. Bardat, qui a été initiée à partir de la mise au point de la liste des espèces de La Réunion (Ah-Peng & Bardat 2005) et des spécimens de référence de l'herbier du Muséum National d'Histoire Naturelle. Cette base d'imagerie des bryophytes de La Réunion compte actuellement plus de 5000 photos : hépatiques (1419), mousses (3600), et anthocérotes (50). Elle permettra dans un avenir proche d'illustrer la future flore des bryophytes de La Réunion réalisées par J. Bardat et l'auteur
- par ailleurs de multiples experts internationaux ont été sollicités pour l'identification de taxons difficiles, L. Ellis (Calymperaceae ssp.), C. La Farge (Leucoloma ssp.), Brian O'Shea (Sematophyllaceae), Ida Bruggemann-Nannenga (Fissidentaceae)
- J.-P. Frahm a identifié l'espèce de *Campylopus* des stades jeunes de laves, comme étant *Campylopus aureonitens*, qui jusque là était identifié comme *Campylopus julaceus* ssp. *arbogastii* reporté par Cadet (1977). Il a confirmé l'identité de *Campylopus lonchoclados* qui est le synonyme de *Campylopus aureonitens*: « The sterile plants are very typical with the very long hyaline points and outward curved leaves. The species is known from Réunion and also as a colonist of lava flows. It has Thysanomitrium sporophytes and the typical transverse section with 3 celled lamellae and ventral steroids » (com. pers. J.-P. Frahm, le 8 mai 2006).

Parmi les genres difficiles auxquels j'ai été confrontés au cours de ce travail le genre *Ceratolejeunea* (9 espèces sur les coulées de laves), a nécessité la réalisation d'une clé d'identification (Clé provisoire du genre *Ceratolejeunea* à La Réunion, J. Bardat, Annexe C) qui a facilité grandement les identifications, mais une révision taxonomique et l'étude des spécimens type est à envisager, en raison du faible nombre de caractères distinguant des espèces et la forte ressemblance entre les taxons. Selon Gregorio Dauphin (Costa Rica), les espèces de *Ceratolejeunea* retrouvées



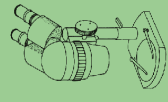

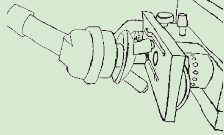
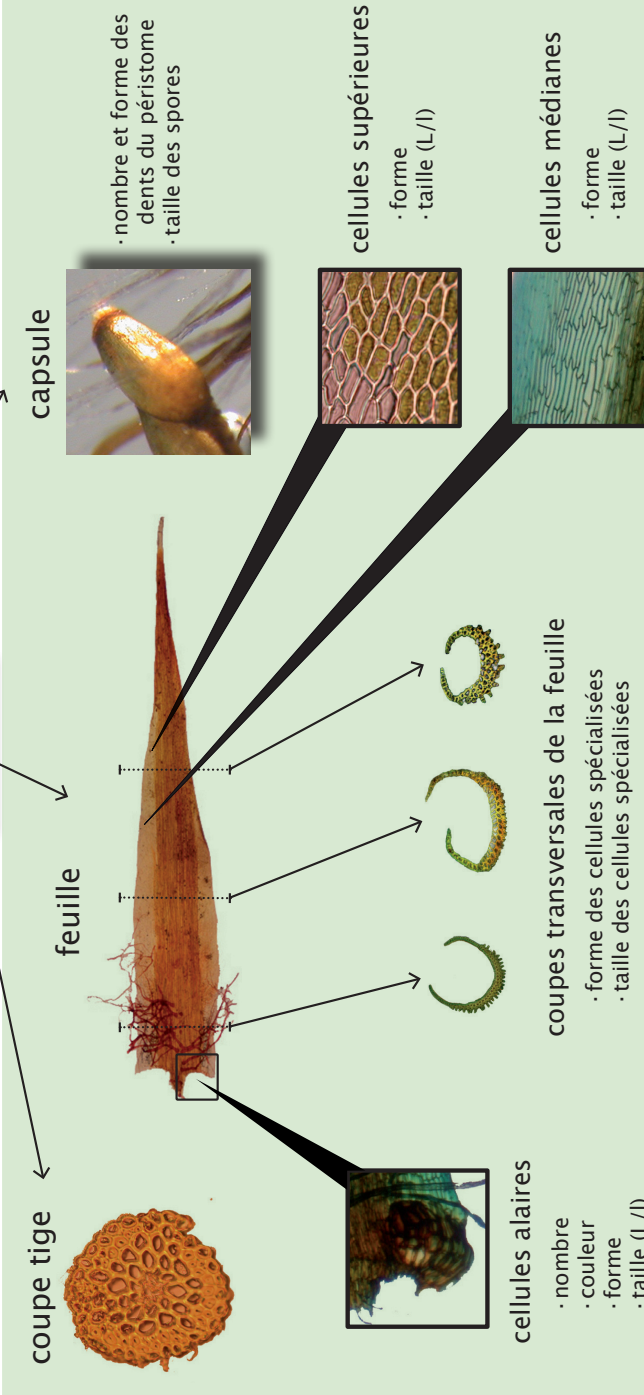
<p>loupe de terrain</p> 	<p>Famille</p>	<h1>Mousses</h1> 	
<p>binoculaire</p> 	<p>Genre</p>		
<p>microscope</p> 	<p>Espèce</p>	 <p>coupe tige</p> <p>feuille</p> <p>capsule</p> <ul style="list-style-type: none"> · nombre et forme des dents du péristome · taille des spores <p>cellules alaires</p> <ul style="list-style-type: none"> · nombre · couleur · forme · taille (L/l) <p>coupes transversales de la feuille</p> <ul style="list-style-type: none"> · forme des cellules spécialisées · taille des cellules spécialisées <p>cellules supérieures</p> <ul style="list-style-type: none"> · forme · taille (L/l) <p>cellules médianes</p> <ul style="list-style-type: none"> · forme · taille (L/l) 	

Figure 29 : Séquence d'identification des mousses, *Campylopus aureonitens* (Müll.Hal) A. Jaeger




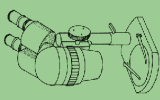

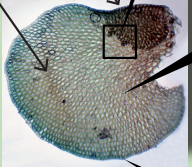

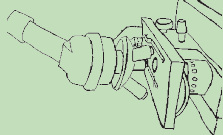
 loupe de terrain	Famille	 Hépatiques à feuille	 Hépatiques à thalle
binoculaire 	Genre	 amphigastre forme  lobe lobe lobule cellule ocelle cellules medianes du lobe forme et taille des ocelles	 thalle largeur du thalle nombre de cellule de la nervure largeur du poil de la marge coupe transversale du thalle cellules du thalle forme taille (L/l)
microscope 	Espèce	cellule de la marge du lobe lobule taille de la dent nombre de cellules formant la dent position des dents sur l'apex du Lobule	cellule de la marge du lobe lobule taille de la dent nombre de cellules formant la dent position des dents sur l'apex du Lobule

Figure 30 : Séquence d'identification des hépatiques à feuille, *Acrolejeunea emergens* (Mitt.) Steph. et à thalle, *Metzgeria furcata* (L.) Dumort

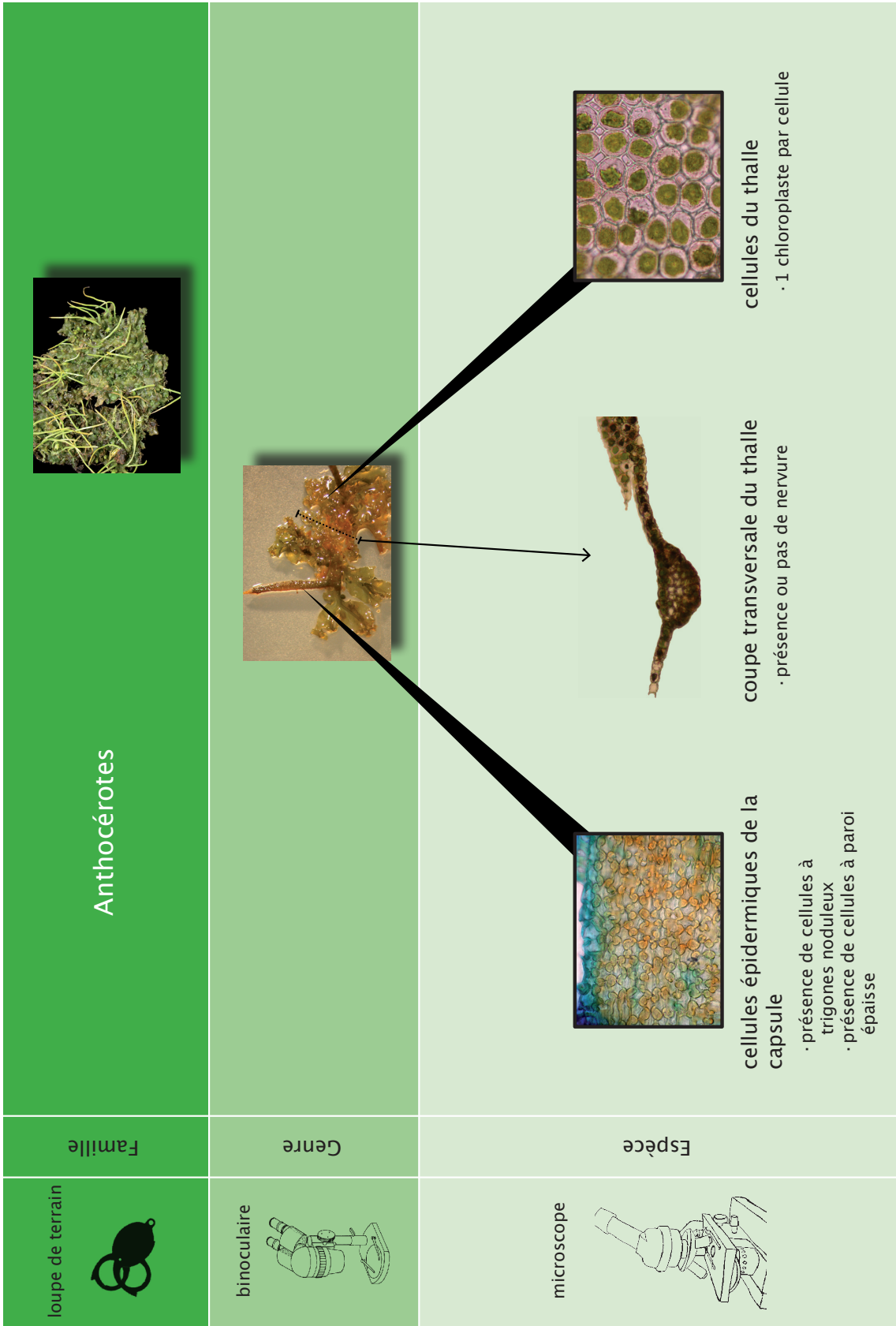


Figure 31 : Séquence d'identification des anthocérotes, *Dendroceros borbonicus* Steph. (Crédit photographique : Ah-Peng et Bardat)

sur les coulées (*C. zenkeri*, *C. calabariensis*...) appartiendrait au *Ceratolejeunea* complexe *cornuta*, mais des études plus approfondies doivent être menées désormais pour mieux cerner le rang taxonomique de ces espèces.

Tableau 9 : Références disponibles pour l'identification de taxons difficiles ; les versions définitives de clés de Bardat seront intégrées dans la future flore des hépatiques de La Réunion, les clés provisoires ont ici été utilisées et testées sur du matériel frais (Annexe C)

	Taxon	Références
Mousses	<i>Callicostella</i>	(Demaret 1952)
	<i>Campylopus</i>	(Frahm 1985)
	<i>Leucoloma</i>	(La Farge 2002)
	<i>Leucophanes</i>	(Salazar Allen 1993)
	<i>Acrolejeunea</i>	(Gradstein 1975)
	<i>Bazzania</i>	(Jones 1975; Onraedt 1977; Pócs 1994)
Hépatiques	<i>Calypogeia</i>	(Bischler 1970)
	<i>Ceratolejeunea</i>	Bardat 2006 (Annexe C)
	<i>Cheilolejeunea</i>	(Jones 1954)
	<i>Cololejeunea</i>	(Tixier 1985)
	<i>Colura</i>	(Jovet-Ast 1953)
	<i>Frullania</i>	(Vanden Berghen 1976)
	<i>Lejeunea</i>	(Jones 1967, 1968, 1972)
	<i>Lopholejeunea</i>	(Vanden Berghen 1950)
	<i>Plagiochila</i>	(Jones 1962)
	<i>Radula</i>	Bardat 2007 (Annexe C)
	<i>Riccardia</i>	Bardat 2006 (Annexe C)

Les relevés bryophytiques ont été étudiés selon la méthode de Braun Blanquet (1964) :

Tableau 10 : Les coefficients d'abondance-dominance (CAD) et l'échelle d'estimation de recouvrement des bryophytes avec le pourcentage de recouvrement et le pourcentage de recouvrement moyen. La fonction `vegtrans ()` du package `labdsv` sous **R** a été utilisée pour convertir les données de classe en données quantitatives de pourcentage de recouvrement moyen

Coefficient d'Abondance-Dominance (CAD)	Pourcentage de recouvrement (%)	Pourcentage de recouvrement moyen (%)
i	un gamétophyte /un sporophyte	0.5
+	1 - 5	3
1	5 - 25	15
2	25 - 50	37.5
3	50 - 75	62.5
4	75 - 95	85

Les spécimens de bryophytes sont déposés à l'herbier universitaire de La Réunion (REU) ainsi que des duplicata d'échantillons envoyés aux experts considérés comme « gift for det ». La nomenclature des plantes vasculaires suit celle de Bosser *et al.* (1976). Pour les bryophytes la référence nomenclaturale suit, pour les hépatiques et anthocérotes (Wigginton 2004a) et pour les mousses (O'Shea 2006).

Les méthodes d'analyses statistiques utilisées dans ce travail sont détaillées dans chaque article.

4. Références bibliographiques

- Ah-Peng, C. & J. Bardat** (2005). Check list of the bryophytes of Réunion Island (France). *Tropical Bryology* **26**: 89-118.
- Bachèlery, P.** (1981). Le Piton de la Fournaise (Ile de la Réunion) : Etude volcanologique structurale et pédologique Clermont-Ferrand, Université de Clermont-Ferrand II.
- Bachèlery, P.** (1999). Le fonctionnement des volcans boucliers. Exemple des volcans de La Réunion et de La Grande Comores. *Laboratoire de Géosciences*. Saint-Denis, Université de la Réunion. Habilitation à Diriger des Recherches.
- Barcelo, A.** (1996). Analyse des mécanismes hydrologiques sur domaine volcanique insulaire tropical à relief jeune. Apports à la connaissance du bilan hydrique. Massif du Piton de la Fournaise (Ile de la Réunion). Montpellier, Montpellier II.
- Bischler, H.** (1970). Les espèces du genre *Calypogeia* sur le continent africain et les îles africaines. *Revue Bryologique et Lichénologique* **37**(1): 63-134.
- Bosser, J., T. Cadet, J. Guého & W. Marais**, Eds. (1976). *Flore des Mascareignes : La Réunion, Maurice et Rodrigues*, MSIRI Mauritius, Orstom Paris, RBG Kew.
- Braun Blanquet, J.** (1964). *Pflanzensoziologie: Grunzüge der Vegetationskunde*. Wien New York.
- Chuah-Petiot, M. S.** (2001). Contribution to the bryoflora of Kenya. *Tropical Bryology* **20**: 31-37.
- Delorme, H., P. Bachèlery, P. A. Blum, J. L. Cheminée, J. F. Delarue, J. C. Delmond, A. Hirn, J. C. Lepine, P. M. Vincent & J. Zlotnicki** (1989). March 1986 eruptive episodes at Piton de la Fournaise volcano (Réunion Island). *Journal of Volcanology and Geothermal Research* **36**: 199-208.
- Demaret, F.** (1952). Les espèces africaines du genre *Callicostella* (C. Müll.) Jaeg. *Bull. Jard. Bot. Etat.* **22**: 323-396.
- Drake, D. R. & D. Mueller-Dombois** (1993). Population development of rain forest trees on a chronosequence of Hawaiian lava flows. *Ecology* **74**(4): 1012-1019.
- Frahm, J.-P.** (1985). Afrikanische *Campylopus*-Arten (Dicranaceae, Musci). *Bryophyterum Bibliotheca* **31**: 1-216.
- Gradstein, S. R.** (1975). A taxonomic monograph of the genus *Acrolejeunea* (Hepaticae), with an arrangement of the genera of *Ptychanthoideae*. *Bryophyterum Bibliotheca* **4**: 1-162.
- Jones, E. W.** A provisionnal key to the Genera of Tropical African Hepatics. 50-73.
- Jones, E. W.** (1954). African Hepatics VII. The Genus *Cheilolejeunea*. *Transactions of the British Bryological Society* **2**: 380-392.
- Jones, E. W.** (1962). African Hepatics XV. *Plagiochila* in Tropical Africa. *Transactions of the British Bryological Society* **4**: 254-325.
- Jones, E. W.** (1967). African Hepatics XVIII. *Taxilejeunea* and *Lejeunea* with eplicate perianths. *Transactions of the British Bryological Society* **5**(2): 289-304.
- Jones, E. W.** (1968). African Hepatics XIX. The *Lejeunea flava* complex. *Transactions of the British Bryological Society* **5**(3): 548-562.
- Jones, E. W.** (1972). African Hepatics XXIII. Some species of *Lejeunea*. *Journal of Bryology* **7**: 23-45.
- Jones, E. W.** (1975). African Hepatics XXVII. *Bazzania*. *Journal of Bryology* **8**: 71-75.

- Jovet-Ast, S.** (1953). Le genre *Colura*. *Revue Bryologique et Lichénologique* **22**: 206-312.
- La Farge, C.** (2002). *Leucoloma* I: A revision of subgenus *Leucoloma* (*Dicranaceae*, Bryopsida) in Africa and Madagascar. *Bryologist* **105**: 509-590.
- Magill, R. E.** (1981). Bryophyta Part I. Mosses. Fasc I. *Sphagnaceae-Grimmiaceae*. *Flora of Southern Africa*. O. A. Leistner. Rep. of South Africa: 204.
- Magill, R. E.** (1987). *Bryophyta Part I. Mosses. Fasc 2. Gigaspermaceae-Bartramiaceae*. Pretoria, Botanical Research Institute, Department of Agriculture and Water supply.
- Magill, R. E. & J. van Rooy** (1998). *Bryophyta Part I. Mosses. Fasc 3. Erpodiaceae-Hookeriaceae*. Pretoria, National Botanical Institute.
- McDougall, I. & W. Campston** (1965). Strontium isotopic composition and potassium rubidium ratio in some rocks from Réunion and Rodriguez. *Nature* **207**: 252-253.
- O'Shea, B. J.** (2006). Checklist of the mosses of sub-Saharan Africa (version 5, 12/06). *Tropical Bryology Research Reports* **6**: 1-252.
- Onraedt, M.** (1977). Bryophytes des îles mascareno-malgaches et Seychelles. Hepaticae: *Bazzania*. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* **47**: 139-144.
- Perold S. M.** (1999). Hepatophyta Part 1. Marchantiales. Fasc.1. *Marchantiidae*. *Flora of Southern Africa* (ed. by O.A. Leistner). National Botanical Institute, Pretoria.
- Petit, E.** (1978). Clés pour la détermination des familles et des genres des mousses pleurocarpes (Musci) d'Afrique *Bulletin du Jardin Botanique national de Belgique* **48**: 135-181.
- Pócs, T.** (1994). Taxonomic results of the BRYTROP Expedition to Zaïre and Rwanda. 27. Lepidoziaceae, II. *Tropical Bryology* **9**: 123-130.
- Salazar Allen, N.** (1993). A revision of the pantropical moss genus *Leucophanes* Brid. *Bryophytorum Bibliotheca* **46**: 1-281.
- Sim, T. R.** (1926). The Bryophyta of South Africa. *Transactions of the Royal Society of South Africa*: 134.
- Staudacher, T.** (2007). „Activités volcaniques du Piton de la Fournaise.“ *Bulletin de l'observatoire volcanologique du Piton de la Fournaise*.
- Stieltjes, L.** (1986). *Notice explicative de la carte des coulées historiques du volcan de la Fournaise*. Orléans, Bureau de Recherches Géologiques et Minières.
- Stieltjes, L. & P. Moutou** (1989). A statistical and probabilistic study of historic activity of Piton de la Fournaise Réunion Indian Ocean. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* **36**: 67-86.
- Strasberg, D.** (1994). Dynamique des forêts tropicales de l'île de la Réunion : processus d'invasions et de régénération sur les coulées volcaniques. Montpellier, Montpellier II.
- Tixier, P.** (1985). *Contribution à la Connaissance des Cololejeuneoideae*. Vaduz, J. Cramer.
- Vanden Berghen, C.** (1950). Contribution à l'étude des espèces africaines du genre *Lopholejeunea* (Spruce) Schiffn. *Bulletin du Jardin Botanique de Belgique*: 161-179.
- Vanden Berghen, C.** (1976). *Frullaniaceae (Hepaticae) Africanæ*. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* **46**: 1-220.
- Villeneuve, N. & P. Bachèlery** (2006). Revue de la typologie des éruptions au Piton de la Fournaise, processus et risques volcaniques associés. *Cybergeo: revue européenne de géographie* **336**: 1-25.

Wigginton, M. J. (2004a). Checklist and distribution of the liverworts and hornworts of Sub-Saharan Africa, including the East African Islands (edition 2, September 2004). *Tropical Bryology Research Reports* **5**: 1-102.

Wigginton, M. J., Ed. (2004b). *E. W. Jones's Liverwort and Hornwort Flora of West Africa*. Scripta Botanica Belgica. Meise, National Botanic Garden of Belgium.

CHAPITRE IV

COLONISATION ET SUCCESSION DES BRYOPHYTES DES COULÉES DE LAVE DU PITON DE LA FOURNAISE

1. Succession des bryophytes, ptéridophytes et angiospermes le long d'une chronoséquence de coulées de lave

Succession of bryophytes, pteridophytes and angiosperms along a chronosequence of lava flows: general temporal pattern?

Claudine Ah-Peng¹, Jacques Bardat², Blandine Descamps-Julien¹, Dominique Strasberg¹

¹University of La Réunion, UMR C_53, 15 avenue René Cassin – BP 7151, 97715 Saint-Denis France

²Muséum National d'Histoire Naturelle, Département de systématique, UMR CNRS _5202, 57, rue Cuvier 75005 Paris, France ; Author for correspondance: claudine.ahpeng@univ-reunion.fr

Keywords: colonisation, disturbance, lowland forest, Piton de La Fournaise volcano

Introduction

One of the fundamental issue concerning ecosystems functioning and dynamic is the process of the initial establishment of organisms and their subsequent survival and development to create an integrated biological unit operating in harmony with its environment (Lewis Smith 1984). Succession is the community development following a disturbance and refers to directional changes in species composition involving patterns of colonisation and extinction. There are three factors responsible for community development or succession. First, the community has to colonise the bare substrate, the success of the invasion and the establishment of organisms is related to life history traits, dispersal and early survivorship. Second, appropriate resource and physical conditions should exist for growth, survival and growth. Finally, community succession depends on species interactions. Because species occupancy changes resource or physical conditions these three factors must change for changes in species composition (along a temporal gradient). Van Andel et al. (1993) defined 3 types of mechanisms of succession: vegetation mechanisms of succession i.e. plants interactions (colonisation; facilitation (Connell & Slatyer 1977); competition (Tilman

1988)); biogenic causes of vegetation succession i.e. predation; and ecosystem mechanisms of succession i.e. plants interactions via soil flora and fauna modifications (feed-back effect).

Volcanic substrates offer the ideal opportunity to study colonisation and succession of the vegetation of lava flows of different ages by reducing the variability of factors. Succession of plants on lava flows have been well studied namely in Hawaii, but attempts to examine bryophyte diversity have been hampered by lack of knowledge on this flora. The ecosystems on the slopes of the active Piton de La Fournaise volcano had provided the basis of the thesis work on primary succession and dynamics and the structure of the lowland forest in 1 ha (Strasberg 1994). No ecological study on bryophytes on lava are recorded in literature and only a few and fragmentary data (Pénzesné Kónya 1997; Pénzesné Kónya *et al.* 2003) were available about the distribution of these organisms on the slope of the Piton de la Fournaise volcano.

As many small organisms, bryophytes are taxonomically challenging organisms, specially in the tropics where floras are scarce, they are also time-consuming to assess as they require expertise and the use of microscopic characters to identify (Frego 2007).

To study vegetation dynamic, the chronosequence approach, i.e. substitution of space for time, has provided significant insights into the patterns and mechanisms of plant succession. A chronosequence re-sampling confirmed the validity of using a chronosequence approach to infer basic patterns of successional change (Foster & Tilman 2000). Anderson (2007) reports temporal patterns in gain and loss of species of plant secondary succession, plant primary succession, arthropod-mangrove succession, arthropod-carrion succession; without investigating the differences of temporal pattern within a group. We propose here to seek for this temporal pattern for the land plants primary succession, including liverwort, mosses, pteridophytes and angiosperms. Here we investigate responses (in terms of local diversity and species composition) of land plants to a major disturbance (an eruption) along a successional gradient of lava flows on the Piton de la Fournaise volcano.

Specific objectives of this study include:

- A comparison between land plants composition, with a special interest to bryophytes communities to determine the relationship between spatial changes and bryophyte species richness
- An evaluation of the temporal pattern of land plant colonisation and succession
- An assessment of the relationship between the three main groups of land plants.

Materials and methods

Study Site

The study was conducted on the Piton de la Fournaise volcano, located in the Eastern part of Réunion (Mascarene archipelago) in the caldeira named Enclos Fouqué. Réunion (2512 km²) is an oceanic island, created around 3 millions yrs ago by the Piton des Neiges volcano, nowadays extinct. Thirty percent of the island is still covered by indigeneous vegetation (Strasberg *et al.* 2005) spread along an altitudinal gradient of temperature and precipitation up to 3070 m.

Piton de la Fournaise volcano represents a very active volcano with one eruption every ten months (Peltier 2007); it produces regularly fluid lavas, and since 2005 is very active which constitutes a natural threat for the remnant lowland rainforest located in the Enclos Fouqué.

At the base and in the area of the volcano (Enclos Fouqué), population density is low; landscape is dominated by different type of vegetation linked to the age of the underlying substrate. Vascular plants succession has been largely studied by Cadet (1977) and Strasberg (1994). Locally, forests have experienced substantial exploitation (sugar cane's culture) and clearance but some remnants of lowland cloud forests still exist with the Reserve of Mare Longue and some kipukas, remnants of forest preserved from the flows.

Fieldwork sampling

Field work was carried out from June 9th to 23th 2005. For this study, we focused on six lava flows inside and outside the caldeira "Enclos Fouqué": from **2004** (1 yr.), **2002** (3 yrs.), **1998**

(7yrs.), **1986** (19 yrs.), **1899** (106 yrs.), **1700** (305 yrs). (Figure of the experimental set up in Chapter III.2).

On each lava flow we set 3 plots of 100 m² (10 x 10 m) at the same altitudinal range (120- 250 m). Within each plot we randomly choose three quadrats of 4 m² (2 x 2 m), inside these quadrats we collected three samples (50 cm²) of each present microhabitat hosting bryophytes. Along the chronosequence of lava flows we recorded 23 microhabitats including 7 mineral substrates, 1 organic substrate, 15 vegetal substrates.

To study bryophyte species composition, C. Ah-Peng and J. Bardat identified all species in each microplot (50 cm²) with the aid of a stereomicroscope and light microscope (Leica DLMB, Leica Microsystems SAS, Rueil Malmaison, France). D. Strasberg inventoried pteridophytes and angiosperms in each 2 x 2 m at the species level.

Geographical coordinates were measured with a global positioning system using a Garmin 75 GPS. Elevation was recorded with an altimeter calibrated with a topographical map (geographical data are reported in Tableau 7, Chapter III).

Bryophytes were analyzed at the species level, the nomenclature follows for Musci (O'Shea 2006) and for liverworts and hornworts (Wigginton 2004). Vouchers of all species are deposited in the herbarium of Réunion (REU). Vascular plants were inventoried on the field, nomenclature follows (Bossier *et al.* 1976). Authority of species is reported in Annexe 1.

Data analysis

We studied alpha diversity of the land plants on the different lava flows.

Floristic similarity matrices were calculated using the Bray Curtis dissimilarity on presence/ absence data. Mantel statistic is a correlation between entries of two dissimilarity matrices (Legendre & Legendre 1998). Mantel test of dissimilarity matrices were run to analyze the degree of predictability in the floristic patterns of each quadrat (4 m²) between bryophytes-angiosperms, bryophytes-pteridophytes and angiosperms-pteridophytes with 999 permutations. To determine the species turn over between each pair of lava flow we used the Jaccard similarity index calcu-

lated as $1 - [2B/(1+B)]$ where B is Bray Curtis dissimilarity (Faith *et al.* 1987).

To determine the temporal pattern of land plants along the chronosequence we use species gain rate and loss following Anderson (2007).

Species gain (colonization) rate: **Gain rate** (G; time⁻¹) is the rate at which previously absent species appear in the community. In order to measure the magnitude of gain relative to the existing community, gain rate may be expressed as a proportion of the average number of species present during the measurement period (Gp):

$$Gp = \frac{G}{(1/2)[S(t1) + S(t2)]}$$

S(t1) and S(t2) are species richness at the beginning and at the end of the sampling interval.

Species loss (extinction) rate: **Loss rate** (L, time⁻¹) is the rate at which species disappear from the community.

$$Lp = \frac{L}{(1/2)[S(t1) + S(t2)]}$$

Species turn over rate: **Turn over rate** (T; time⁻¹) is the average of gains and losses.

$$T = \frac{1}{2}(G + L)$$

The **rate of percent turn over** (Tp) is expressed as:

$$Tp = \frac{T}{(1/2)[S(t1) + S(t2)]}$$

The equations of gain, loss, turn over and percent turnover of species are detailed in Anderson (2007). The R-package was used to compute the dissimilarity matrices and to run the Mantel tests (R Development Core Team. 2006) respectively with the function `vegdist()` and `mantel()`.

Results and discussion

Regional diversity and species richness along a chronosequence of lava flows

Approximately three times (2.79) as many bryophytes as vascular plants were found along the chronosequence of 6 lava flows. A total species richness of 239 species of land plants has been recorded in this study: 176 bryophyte species compared to 38 angiosperms and 25 pteridophytes (Tableau 11).

Most of the vascular plant richness was in the intermediate (1899) and forest stage (1700), respectively 33 and 44 species against 7 vascular plants in the early stage from 1998 to 1986 (Annexe 1).

Tableau 11 : Total species number per land plants group

	Family richness	Genera richness	Species richness
Angiosperms	25	35	38
Pteridophytes	11	16	25
Bryophytes :	32	68	176
- Liverworts	14	35	116
- Mosses	17	32	58
- Hornworts	1	1	2

The list of angiosperms and pteridophytes is reported in Annexe 1, bryophytes are listed in Chapter IV.2.

Orchidaceae was the richest family (7 species) for angiosperms, they occurred mainly in the intermediate and forest stage. *Agarista salicifolia*, the indigeneous pioneer tree of lava flows in Réunion (Cadet 1977; Strasberg 1994) was the most common species among angiosperms in this study specially in the early stage. We recorded a total of 21 indigeneous angiosperms species, 9 endemic species and 8 considered as alien species including *Boehmeria penduliflora*, which was recorded in the early stage of the succession.

Twenty five species of pteridophytes were recorded along the chronosequence; 22 species occurred only in the intermediate and forest stage. The most speciose family was the Hymeno-

phylloceae with 5 species along the chronosequence. Three pteridophytes were present in the early stage (1998-1986): *Nephrolepis abrupta* (Bory) Mett., *Pityrogramma calomelanos* (L.) Link. var. *aureoflava* (Hook.) Weath. ex. Bailey, *Blechnum tabulare* (Thunb.) Kuhn. Succession of land plants on the Piton de la Fournaise volcano slopes has been detailed in the works (Cadet 1977; Strasberg 1994) and the succession of bryophytes would be detailed in Chapter IV.2 & 3.

Among land plants, bryophytes represented by mosses, were the first to colonize the basaltic rocks following three years after the eruption. Angiosperms and pteridophytes arrived around 7 years after the eruption; they were present with a low abundance (< 5 %) on the 1998 lava flow. Within bryophytes, liverworts dominate the species richness along the succession (Figure 32).

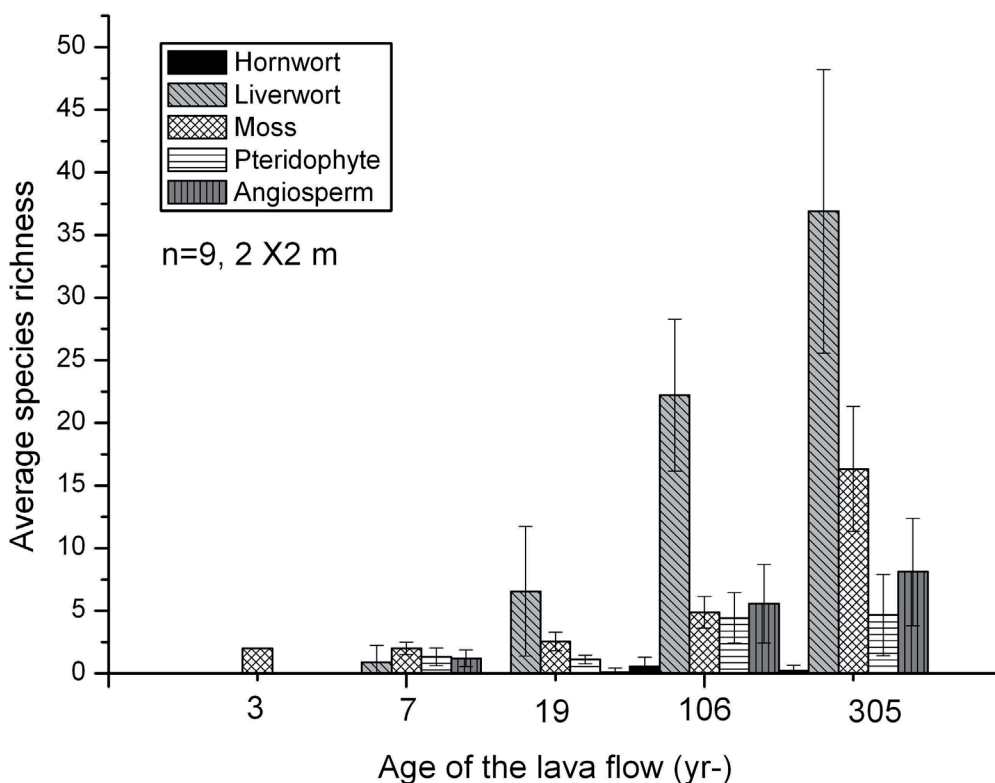


Figure 32 : Average species richness of hornwort, liverwort, moss, pteridophyte and angiosperm along the chronosequence (1-, 7-, 19-, 106-, and 305 years old). Liverwort average species richness dominates the diversity.

Usually in literature it is adopted that lichens and other extremely hardy organisms colonize the exposed rock; they eventually trap or otherwise help to produce, enough soil to support the next suite of species (Aplet & Vitousek 1994). In this study, we show that bryophytes are not only the first organisms with the lichen *Stereaulon vulcani* to colonize the lava flow of the Piton de

tel-00489749, version 1 - 7 Jun 2010

la Fournaise volcano at low altitude, but that they dominate the diversity of land plants along the chronosequence.

Bryophytes are the key organisms in this succession of lowland lava flows and will probably favour the formation of a pro-sol and the establishment of vascular plants.

But caution should be taken with our data as the measurements of vascular plants diversity were done in 4 m² that is possibly not representative of their total diversity, but provides a surface of analysis comparable with bryophytes.

Correlations among the categories showed that bryophytes composition was highly correlated with angiosperms composition with a Mantel test ($p=0.001$, $r=0.818$). The correlation between angiosperms and pteridophytes matrices was also high ($p=0.001$, $r=0.774$), and was less between bryophytes and pteridophytes ($p=0.001$, $r=0.747$). Figure 33 shows that the correlations obtained were not included into the results of the 999 random permutations of pair matrices.

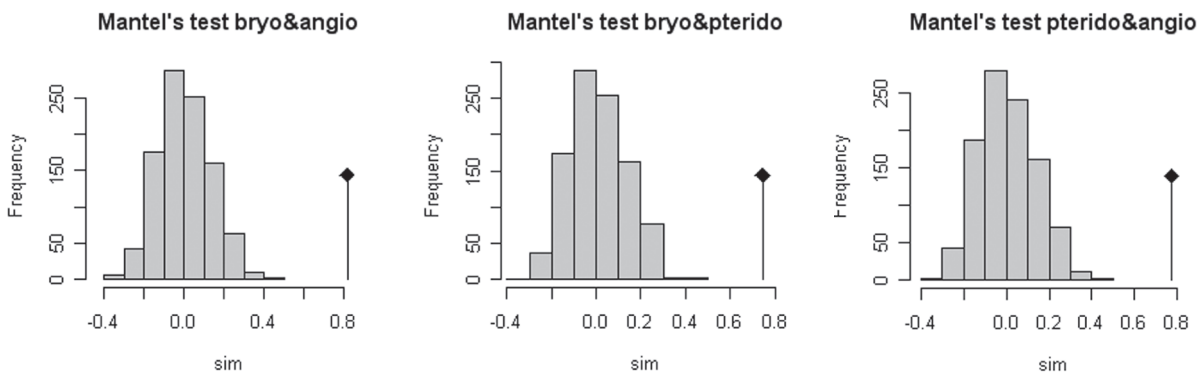


Figure 33 : Graphical results of the Mantel test; **bryo**: bryophytes, **angio**: angiosperms, **ptero**: pteridophytes

Table 12 shows the similarity indices and shared species for each group of land plant between lava flows.

Tableau 12 : Similarity indices and shared species of bryophytes, pteridophytes and angiosperms between lava flows.

	2002-1998	1998-1986	1986-1899	1899-1700
Similarity Index (%)				
Bryophytes	23	19	22	27
Pteridophytes	-	34	9	18
Angiosperms	-	50	5	29
Shared species				
Bryophytes	2	6	17	43
Pteridophytes	0	1	1	4
Angiosperms	0	1	1	11

The highest similarity between lava flows were recorded for angiosperms (50 %) and pteridophytes (34 %) between the 1998 and 1986 lava flow, mainly due to the low number of species at these stages of succession. For bryophytes the highest similarity was found between 1899 and 1700. Bryophytes have the highest number of shared species along the chronosequence between lava flows, the low number of shared species between each lava flow for vascular plants indicate distinct type of vegetation on each lava flow.

Temporal pattern of land plant colonisation

Rates of species gain increases over the 25 first years, then species gain consistently declines over the course of the succession (304 years). Gain rates of liverworts and mosses are higher than those of pteridophytes and angiosperms, relating to the species richness (Figure 34). Peak gain rate of liverworts appears later than the other investigated group plants.

Liverworts and mosses composing bryophytes, behave in the same manner, even gain in mosses is earlier than gain of liverwort. Species gain increases in the early stages (<25 years) and then gain and loss of species evolves in the same way. At this stage (304 yrs) gain of bryophyte species is superior to loss.

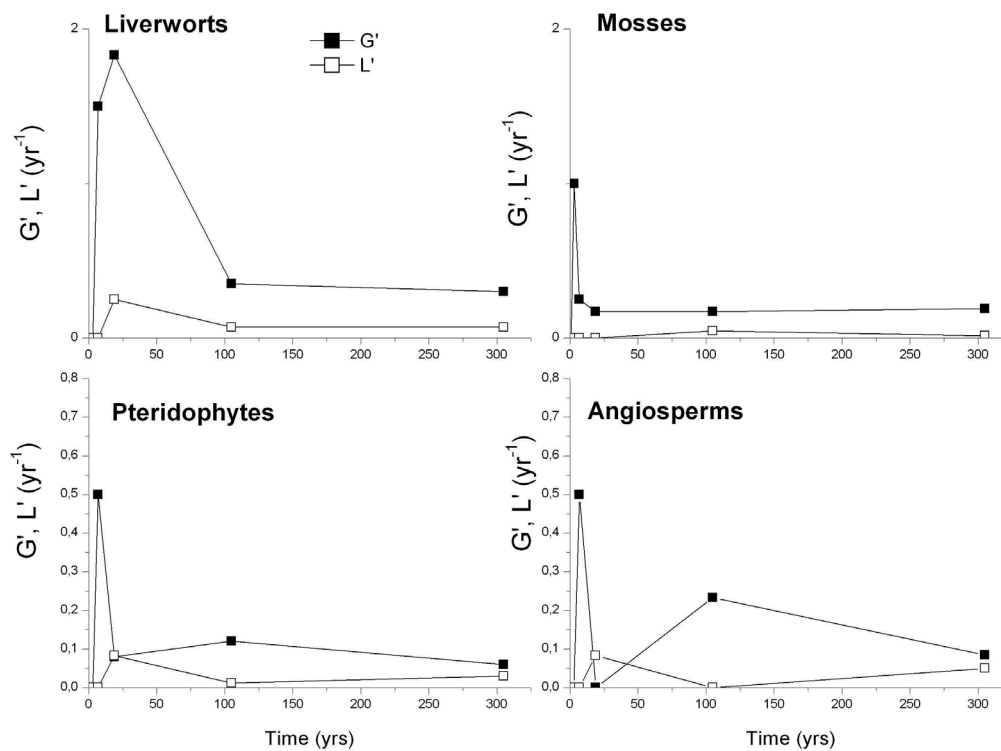


Figure 34 : Gain and loss of liverworts, mosses, pteridophytes and angiosperms species along the chronosequence (~304 years)

For both pteridophytes and angiosperms, after an accelerating gain of species, loss and gain become approximately equal than gain of species increases at the intermediate stage to become very close around 304 years. That shows that between the intermediate stage and the forest stage, few species will be added, even if this stage looks completely different, species that composes the forest are already present.

Species turnover rates as the average of gain and loss rates generally displays temporal patterns similar to those of species gain rates because gain tends to dominate early successional change (Anderson, 2007).

In this study, rates of species turn over consistently declines over the course of succession (304 yrs). Same pattern observed for liverworts, mosses, angiosperms and pteridophytes (Figure 35).

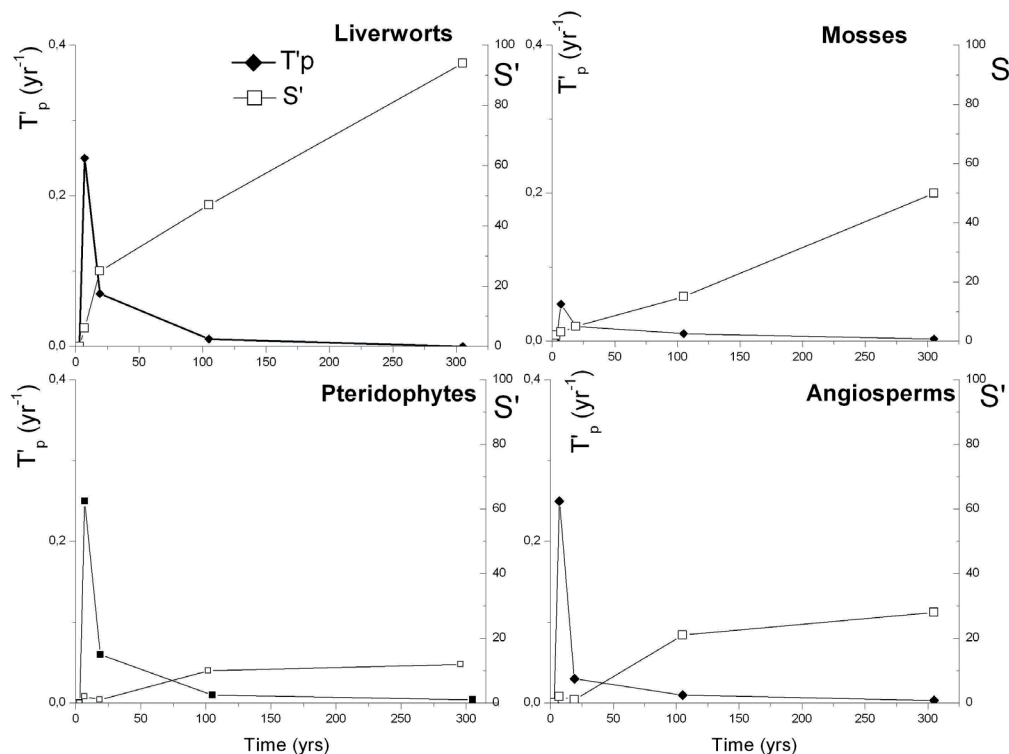


Figure 35 : Rate of percent turnover (filled symbols) and species richness (open symbols) for liverworts, mosses, pteridophytes and angiosperms along the primary succession on lava flows of Piton de la Fournaise volcano (~304 years).

We noticed a low species turnover for mosses, and similar curves for liverworts, pteridophytes and angiosperms.

It is admitted that gain rate of species decreasing with increasing competitive pressure and a decreasing pool of potential new colonists (Mac Arthur and Wilson 1963).

Turnover, decelerating decrease over time indicates that species richness generally increases rapidly during early succession.

We can see that gain and loss rates converge at the end of this chronosequence (Figure 35) that indicates a plateau of species richness that is not the case for liverworts and mosses. But, as the percent of turn over of species is decreasing we can expect that loss rate will be superior to gain rate which support the idea of community stability.

This address the long standing questions in succession. Low turnover rates with spikes at each community transition will indicate that discrete communities sequentially replace on another during the succession (Clément 1916). This is not the case for our results, the notion of Gleason (1917) that species appear and disappear as relatively independent units will better support our results.

How can be explained this temporal pattern?

This temporal pattern can be explained by: the low competition in the early stages (to link with the availability of microhabitats for bryophytes), the high gain of species in the early stage, then gain and loss rates tend do converge rapidly. For pteridophytes and angiosperms it is supposed that as far as the ecosystem becomes more complex, competition for abiotic resources: light, space will increase. But for bryophytes gain and loss rates seem to be stable and evolve in a parallel way. Bryophytes as poikilohydric organisms are very dependant of their environments, but as tiny organisms, occupying a variety of microhabitats they are less dependant than the other higher land plants of habitat resources. The mature forest will provide for the newcomers, new microhabitats as the forest matures (decaying wood, larger trees, humicolous habitats...).

According to Anderson (2007), competition has a strong influence in the early stages of succession, and shape the gain rate of species. As observed in this field study, bryophyte species that are present in the early stages namely those leaving directly on bare basalt are well adapted to resist to the harsh environments. The others bryophytes have chosen sheltered habitats at the basis of vascular plants, or even forming mats under the scoriaceous rocks.

Competition, abiotic limitations and dispersal are the 3 main processes influencing temporal patterns in succession rates. Bryophytes as air wind dispersers are not dispersal limited organisms. Consequently, in order of importance, bryophytes would be more dependants of available and suitable niches than limited by competition, predation, abiotic resources and dispersal.

Conclusion

This chapter presented preliminary results on the succession of land plants along a chronosequence of lava flows (304 yrs) to give a brief overview of bryophyte diversity among the other groups of plants. The overall species richness was dominated by non vascular plants mainly liverworts.

We observed a general tendency for rates of community change to decline in a decelerating manner over the course of the succession for all the investigated land plants.

Our data also reveal that vascular plants can not be used as surrogates for bryophyte diversity along this chronosequence of six lava flows, as having different turn over patterns. A strong relationship between the pair matrices of bryophytes-angiosperms was recorded suggesting that angiosperms may affect bryophyte diversity along the primary succession, probably acting as a substrate for bryophyte communities. Substrates (for bryophytes: microhabitats) seem to be the most determinant factor for the establishment of bryophytes species, than abiotic resources, dispersal limitation and competition on the bare substrate of the lowland young basaltic lava flows.

References

- Anderson, K. J.** (2007). Temporal patterns in rates of community Change during succession. *The American Naturalist* **169**(6): 780-793.
- Aplet, G. H. & P. M. Vitousek** (1994). An age-altitude matrix analysis of Hawaiian rain-forest succession. *The Journal of Ecology* **82**: 137-147.
- Bosser, J., T. Cadet, J. Guého & W. Marais**, Eds. (1976). *Flore des Mascareignes : La Réunion, Maurice et Rodrigues*, MSIRI Mauritius, Orstom Paris, RBG Kew.
- Cadet, T.** (1977). La végétation de l'île de la Réunion: étude phytoécologique et phytosociologique. Aix-Marseille, Aix-Marseille pp.
- Clément, F.** (1916). *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Washington DC, Carnegie Institution of Washington.
- Connell, J. H. & R. O. Slatyer** (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* **111**: 1119-1144.
- Faith, D. P., P. R. Minchin & L. Belbin** (1987). Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio* **69**: 57-68.
- Foster, B. L. & D. Tilman** (2000). Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology* **146**(1): 1-10.
- Frego, K. A.** (2007). Bryophytes as potential indicators of forest integrity. *Forest Ecology and Management* **242**(1): 65-75.
- Gleason, H.** (1917). The structure and development of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **44**: 463-481.
- Legendre, P. & L. Legendre** (1998). *Numerical Ecology*, Elsevier.
- Lewis Smith, R. I.** (1984). Colonization by bryophytes following recent volcanic activity on an antarctic island. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* **56**: 53-63.
- O'Shea, B. J.** (2006). Checklist of the mosses of sub-Saharan Africa (version 5, 12/06). *Tropical Bryology Research Reports* **6**: 1-252.
- Peltier, A.** (2007). Suivi, modélisation et évolution des processus d'injections magmatiques au Piton de la Fournaise (Réunion) à partir d'une analyse croisée des données de déformation, géochimiques et structurales. *Laboratoire Géosciences Réunion, Observatoire volcanologique du Piton de la Fournaise, Institut de Physique du Globe de Paris*. Saint-Denis, Université de La Réunion. PhD thesis: 345 pp.
- Pénzesné Kónya, E.** (1997). *Iwatsukia jishibae* on lava flows. *The Bryological Times* **93**.
- Pénzesné Kónya, E., S. Orbán, I. B. Sütö & J. Varga** (2003). The process of bryophyte-lichen succession on solidified lava with different ages on the isle of Réunion *Acta Acad. Paed. Agriensis Sectio Botanica* **23**.
- R Development Core Team.** (2006). R: A language and environment for statistical computing, R.2.2.1
- Strasberg, D.** (1994). Dynamique des forêts tropicales de l'île de la Réunion : processus d'invasions et de régénération sur les coulées volcaniques. Montpellier, Montpellier II: 178 pp.
- Strasberg, D., M. Rouget, D. M. Richardson, S. Baret, J. Dupont & R. M. Cowling** (2005). An assessment of habitat diversity and transformation on La Reunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a basis for identifying broad-scale conservation priorities. *Biodiversity and Conservation* **14**(12): 3015-3032.

Tilman, D. (1988). *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton, New Jersey, USA, Princeton University Press.

Van Andel, J., J. P. Bakker & A. P. Grootjans (1993). Mechanisms of vegetation succession: a review of concepts and perspectives. *Acta Botanica neerlandica* **42**(4): 413-433.

Wigginton, M. J. (2004). Checklist and distribution of the liverworts and hornworts of Sub-Saharan Africa, including the East African Islands (edition 2, September 2004). *Tropical Bryology Research Reports* **5**: 1-102.

2. Succession des bryophytes en fonction de leurs microhabitats le long d'une chronoséquence de coulées de lave

Successionnal patterns of bryophytes in microhabitats along a chronosequence of lava flows (Piton de la Fournaise, Réunion)

Claudine Ah-Peng¹, Dominique Strasberg¹, Michael Kessler², Jacques Bardat³

¹University of La Réunion, UMR C_53, 15 avenue René Cassin – BP 7151, 97715 Saint-Denis France;

²University of Göttingen, Albrecht-von-Haller-Institute of Plant Sciences, Systematic Botany, Untere Karspüle 2, 37073 Göttingen, Germany;

³Muséum National d'Histoire Naturelle, Département de systématique, UMR CNRS_5202, 57, rue Cuvier 75005 Paris, France; * Author for correspondance: claudine.ahpeng@univ-reunion.fr

Abstract

Fine scale variations of bryophyte communities and microhabitats were examined along a chronosequence of lowland lava flows in the vicinity of the Piton de la Fournaise volcano. Three plots were sampled on 6 different lava flows in early (1, 3, 7, 19 years), intermediate (106 years) and forest (305 years) stage of vegetation succession. Diversity and relative abundance of bryophyte species were related to the age of the lava flow and to the presence of available microhabitats. The forest stage had the highest bryophyte species richness and the highest diversity of microhabitats. Bryophyte species composition shifted across the lava-age classes, indicating that time as well as structural attributes of the vegetation, microhabitats and life strategies of species were important in determining species assemblages. These results suggest that in the early stage, bryophyte succession seem to follow a predictable and distinct pattern which is important to maintaining assemblages of bryophytes in the further stages of the development of a lowland rainforest.

Key words: Liverworts, mosses, hornworts, volcano, oceanic island, primary succession

Introduction

Understanding how the vegetation recovers after a major perturbation will lead to a better knowledge of the process that affects the formation of an ecosystem. Understanding how the species assemblages are maintained in the long term is a major challenge for biologists, especially in hot spots of biodiversity and in areas with high levels of natural disturbances such as storms or volcanic activities. Regarding the latter, the colonization and succession of vascular plants on lava flows have been well studied in Hawaii (Kilauea volcano (Smathers & Mueller-Dombois 1974); Mauna Loa volcano: (Clarkson 1997; Drake & Mueller-Dombois 1993; Skottsberg 1941), on both volcanoes: Atkinson (1970)), in the Democratic Republic of Congo (Rumoka volcano: Robyns (1932) but the study of algae, fungi, lichens and bryophytes has been neglected. This is all the more surprising as colonization of new substrates by lichens and nonvascular plants generally precedes the establishment of vascular plants (Hodkinson et al. 2004). It is regularly reported in the literature on plant recovery after a volcanic disturbances that lichens and bryophytes were not sampled for practical reasons (Bakalin 2006). On Hawaii, one of the reason is that the taxonomic study of bryophytes is incomplete (Aplet & Vitousek 1994). In many other studies, when lichens and bryophytes are collected, they are only reported as “moss” or “lichen”, with no identification even to the genera. Drock (1973) reported for Surtsey Island that mosses and lichens were in great dominance compared to the vascular plants, located mostly in very moist lava caves, lava crevices where run-off water accumulated but he did not distinguish between mosses, liverworts and hornworts. Griggs (1933) discovered that the first colonizers on the deep ash deposits on Katmai volcano were members of *Jungermanniaceae* (liverworts). Jongmans et al. (2001) reported the presence of a pioneer liverwort (*Nardia succulenta*) occurring on foot slopes of the 1968 cone of the volcano Arsenal (Costa Rica), forming continuous carpet on volcanic ashes, facilitating the establishment of vascular plants.

Unlike most vascular plants except ferns, lichens and bryophytes are dispersed by spores and are ectohydric organisms, i.e., they possess neither roots nor an internal vascular system. Since water and nutrient uptake occurs over the whole shoot surface, the size of the plants is restricted (Bergamini et al. 2001). Also, as poikilohydric organisms, they cannot regulate water loss and are dependant on the humidity of the surrounding environment. These are the major differences with

most vascular plants that may explain their ability to colonize harsh environment and their strong affinity to specialized microhabitats.

On the Mascarene island of Réunion, lava flow habitat cover around 4% of the surface of the island and support some of the island's most characteristic plant communities. Since 1998, the Piton de la Fournaise volcano has been in an intense activity, with on average one eruption every 10 months (Peltier 2007) and produces regularly new lava flows. These newly available substrates will be colonized by vegetation following a natural succession culminating in lowland rainforest (Cadet 1977, Strasberg 1994). Lowland rainforests (sea level to 800-900 m) have a high conservation value as they harbour the highest tree diversity on Réunion (Strasberg 1996), but only a few remnants of this lowland forest exist. Deforestation for the culture of sugar cane, pastures, urbanization and alien plants invasions have become major threats to these ecosystems in the Mascarene archipelago. Ironically, on Réunion most lowland forest remnants are located on the slope of the active volcano, where they often take the form of forest islands embedded in a matrix of lava flows of various age (Thébaud & Strasberg 1997). On the Piton de la Fournaise volcano, bryophytes are important components of the primary succession on lava flows. As pioneers, numerous species arrive early along with algae and the lichen *Stereocaulon vulcani*, followed by ferns. Pioneer species occur in the early stages of primary successions, in contrast to colonists that colonize open but productive habitats in the early stage of secondary succession (Grubb 1986, 1987). Bryophytes seem to play an important role in the formation of a pro-soil, allowing the installation of vascular plants.

Given the lack of studies on the succession of bryophytes on lava flows, our primary objective was to produce a detailed chronology and description of the process of community assembly on typical lowland lava flows, with the intention of understanding the time scale and rules of assembly composition of bryophyte communities during primary succession. This paper presents the first complete inventory of the bryophytes on lowland lava flows (~ 250 m) of the Piton de la Fournaise volcano. It explores relationships between species in three major ecological compartments (mineral, organic and vegetal), turnover of microhabitats of bryophytes, and turnover of bryophyte species within microhabitats along a chronosequence of lava flows (= substitution of space for time). This chronosequence method is a powerful conceptual tool and has been widely

used by soil scientists and ecologists to assess community and ecosystems changes (Aplet & Vitousek 1994). As volcanic substrates present the opportunity to reduce the variability of the state factors (climate, organisms, time...), they are ideal environments to assess community assembly.

Material and Methods

Study area and sites

The study was conducted on the volcanic island Réunion (55°32' E, 21°06' S) in the Mascarene archipelago (Indian Ocean), with a maximum elevation at 3070 m (Piton des Neiges). The emerged part of the island represents 1/30^e of the total volume of the massif which lies on the oceanic ground. The Piton de la Fournaise (PdF) volcano (>540 000 yrs old), presently constitutes 1/3 of the total surface in the southeastern part of the island. PdF is a Hawaiian type volcano: it produces rivers of lava from the summit (Cratère Dolomieu or Cratère le Bory) or from fissures at lower elevation that completely cover the former substrates with no biological heritage. The lava flows follow the slope (15-20°) sometimes reaching the sea depending on the amount of magma emitted and consequently increasing the size of the island. According to the amount of magma, its viscosity, velocity, three kinds of basaltic olivine lavas can be distinguished: the smooth or slaggy *pahoehoe* (Hawaiian name) the rough and scoriaceous *aa* and a mix of these two types of lava flow. No comparison was made in this study between *aa* and *pahoehoe* lava flow concerning bryophytes species diversity because on the two oldest stages the vegetation did not allow to distinguish the lava type.

The local climate is very humid with mean annual rainfall from at least 1.5 m on the coast to 8 m in the mountains and locally 12 m between 1300 m and 1800 m (Barcelo 1996). The trade winds bring daily fog, and rainfalls occur on 200-300 days per year (Robert 1985). Average monthly temperature ranges from 20° C in August to 26 °C in January or February (Cadet 1977).

Study sites

In order to assess the community assembly of bryophytes on lava flows, we focused on a series of 6 lava flows aged of 1, 3, 7, 19, c.106, c. 305 BP located in the caldeira "Enclos Fouqué" (8 x

13 km) except for the 1986 lava flow which originated from a fissural event outside of the caldeira (Figure 36). Field work was carried out in June 2005 along a transect crossing these 6 lava flows at a same elevation (ca. 250 m asl).

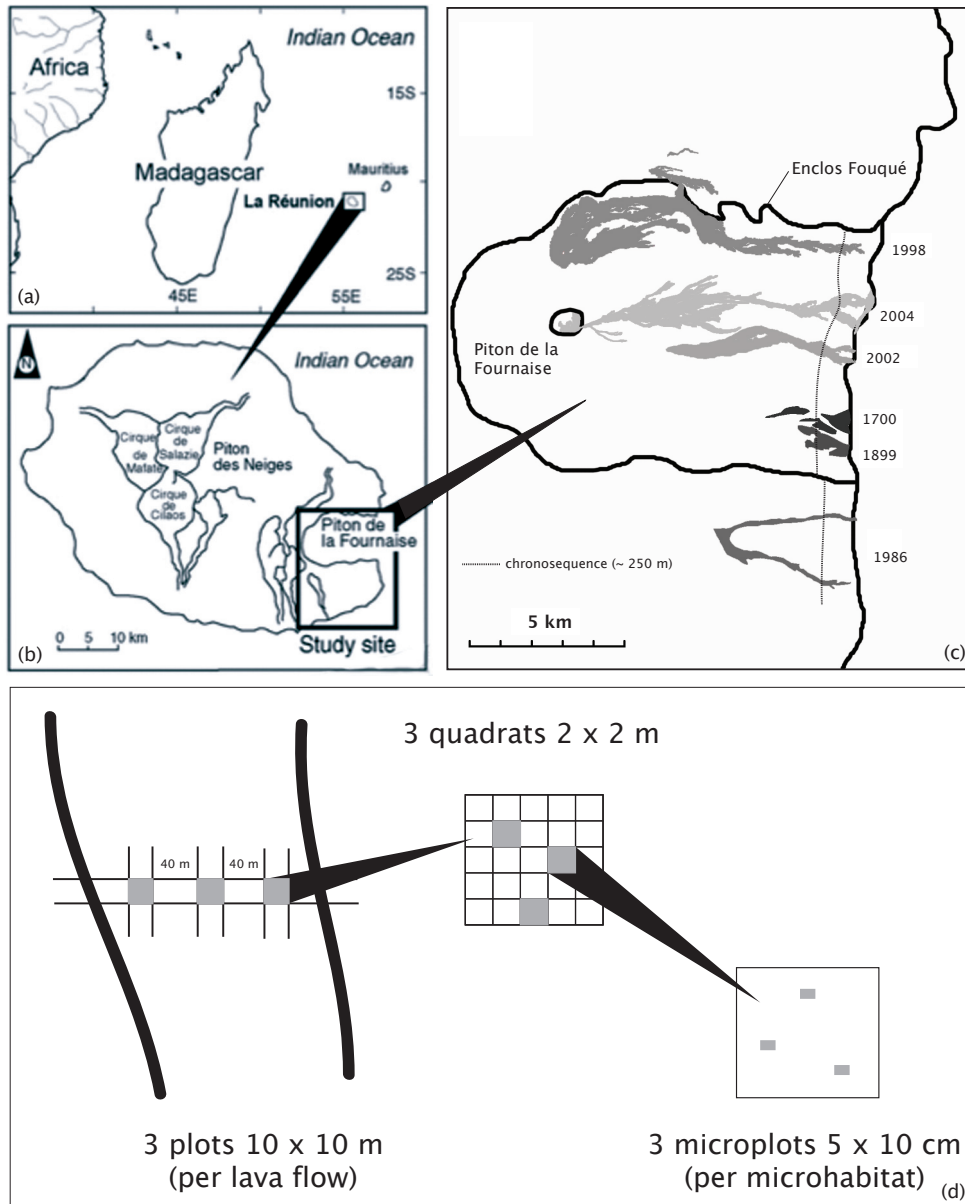


Figure 36 : Location of the study site: (a) The Mascarenes archipelago (b) Map of La Réunion (c) The Enclos Fouqué and the chronosequence of six lava flows (d) Sampling methodology per lava flow

Considering the individual lava flows, on the **2004 lava flow** (21°14.41' S, 55°47.84' E), no plants were recorded, the basaltic substrate was still warm, and fumes were still released from the

tel-00489749, version 1 - 7 Jun 2010

crevices of this pahoehoe lava flow. On the aa- **2002 lava flow** (21°15.06' S, 55°47.69' E), algae and young shoots of mosses (< 1 cm) were already present on vertical lava rocks, and in lava crevices, some scattered whitish dots of primary thalli of lichens on the basalt indicated the installation of the lichen *Sterocaulon vulcani* (Bory) Ach.. On the **1998 lava flow** (21°13.34' S, 55°48.28' E), juveniles of vascular plants including the pioneer tree *Agarista salicifolia* G. Don, the fern *Nephrolepis abrupta* (Bory) Mett. and the alien species *Boehmeria penduliflora* Wedd. ex D.G. Long, were found. This vegetation was less than 30 cm tall and was mainly localized in cracks and pits where sand, dust, and vegetable matter was caught, as also reported for Hawaii (Skottsberg 1941). On the **1986 lava flow** (21°19.09' S, 55°47.68' E), the aa lava was completely covered by the lichen *Sterocaulon vulcani*, which measured 3 - 4 cm tall, and vascular plants cover was inferior to 5 % and was mainly localized in crevices. The better development of vascular plants on the 1998 lava flow as compared to the 1986 flow may be due to the presence of a trail that may have facilitated seed transport and due to the closer proximity of forest. On the **1899 lava flow** (21°16.67' S, 55°47.48' E), the fern *Dicranopteris linearis* formed dense thickets (> 2 m tall), with some emergent trees covered with bryophytes. The forest stage was studied in so-called kipukas, a Hawaiian term referring to fragments of forest caused by flows. Three kipukas were chosen at <1 km distance one another (21°16' S, 55°47' E). These kipukas were remnants of the 1700 lava flow.

Sampling

On each lava flow, 3 plots of 100 m² were established. In each of these plots, 3 quadrats of 4 m² were randomly chosen and we collected 3 microplots (50 cm²) of each observed microhabitat hosting bryophytes. The position of the plots was determined with a GPS (Garmin 75), and elevation were taken with an altimeter calibrated with topographical maps (1:25 000). A preliminary inspection of the study sites was carried out to inventory the main microhabitats hosting bryophytes, resulting in the recognition of 23 microhabitats in three main ecological compartments: 1- mineral (on basaltic rocks), 2- organic decomposition (humus *sensus stricto*), 3- vegetal (bark, lower branches, living leaves, decaying wood, etc.). Among the microhabitats sampled, the “microcaves” microhabitat is formed by the porosity of the basalts which is more or less developed depending on the degassing during the cooling of the magma. “Non-woody detritus” refers to the

fine litterfall excluding all woody items. In total, 409 relevés were inventoried (142 for mineral, 8 for organic and 259 for vegetal compartments). This sampling was strongly influenced by the presence of the microhabitat available for bryophytes colonization.

In each 50 cm² microplot, all species were enumerated and the total cover of bryophytes as well as the cover of the individual species were estimated according to the Braun Blanquet scale (i=0.5%, +=3%, I=15%, II=37.5 %, III= 62.5 %, IV=85%, V=97.5%).

Nomenclature and identification

Specimens were identified in the laboratory at the species level. For the present study, we used both the data set of presence/absence of species and the cover of bryophytes. Optical equipments used were a stereo microscope (NIKON Wild M3B) and a light-microscope (Leica DMLB). The material was determined by C. Ah-Peng, J. Bardat. Nomenclature follows Wigginton (2004a) for liverworts and for hornworts and O'Shea (2006) for mosses. Authority of species is reported in Annexe 1. Voucher specimens were air-dried in paper bags and deposited at the herbarium REU at the University of La Réunion, duplicates were sent to the specialists.

Data analysis

For data analysis, the four youngest lava flows (1-19 years) were often combined as “young” lava flows. Descriptive statistics were used to describe **alpha diversity** (presence, frequency and distribution) of species in the different microhabitats. The main data matrix (species cover) consisted in 409 rows (microplots) and 189 columns (species). Rarefaction curves were used to compare diversity properties of community data between the 3 studied successional stages. To determine the effect of age and microhabitat on bryophyte species diversity, ANOVA was used. Linear regression equation was used to assess the relationship between the recorded total number of microhabitats and singletons with the total bryophyte species richness per flow along the chronosequence. The total **constancy** or importance of a species in the table was calculated for the three ecological compartments, this measure was based on the Shannon index. Species which are uniform across sets have a discrimination of 0 and species with all their constancy in a single set

have a discrimination of 1 and all other species scale in between depending on the concentration of their distribution.

Beta diversity of species and the turnover between microhabitats were investigated with the Jaccard index. This index was computed as $1 - [2B/(1+B)]$ where B is Bray Curtis dissimilarity index. We determined differences in species composition between plots of each lava flow, each ecological compartment and microhabitat with the multiple response permutation procedure (MRPP). This method provides a nonparametric test whether there is a significant difference between 2 or more groups of sampling unit. The MRPP statistic *delta* is the overall weighted mean of within-group means of the pairwise dissimilarities (using Bray Curtis dissimilarity) among sampling units. The A statistic from MRPP is the chance-corrected estimated of the distances explained by group identity (a value analogous to a coefficient of determination in a linear model) based on 1000 permutations. When all items are identical within groups, *delta* is 0 and A is 1; when A equals 0, the groups are no more different than expected by chance (Mielke & Berry 2001). In community ecology, values for A are commonly below 0.1 even when differences between groups are apparent; $A < 0.3$ may be regarded as showing that groups are significantly different (Holz & Gradstein 2005).

Principal components analysis (PCA) was used to determine main patterns of species distribution and to identify factors affecting species composition; we use the total value of occurrences of species within each microhabitat, per succession stage.

Statistical analysis were performed with R 2.5.0 (R Development Core Team (2006), with the packages Ade4, Labdsv and Vegan (<http://www.R-project.org>).

Results

Our inventory of bryophytes along a chronosequence of six lava flows yielded 176 species of bryophytes: 116 liverworts, 58 mosses and 2 hornworts. A total of 2233 identifications of specimens were made. Species richness increased with the age of the lava flow (Figure 37). In all three successional stages, liverworts were the most species rich group. Rarefaction curves of randomly pooled microplots in the three stages showed highest species numbers in forest stage and lowest

numbers in the early stage of lava flow vegetation (Fig. 38). The Tableau 13 reports the results of the ANOVA on bryophyte species diversity: effect of lava flow age on bryophyte species richness was significant ($F= 440.0145, p < 0.001$). Local bryophyte richness was significantly influenced by the ecological compartment ($F=32.4190, p<0.001$) and by the microhabitats ($F=3.0876, p<0.001$).

In the three ecological compartments, we were able to differentiate 23 microhabitats on the lowland lava flows listed in Tableau 14. The number of microhabitats per flow increased along the chronosequence with the bryophyte species richness (Figure 37). There was a significant positive and linear relationship between the total number of microhabitats and the total bryophyte species richness per flow ($R^2=0.9188, p<0.01, n=6$) in relation to the increasing complexity of the associated vegetation.

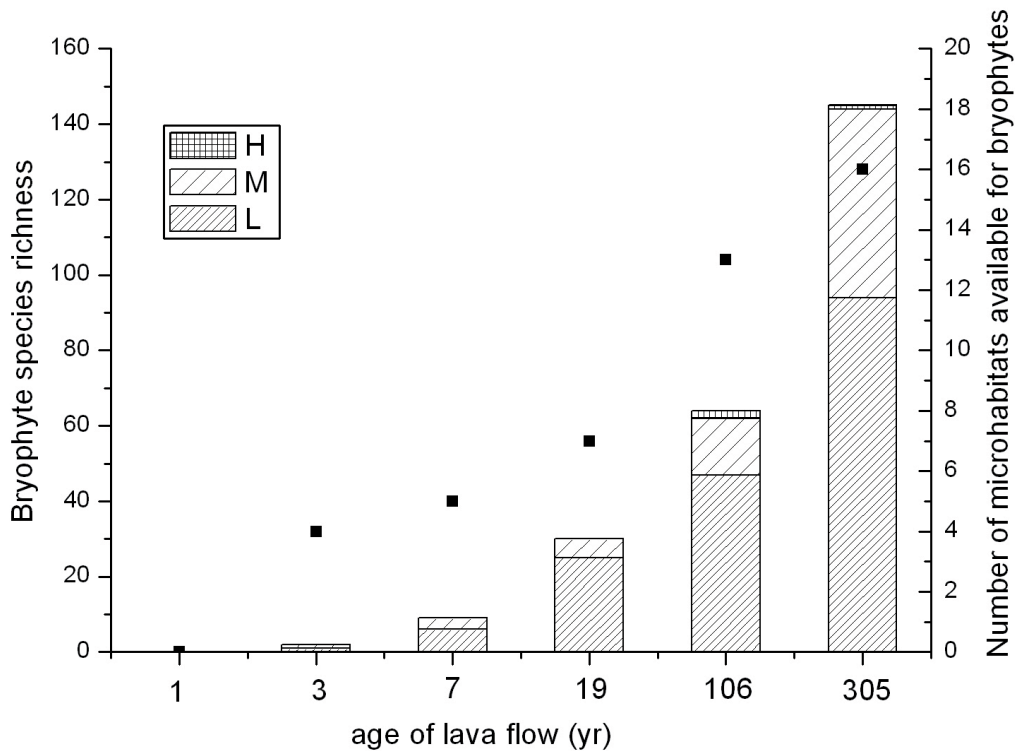


Figure 37 : Bryophyte species richness (**H**: hornworts; **M**: mosses; **L**: liverworts) and number of microhabitats (black squares) along a chronosequence of lava flows

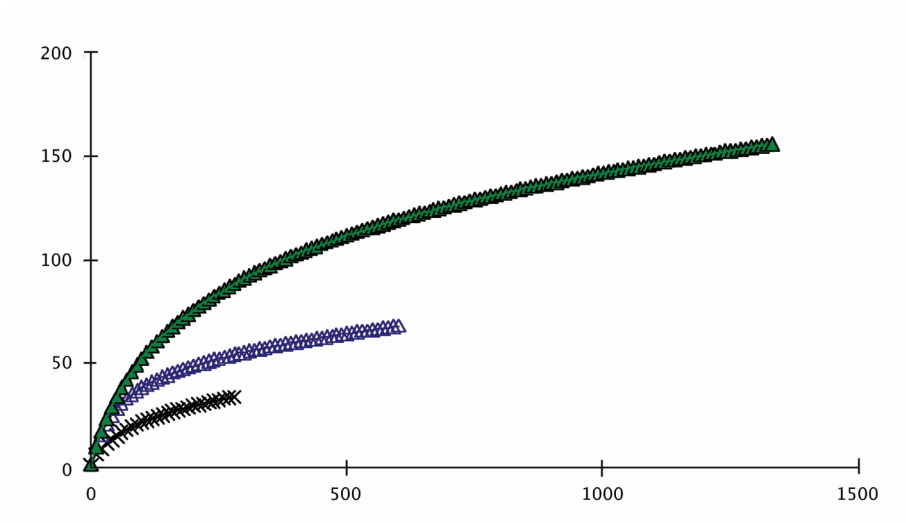


Figure 38 : Rarefaction curves of bryophytes plot in early (crosses), intermediate (open triangles) and forest (filled triangles) stages along a chronosequence of lava flows (average number of species as a function of number of individuals pooled)

Tableau 13 : Results of ANOVA on bryophytes species diversity per 2 X 2 m plot relative to age of lava flow, ecological compartment (mineral, organic and vegetal), and microhabitats (7 mineral, 1 organic, 15 vegetal)

	Df	Sum	Sq Mean	Sq F value	Pr(>F)
age	1	2013.03	2013.03	440.0145	< 2.2e-16
ecol.comp.	2	2013.03	148.31	32.4190	1.070e-13
microhabitat	20	282.51	14.13	3.0876	1.227e-05
age:ecol.comp.	2	52.37	26.18	5.7236	0.003565
age:microhabitat	14	168.89	12.06	2.6369	0.001137
Residuals	369	1688.15	4.57		

Distribution of bryophytes in different microhabitats

At the beginning of the succession, in the early stage, only mineral microhabitats were available (Fig. 39) and contained few species (1-3 species per microplot, Figure 40) with low abundance (< 10 %). Two moss species (*Campylopus aureonitens* and *Polytrichum commune*) were already present three years after the eruption in microcaves, on the basaltic blocks walls and under the blocks. After the first pioneer trees (native *Agarista salicifolia*, alien *Boehmeria penduliflora*) arrived after seven years, these two species also colonized the lower centimetres of the stem,

sheltered in lava cracks among boulders. Furthermore, the moss *Bryum billardieiri* colonized the blocks walls and was present under the blocks at this age. These three pioneer species were frequently found fertile. On the 19 year-lava flow, the richest microhabitat hosting bryophytes were the rachises of the fern *Nephrolepis abrupta* (mean species richness 4.8 ± 2.3 , $n = 14$); bryophytes were also present in the different mineral microhabitats. The absence of bryophytes as epiphytes (0 - 50 cm) may be explained by the absence of vascular plants. On the 106 year old lava flow, 11 new microhabitats were sampled (Figure 40), the mean species richness ranged between 7 and 9 species per microplot, and total of 64 species were recorded. The ground was covered mainly by old fronds of the fern *Dicranopteris linearis* and the humicolous microhabitat was the richest (mean species richness 7.8 ± 3.1 , $n = 6$), followed by the rachises of ferns (7.7 ± 2.9 , $n = 19$). The dense thickets of *Dicranopteris* sp. restricted the light availability at ground level, and specialized species living in mats in the shade included *Acrolejeunea pycnoclada* (32/605 total occurrences of species on this flow), *Telaranea diacantha* (29/605), *Cheilolejeunea trifaria* (31/605), *Cheilolejeunea usambarana* (34/605) and *Prionolejeunea grata* (31/605). Epiphyllous bryophytes on fern leaves were first recorded at this stage. On the 305 year lava flow, the diversification of vegetal microhabitats was highest (19) due to the increasing complexity of the forest by the presence of trees (height > 15 m), decaying wood, standing rotten wood, and litter. The richest microhabitat was the epiphytic one: tree bases between 100 - 150 cm harboured a maximum of mean species (9.1 ± 2.9 , $n = 17$), tree bases between 0 - 50 cm (8.7 ± 2.9 , $n = 23$), tree bases between 50 - 100 cm (7.7 ± 2.1 , $n = 21$), and epiphyllous bryophytes on fern leaves (6.7 ± 3.6 , $n = 15$).

Species richness of liverworts was higher than that of mosses in all three stages of the chronosequence. Hornworts were present only in the vegetal compartment mainly in the intermediate and forest stages. In terms of number of families, family richness was remarkably similar for mosses and liverworts (+ hornworts) and was equal in each ecological compartment along the chronosequence. We found 16 families for mosses and for liverworts and hornworts in the vegetal compartment, 11 families for organic compartment and 6 families for vegetal compartment (Figure 41).

In the mineral compartment, only four moss families were present in the early stage: Dicranaceae, Polytrichaceae, Bryaceae and Bartramiaceae, each represented by one species. In the

intermediate and forest stages, these families were replaced by Calymperaceae, Hypnaceae, Sematophyllaceae, Pilotrichaceae, Rhizogoniaceae and Fissidentaceae. These last three families were only recorded in the forest stage; they are in this study considered as shade epilithic mosses. Concerning liverworts, after their arrival on the 19 year old lava flow they included the families Aneuraceae (2 species), Cephaloziellaceae (2 species), Jubulaceae (1 species) and Lejeuneaceae (3 species).

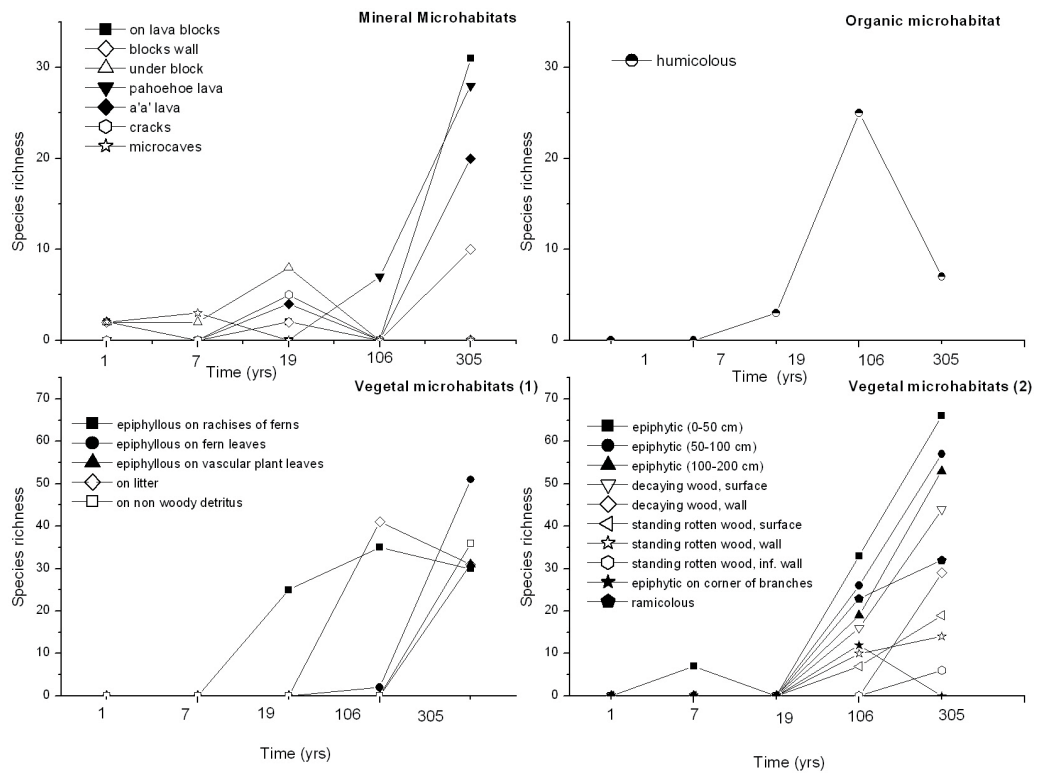


Figure 39 : Changes of total species richness in different microhabitats along a chronosequence of lava flows

In the organic compartment six families of mosses were recorded: Sematophyllaceae, Leucomiaceae, Hypnaceae and Calymperaceae are present only in the intermediate and forest stage. Dicranaceae is present from the early to the forest stage represented chronologically along the succession by *Campylopus* sp then by *Leucoloma* sp. Six families of liverworts, mainly leafy liverworts family (5/6) were recorded in the organic compartment: Lejeuneaceae, Jubulaceae, Aneuraceae, Lepidoziaceae, Mastigophoraceae and Plagiochilaceae.

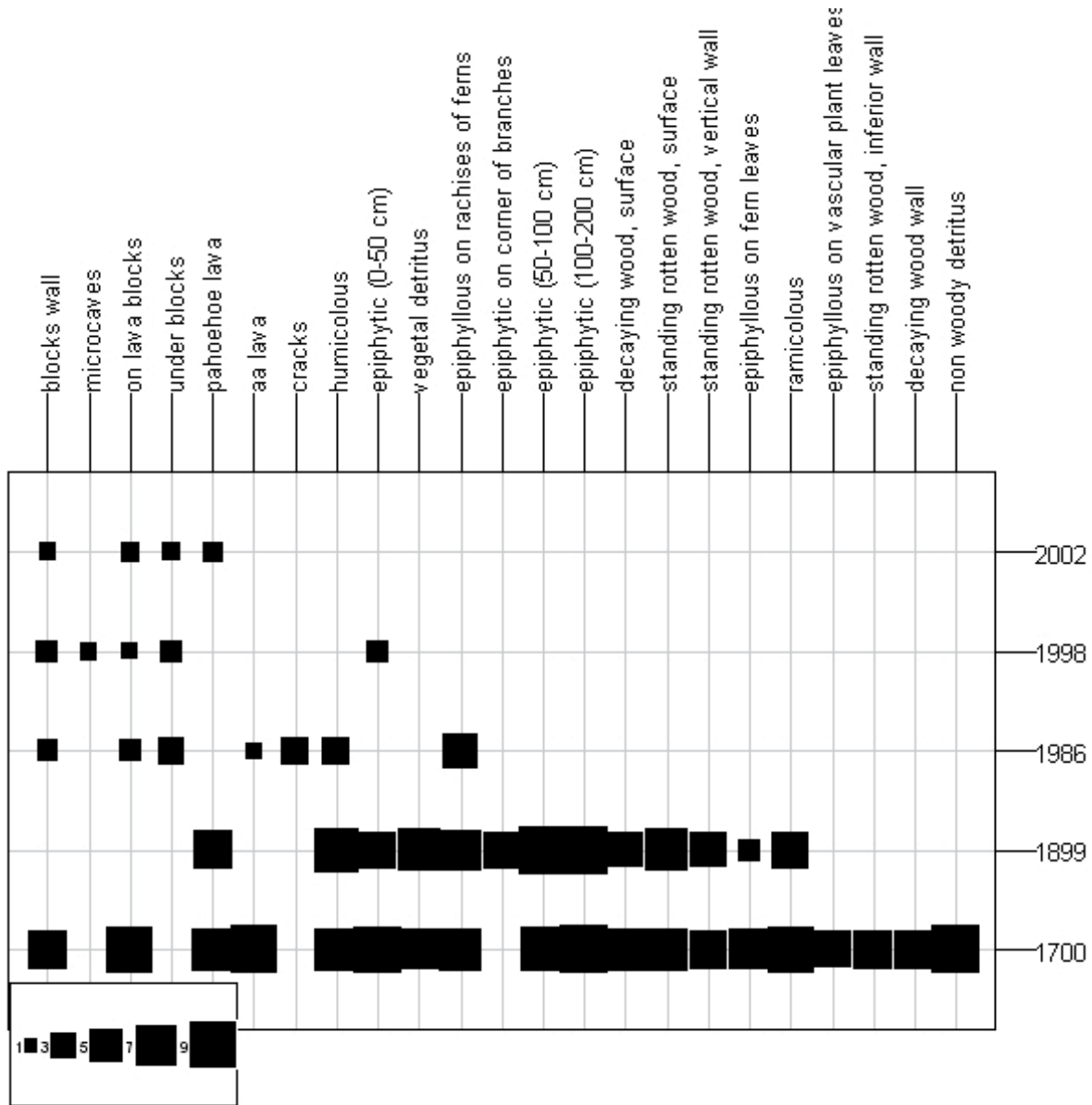


Figure 40 : Changes of mean bryophyte species per microplot (50 cm²) in the different microhabitats along the chronosequence

In the vegetal compartment, the most species rich moss family was Calymperaceae (10 species) in the oldest stage, followed by Sematophyllaceae (9 species) and Dicranaceae (7 species). Nine families were found only in the forest stage for mosses in this vegetal compartment. For liverworts, the family Lejeuneaceae with 68 species in 15 genera was the most species rich family, dominated by *Lejeunea* (11 species), *Cololejeunea* and *Ceratolejeunea* (9 species) and *Lopholejeunea* (8 species). Seven genera of Lejeuneaceae included fewer than 3 species each. Overall, in the forest stage Lejeuneaceae was the most species rich family in all three ecological compartments (mineral: 18 species, organic: 10 species, vegetal: 54 species).

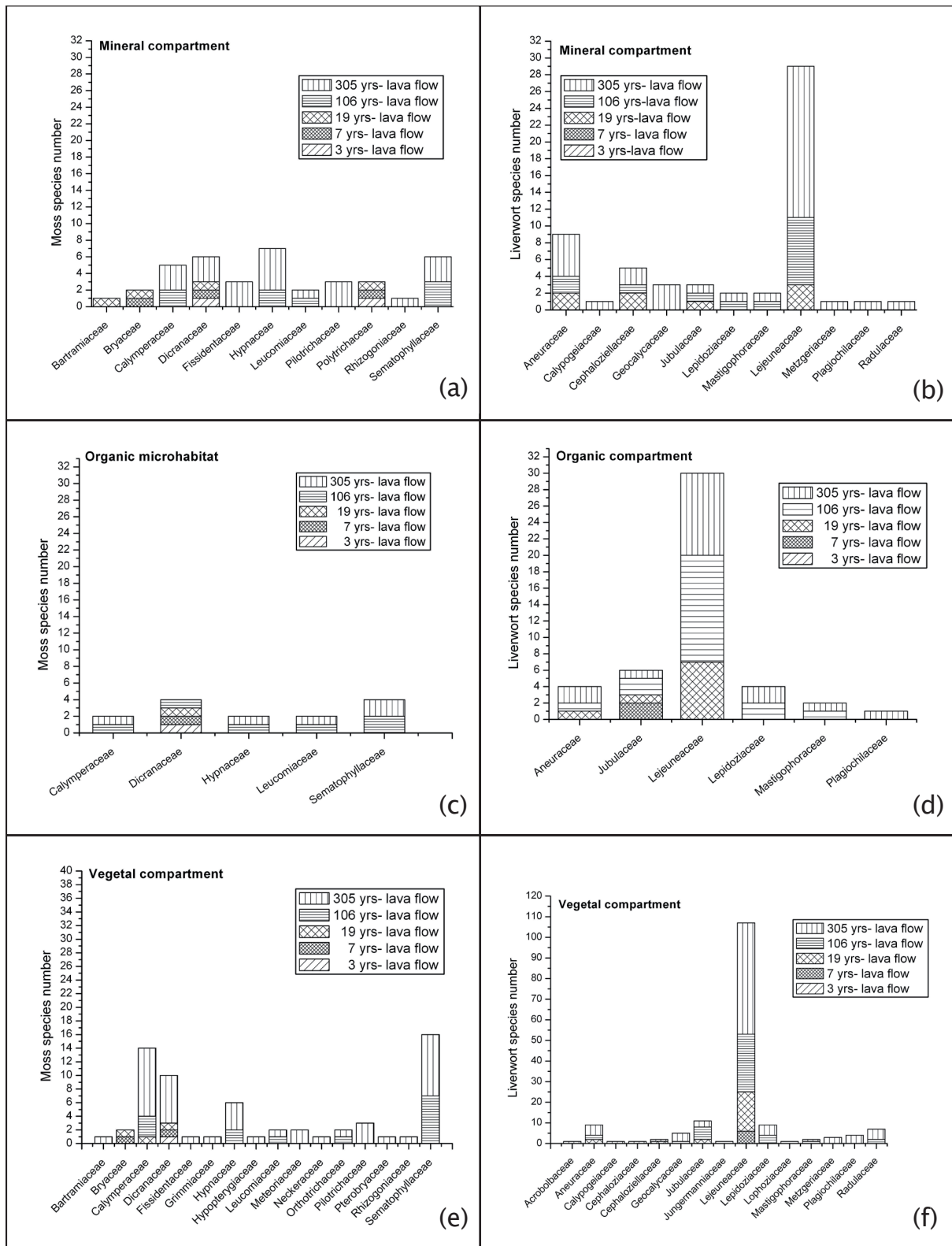


Figure 41 : Family distribution in the mineral, organic and vegetal compartment for mosses (a), (c), (e) and for liverworts (b), (d), (f) along the chronosequence of lava flows

The composition of bryophyte communities differed between the three ecological compartments. For species with a minimum constancy of 0.1 (occurring in 10 % of the sample plots), the relative frequency of these following species were the highest for the organic compartment: *Prionolejeunea grata*, *Bazzania decrescens* ssp. *molleri* and *Telaranea diacantha* were recorded respectively in 87 %, 75 % and 62 % of the total organic samples. For the vegetal compartment, *Prionolejeunea grata* had also the highest relative frequency with 48 %. *Campylopus aureonitens* occurred in 68 % of the sample plots of the mineral compartment. Most of the widespread species (*Prionolejeunea grata*, *Campylopus aureonitens*) have less than 40 % of abundance in microplot (50 cm²). No species recorded was both abundant and widespread. A few species are abundant in the sample (> 60 %), they are mainly represented by mosses (*Macrohymenium acidodon*, *Syrhodon apertifolius*) and are recorded only from the 1899 yr-lava flow, *Leucoloma boivinianum* for the 1700 lava flow, and *Ectropothecium regulare* in these both sites.

Fourteen species were restricted for one ecological compartment and therefore discriminant (D=1, Annexe 1): *Polytrichum commune* and *Cephaloziella kiaeri* were discriminant species for the mineral compartment, *Ceratolejeunea floribundaria* and *Ceratolejeunea variabilis* for the organic compartment, and *Calymperes hispidum*, *Cheilolejeunea usambarana*, *Cololejeunea obliqua*, *Lejeunea camerunensis*, *Microlejeunea africana*, *Plagiochila repanda*, *Radula evelynae* and *Schiffneriolejeunea pappeana* were recorded only in the vegetal microhabitat.

Numerous species appeared only as singletons along the chronosequence; singletons represented respectively, for the 1998, 1986, 1899, 1700 lava flow by 77 %, 40 %, 25 % and 63 % of the total species richness. However, the difference between total number of singletons per flow and the total number of bryophyte species richness was not significant ($t=-0.838$, $df=5,262$, $p=0.438$). The increase of the number of singletons along the chronosequence was highly correlated with the number of bryophyte species richness ($R^2=0.90$, $p<0.05$). Among the rare species, *Diplasiolejeunea cavifolia* (5/2233 occurrences) and *Leptolejeunea maculata* (4/2233) were recorded only as epiphylls on ferns and vascular plant leaves, *Bazzania nitida* (5/2233) on decaying wood and *Anastrophyllum piligerum* (1/2233) on standing rotten wood.

Species turnover

MRPP analysis revealed significant differences between the plots on different lava flows ($A = 0.1036$, $p < 0.001$), between the plots from different ecological compartment ($A = 0.04813$, $p < 0.001$) and from each microhabitat ($A = 0.1306$, $p < 0.001$). For each ecological compartment the highest Jaccard similarity index was recorded between the intermediate (1899) and the forest stage (1700) for the ecological compartment (29 %), mineral compartment (67 %) and organic compartment (74 %).

The difference of each lava flow studied in terms of bryophytes composition in each ecological compartment is shown by the high dissimilarities recorded (maximum dissimilarity 83 %).

Within the vegetal compartment along the succession, the maximum similarity of species composition (Table 14) is found for the epiphytic microhabitat at the three heights investigated (45 %, 47 % and 48 %). A similarity of 37 % was found between standing rotten wood and decaying wood surfaces. Epiphytic bryophytes at the lower trunk bases are shared with surfaces of decaying wood at 36 %. Epiphylls on fern leaves and epiphylls on vascular plants shared 42 % of their bryophyte composition. The rachises of ferns had a similarity of 42 % relative to the epiphytic communities at 0 - 50 cm. The microhabitat “epiphytic on ramifications of vascular plants” was quite distinct from the other microhabitats, with a highest similarity of 17 % relative to humicolous microhabitat. Species assemblages found on litter were most similar to those on the rachises of ferns (41 %).

Principal components analysis (PCA) of microhabitat differentiation of bryophytes revealed that at the early stage 62 % of the observed variation is explained by the first factor (Figure 42). Epiphytes on vascular plants (0 - 50 cm; C1) and epiphyllous bryophytes on rachises of ferns (C10) showed positive loadings but were negatively correlated, indicating a distinct bryophyte composition in these two microhabitats at the early stage. Cracks (A6), under blocks (A3) and humicolous (B2) microhabitats were highly correlated, probably due to the fact that at the early stage accumulation of organic material and humidity favoured the presence of bryophytes on these microsites. On lava blocks (A1), aa lava flow (A5), microcaves (A7) species assemblages were also strongly correlated, including *Polytrichum commune*, *Bryum billardieiri*, *Campylopus aureonitens* and *Ce-*

phalozziella kiaeri. The block wall microhabitat was the intermediate substrate between these two mineral habitats. The main distinction between the two main groups of bryophytes communities on mineral substrates on lava flows was that the first one had a high occurrence of liverworts (*Cylindrocolea gittinsi*, *Cephalozziella kiaeri*, *Riccardia cf. erosa*) that may be explained by sheltered and humid conditions due to the high porosity of lava blocks which are often filled with water (mist). The negative correlation exhibited by the epiphyllous bryophytes on fern rachises and on juveniles of pioneer trees (0 - 50 cm) indicates a distinct composition of bryophyte assemblages. The high negative loading on factor 2 for the epiphytic bryophytes (0 - 50 cm) reveals that this microhabitat is not well represented in this young stage (low species diversity, low occurrence of species, weak representation of C1-C2-C3 microhabitat types).

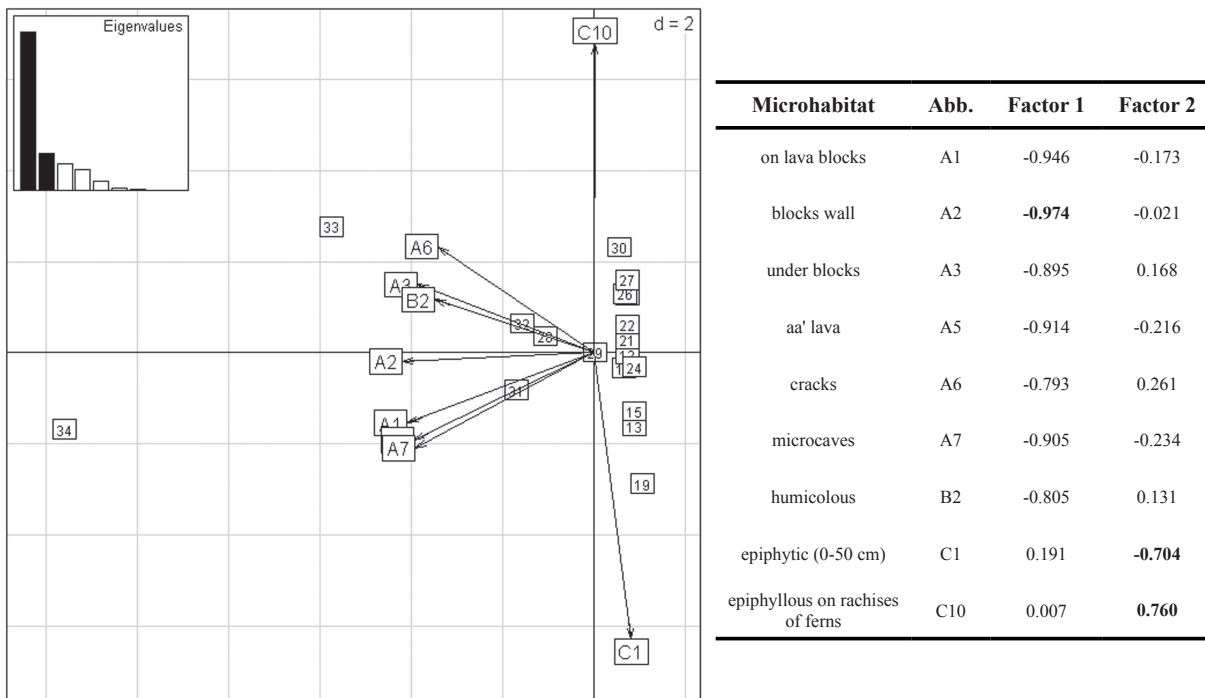


Figure 42 : Principal components analysis in the early stage of succession along the lava flows, numbers represents samples and table of the components loadings of the PCA considering the early stage (2002, 1998 and 1986)

The intermediate stage supported different bryophytes communities than the early stage (Figure 43). Two gradients could be distinguished. The first axis (F1, including 28 % of the total variation) corresponded to a gradient of light and humidity, from the ground (high humidity and low brightness) to the canopy (low humidity and high brightness). Three independent bryophytes groups exhibited a structural gradient from the ground to the low canopy along the second axis (F2, 24 %). Epiphytes at 100 - 200 cm (C3), epiphytic on branch ramifications (C13), ramicolous

(C14) and epiphyllous on fern rachises (C10) showed high positive loadings with F1. The epiphytic (0 - 50 cm, C1) and litter (C15) microhabitat were highly correlated for bryophyte composition. At this stage, the dense thickets of the fern *Dicranopteris linearis* formed created a homogeneous, humid and shady environment, allowing bryophytes species from pahoehoe lava flows, humicolous, epiphytic (0 - 50 cm) and decaying wood microhabitats to be shared. This was also the case for the intermediate level, where bryophytes living on rachises of ferns and as epiphytes (50 - 100 cm) were strongly linked, unlike the former stage. The last compartment was the upper one (> 2 m), outside of the canopy of *D. linearis*, where young pioneer trees (*Agarista salicifolia*, *Antirhea borbonica*...) emerged. Ramicolous (C14), epiphytic on branch ramifications (C13), standing rotten wood vertical and surface walls (C8 and C7) showed high positive correlations.

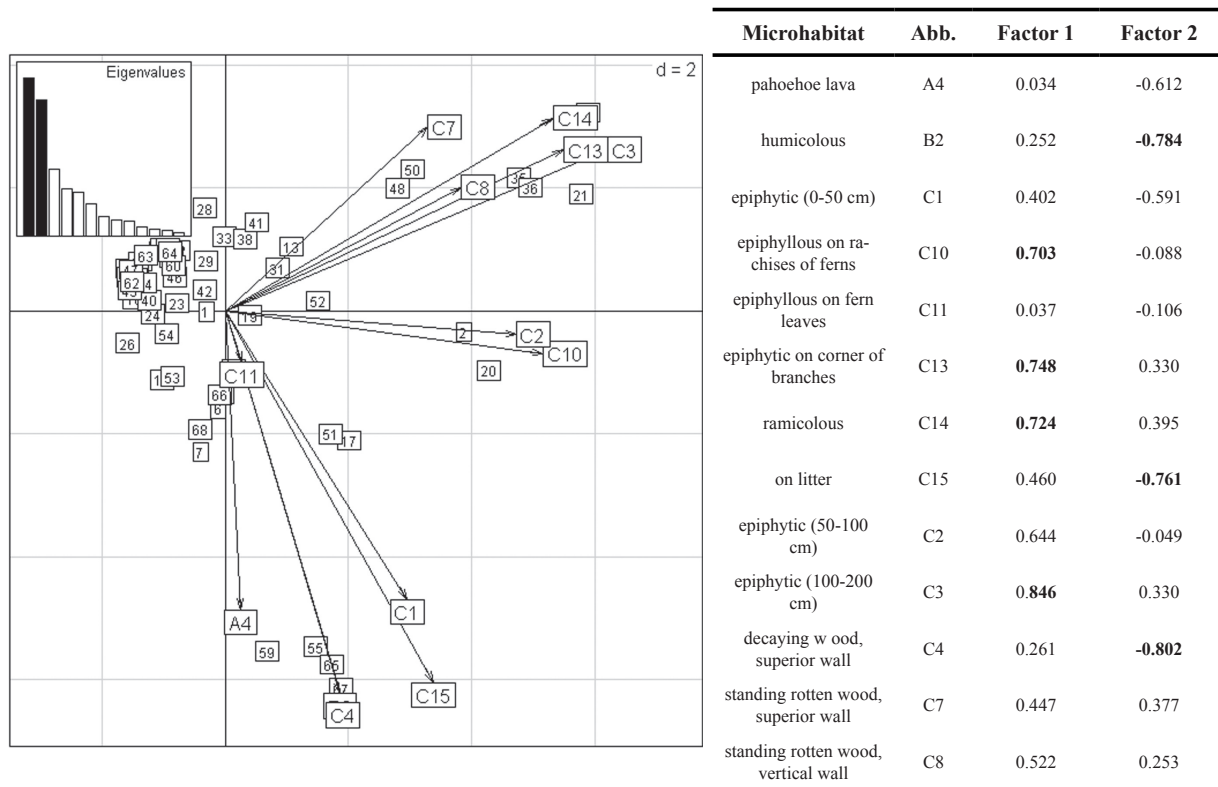


Figure 43 : Principal components analysis in the intermediate stage of succession along the lava flows and table of the components loadings in the intermediate stage (1899)

In the forest stage, the first PCA axis explained 40 % of the total variance (Figure 44). Bryophytes assemblages formed three main groups, (a) the epiphytic (C1, C2, C3) and epiphyllous bryophytes (C10, C11 and C12), (b) the humicolous and terricolous (B2, C16) bryophytes, and (c) the mineral (A1, A2, A4), standing rotten (C7, C8) and decaying (C4, C5) woods. The terricolous

Tableau 14 : Jaccard similarity indices for bryophyte species composition among the 23 microhabitats along the chronosequence of lava flows

Jaccard similarity index	on lava blocks	blocks wall	under blocks	pahoehoe lava	aa lava	cracks	microcaves	humicolous	epiphytic (0-50 cm)	epiphytic (50-100 cm)	epiphytic (100-200 cm)	decaying wood, superior wall	decaying wood wall	standing rotten wood,	standing rotten wood,	standing rotten wood, inferior wall	epiphyllous on rachises of ferns	epiphyllous on fern leaves	epiphyllous on vascular plant leaves	epiphytic on ramification of branches	ramicolous	on litter	on non woody detritus	
blocks wall	0,29																							
under blocks	0,13	0,28																						
under blocks	0,19	0,09	0,08																					
pahoehoe lava	0,40	0,27	0,18	0,19																				
aa lava	0,05	0,19	0,56	0,06	0,16																			
cracks	0,09	0,21	0,33	0,00	0,13	0,33																		
microcaves	0,25	0,13	0,11	0,21	0,29	0,09	0,06																	
epiphytic (0-50 cm)	0,26	0,09	0,03	0,17	0,18	0,01	0,00	0,20																
epiphytic (50-100 cm)	0,22	0,08	0,03	0,11	0,16	0,00	0,00	0,18	0,47															
epiphytic (100-200 cm)	0,19	0,05	0,03	0,10	0,16	0,01	0,00	0,18	0,45	0,48														
decaying wood, superior wall	0,29	0,09	0,04	0,30	0,22	0,02	0,00	0,27	0,36	0,28	0,23													
decaying wood wall	0,21	0,13	0,00	0,22	0,26	0,00	0,00	0,23	0,27	0,23	0,19	0,34												
standing rotten wood, superior wall	0,22	0,11	0,03	0,18	0,21	0,00	0,00	0,19	0,24	0,25	0,26	0,31	0,37											
standing rotten wood, vertical wall	0,12	0,06	0,00	0,10	0,15	0,00	0,00	0,23	0,17	0,18	0,18	0,2	0,27	0,22										
standing rotten wood, inferior wall	0,08	0,11	0,00	0,03	0,07	0,00	0,00	0,03	0,06	0,04	0,03	0,06	0,06	0,06	0,04									
epiphyllous on rachises of ferns	0,28	0,09	0,06	0,16	0,18	0,03	0,03	0,29	0,42	0,37	0,38	0,29	0,2	0,21	0,17	0,03								
epiphyllous on fern leaves	0,29	0,15	0,02	0,10	0,18	0,00	0,00	0,17	0,35	0,34	0,37	0,26	0,19	0,23	0,12	0,07	0,33							
epiphyllous on vascular plant leaves	0,18	0,07	0,00	0,10	0,10	0,00	0,00	0,09	0,20	0,20	0,25	0,11	0,11	0,14	0,10	0,03	0,23	0,42						
epiphytic on ramification of branches	0,02	0,00	0,00	0,02	0,03	0,00	0,00	0,17	0,06	0,13	0,15	0,09	0,03	0,08	0,09	0,00	0,16	0,1	0,05					
ramicolous	0,19	0,02	0,02	0,10	0,16	0,00	0,00	0,22	0,34	0,38	0,50	0,22	0,15	0,25	0,19	0,04	0,41	0,33	0,28	0,23				
on litter	0,20	0,07	0,04	0,27	0,18	0,02	0,00	0,36	0,39	0,38	0,30	0,36	0,25	0,29	0,2	0,05	0,41	0,24	0,14	0,16	0,35			
on non woody detritus	0,27	0,11	0,02	0,19	0,22	0,00	0,00	0,18	0,27	0,28	0,25	0,29	0,20	0,29	0,16	0,08	0,21	0,23	0,18	0,04	0,20	0,28		

community was mainly composed of the mosses *Acroporium megasporum*, *Fissidens brevifrons*, *Leucomium strumosum* and the liverworts *Ceratolejeunea stictophylla*, *Heteroscyphus dubius*, *Lejeunea caespitosa*, *Prionolejeunea grata* and *Telaranea diacantha*. All microhabitats were negatively correlated with factor 1; it appears that the gradient of humidity and light is less marked in the forest stage than on the 1899 lava flow; the canopy and the structure of the forest maintain constant conditions between grounds to 2 m height on bark. Factor 2 still indicates the structural gradient of bryophyte groups from the ground (mineral, decaying wood substrates) to the epiphytic-epiphyllous groups.

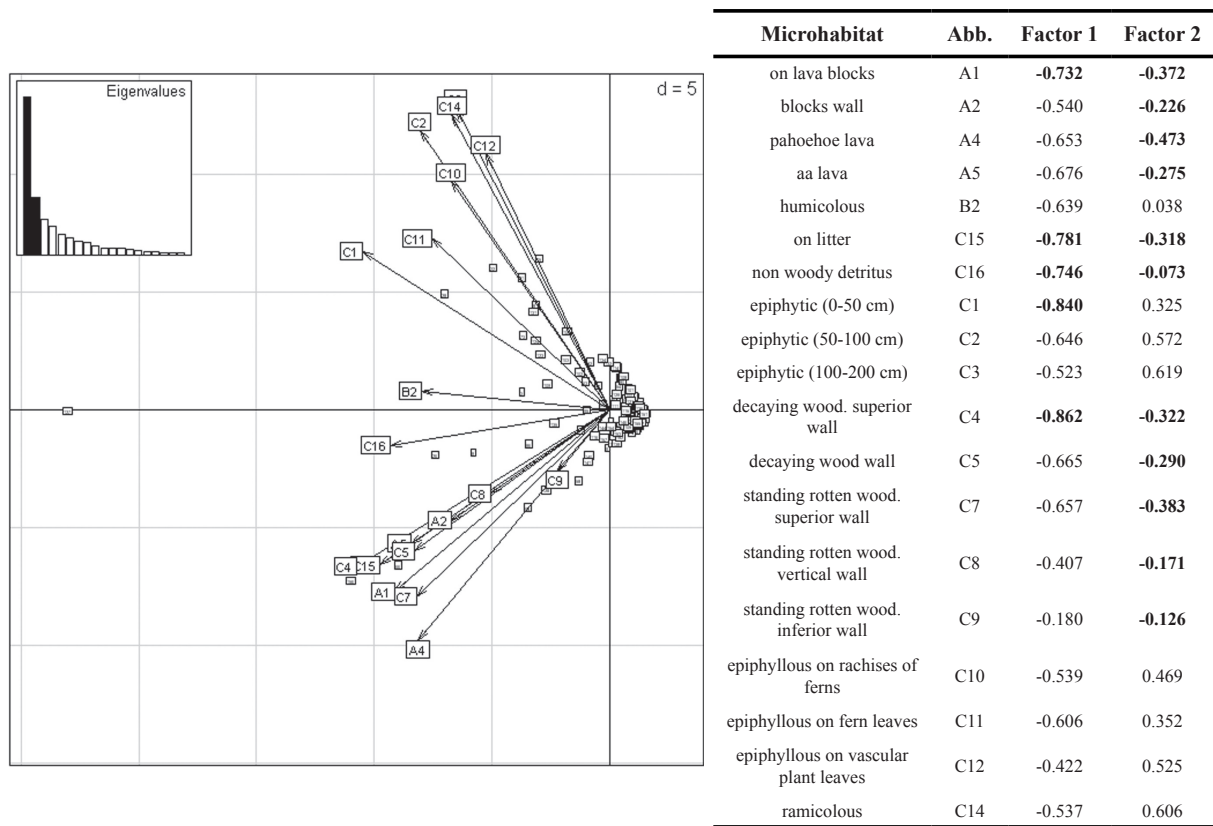


Figure 44 : Principal components analysis in the forest stage of succession along the lava flows

Discussion

Piton de la Fournaise volcano, with its high activity has regularly destroyed the former substrate to create a sterile basaltic ground. We found that this new substrate is colonized by bryophytes within 2 - 3 years after the eruption. Lowland lava flows show a high diversity of bryophyte species and great diversification of microhabitats. Using volcanic lava flows as a natural experimental set up allowed us to assess patterns influencing species richness and community assembly due to the low number of variables (homogeneity of substrates, vegetation, age...).

Bryophytes are not resource-limited organisms as they obtain directly what they need from the air. They are also wind dispersers with spores and therefore not dispersal-limited. The occurrence of bryophyte species along our studied chronosequence is therefore presumably primarily determined by the availability of suitable growth sites and microhabitats. As lava flows of Piton de la Fournaise are generally narrow, all of our study sites were within 100 m of mature forests as sources of diaspores. Despite these nearby sources of spores and propagules, colonization of bryophytes on lava flow appears to follow a predictable and distinct pattern in the early stage. This suggests, as also reported in plant community assembly in the high Arctic (Hodkinson et al. 2003), that bryophyte communities progressively recruit from a limited pool of effectively dispersed species, each with their particular ecological requirements that determines their point of entry into the community. The successful immigration of species on these lava flows were characterized by abilities to both sexually (frequent, and for *Campylopus aureonitens*, polysety: more spores on a sole gametophyte to disperse) and asexually dispersal (branchlets for *Campylopus aureonitens* and tubules for *Bryum billardieiri*). Noteworthy morphological adaptations were noticed as the presence of photosynthetic lamellae on the ventral surface of *Polytrichum commune*, that increases the photosynthetic are surface, and the presence of lamellae on the dorsal surface of *Campylopus aureonitens* its hyaline hairpoint, retaining dust, preventing desiccation and accelerating the recovery of the plants. The dark pigmentation of these pioneer plants may favour their resistance to high light intensity. Bryophytes in general and *Polytrichum commune* in particular are partly able to regulate their internal water content (Bayfield 1973). Moreover the production of rhizomes whose size is proportional to that of the colony (Corradini & Clement 1999) seem to account for the germination of seeds and the arrival of others plants on bare basaltic ground. In these volcanic

habitats of vegetation primary succession, competition appears to play a minor role in bryophyte community in the early stage; the ability to live in harsh environments seems to be predominant.

In the intermediate and forest stages, other processes may operate. Here, habitat heterogeneity seems to explain the increasing richness of bryophytes along the chronosequence of lava flow. The high cover and differences in the dominant plants architecture will lead to create more humid and shady conditions favoured by many bryophyte species. It is likely that the greater the diversity and abundance of microhabitats increase the chance of successful establishment, also reported for aspen boreal forests (Crites & Dale 1998).

Bryophytes are important components of lowland rain forests, in terms of species diversity and abundance, on different substrates and at different height of these substrates. In the course of primary succession, the complexity of the ecosystems increased (observed as the increasing number of microhabitats available for bryophytes) and accordingly bryophyte species diversity and cover also increased. On the 106 year old lava flow, bryophyte assemblages on the ground and as low epiphytes (0 - 50 cm) showed a high similarity of species composition. This transition of bryophytes from the ground to the trees was also reported for the Talamancan forests by Holz et al. (2002). On this 106 year old lava flow, the shady habitat under the canopy of the two meter tall fern *D. linearis* favoured the presence of forest species. Although this stage structurally does not represent a forest, bryophyte composition for the organic compartment on the ground exhibited the highest similarity (75 %) between the 106 and 305 year old flows.

We found that the species number of liverworts for each investigated microhabitat was higher than the number of mosses and hornworts along the chronosequence except in the early stage. Liverworts were recorded 7 years after the eruption, growing prostrate in mats, sheltered from the sun at the basis of ferns, vascular plants in cracks, but more surprisingly also growing directly under the fragmented rocks. This was the case of *Cephaloziella kiaeri* and *Cylindrocolea gittinsii*, the latter known as a terricolous species on banks in West Africa (Wigginton 2004b). Mosses, dominant as pioneers, appear to be more adapted to live under episodically dry conditions on the dark basaltic ground in open environments. This first stage of succession was dominated by acrocarpous mosses (*Campylopus aureonitens*, *Polytrichum commune*, *Bryum billardieiri*). Mosses are known to be opportunistic species (Slack 1982) that occupy transient habitats in which compe-

tition is limited (Watson 1981).

The contribution of dominant species changed markedly with the age of the lava flow; the proportion of rare species increases with the age of the lava flow and was the highest in the lowland rainforest. This lowland rainforest harbours the highest species richness along the succession, indicating that the climax situation is not reached and that niches are not saturated.

The number of microhabitats in the vegetal compartments was the highest with 16 different microhabitats recorded hosting bryophytes. A high dissimilarity between bryophyte communities in the three ecological compartments along the chronosequence indicates distinct stages of succession for bryophytes composition. In the early stage, species were exclusive to the mineral compartment, in the intermediate stage the organic compartment appears, and the forest stage is dominated by the vegetal microhabitats. The pioneer species of open environments on basaltic rocks were completely replaced at the end of the early stage by the shade epilithic bryophytes in mineral microhabitats. Concerning epiphytic microhabitats, some species are shared between the early and intermediate stages but are completely replaced in the forest system. Along the chronosequence, species composition exhibits a distinct gradient of succession within microhabitat.

This study was carried out at around 250 m, but the colonization and succession of bryophytes may differ at higher elevations. Strasberg (1994) reported that a 47 years-old lava flow between 700 - 1000 m on Réunion was half covered by diverse hygrophilous bryophytes species including some species of *Sphagnum*. On the Mauna Loa volcano on a aa lava type at 1127 m, Clarkson (1997) recorded the moss *Racomitrium lanuginosum* as an important component of the vegetation. The importance of rainfall and vertical precipitation are particularly accentuated in the study area, due to the inverse temperature layer that retains the clouds and allow daily precipitations (Barcelo 1996) as also reported in other elevated islands (Hawaii).

In conclusion, this is the first study to describe the bryophyte communities on lowland lava flows. This study furnishes the first insights about the fine scale variations of species composition and distribution in microhabitats which have been detailed along a chronosequence of six lava flows. Our results show a high diversity of bryophytes on lava flows (176 species) and a deterministic early primary succession in relation with the presence of suitable microhabitats suggesting a

strong linkage between bryophytes diversity/composition and the number/nature of microhabitats. We observed a succession of ecological compartments along the chronosequence where the diversity of bryophytes was dominant: mineral, organic and vegetal, this last one highly contributed to the species richness in the forest stage.

Bryophytes colonization and succession, immigration and extinction of species on lowland lava flows of Piton de la Fournaise seem not to be related to one distinct ecological process but are governed by the result of multiple processes (natural microhabitat gradient, life strategies of species, coexistence of species, climatic conditions...).

In terms of conservation of habitats, the high contribution of bryophytes to the local biological diversity, the presence of rare bryophyte species at this study scale highlight that these “ poor ” mineral environments have a high biological value and are important to conserve in a natural state to understand the development of lowland rainforests.

Acknowledgments

This research was supported in part by the Regional Council of La Réunion, the French Ministry of Research and the Deutscher Akademischer Austauschdienst (DAAD). Thanks to C. LaFarge, L. Ellis, J. Wilhabram, J.-P. Frahm, B. O’Shea, I. Bruggeman-Nannenga, T.A.J. Hedder-son, M. Wigginton for help with difficult taxa. We would like to thank P. Staménoff for assistance to sort out the species before identification, F. Ah-Peng, G. Lebreton and E. Dangles for data basing the specimens, and C. Bissery for statistical analysis.

References

- Aplet G.H. and Vitousek P.M. 1994. An age-altitude matrix analysis of Hawaiian rain-forest succession. *The Journal of Ecology* 82: 137-147.
- Atkinson I.A.E. 1970. Successional trends in the coastal and lowland forest of Mauna Loa and Kilauea volcanoes, Hawaii. *Pacific Sciences* 24: 387-400.
- Bakalin V.A. 2006. Ecological features and trends in the formation of the flora of liverworts under the impact of current volcanic and glacial activities: the example of Ushkhovskii volcano, Kamtchatka *Russian Journal of Ecology* 37: 16-22.
- Barcelo A. 1996. Analyse des mécanismes hydrologiques sur domaine volcanique insulaire tropical à relief jeune. Apports à la connaissance du bilan hydrique. Massif du Piton de la Fournaise (Ile de la Réunion). Montpellier II, Montpellier.
- Bayfield N.G. 1973. Notes on water relations of *Polytrichum commune* Hedw. *Journal of Bryology* 7: 607-617.
- Bergamini A., Pauli D., Peintinger M. and Schmid B. 2001. Relationships between productivity, number of shoots and number of species in bryophytes and vascular plants. *Journal of Ecology* 89: 920-929.
- Cadet T. 1977. La végétation de l'Ile de la Réunion: étude phytocéologique et phytosociologique. Aix-Marseille, Aix-Marseille.
- Clarkson B.D. 1997. Vegetation succession (1967-89) on five recent montane lava flows, Mauna Loa, Hawaii. *New Zealand Journal of Ecology* 22: 1-9.
- Corradini P. and Clement B. 1999. Growth pattern and modular reiteration of a hardy coloniser *Polytrichum commune* Hedw. *Plant Ecology* 143: 67-76.
- Crites S. and Dale M.R.T. 1998. Diversity and abundance of bryophytes, lichens, and fungi in relation to woody substrates and successional stage in aspen mixedwood boreal forests. *Canadian Journal of Botany* 76: 641-651.
- Drake D.R. and Mueller-Dombois D. 1993. Population development of rain forest trees on a chronosequence of Hawaiian lava flows. *Ecology* 74: 1012-1019.
- Griggs R.F. 1933. The colonization of the Katmai ash, a new and inorganic „soil“. *Journal of Botany* 20: 92-113.
- Grubb P.J. 1986. The ecology of establishment. In: A.D. Bradshaw, D.A. Goode and Thorp E. (eds), *Ecology and landscape design*. Blackwell, Oxford, pp. 83-98.
- Grubb P.J. 1987. Some generalizing ideas about colonization and succession in green plants and fungi. In: A.J. Gray, Crawley M. J. and Edwards P. J. (eds), *Colonization, succession and stability*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 83-102.
- Hodkinson I.D., Coulson S.J. and Webb N.R. 2003. Community assembly along proglacial chronosequences in the high Arctic: vegetation and soil development in north-west Svalbard. *Journal of Ecology* 91: 651-663.
- Hodkinson I.D., Coulson S.J. and Webb N.R. 2004. Invertebrate community assembly along proglacial chronosequences in the high Arctic. *Journal of Animal Ecology* 73: 556-568.
- Holz I. and Gradstein S.R. 2005. Cryptogamic epiphytes in primary and recovering upper montane oak forests of Costa Rica - species richness, community composition and ecology. *Plant Ecology* 178: 89-109.
- Holz I., Gradstein S.R., Heinrichs J. and Kapelle M. 2002. Bryophyte diversity, Microhabitat

- Differentiation, and Distribution of Life Forms in Costa Rican upper Montane *Quercus* Forest. *The Bryologist* 105: 334-348.
- Jongmans A.G., van Breemen N., Gradstein S.R. and van Oort F. 2001. How liverworts build hanging gardens from volcanic ash in Costa Rica. *Catena* 44: 13-22.
- Mielke P.W. and Berry K.J. 2001. Permutation methods: a distance function approach.
- O'Shea B.J. 2006. Checklist of the mosses of sub-Saharan Africa (version 5, 12/06). *Tropical Bryology Research Reports* 6: 1-252.
- Peltier A. 2007. Suivi, modélisation et évolution des processus d'injections magmatiques au Piton de la Fournaise (Réunion) à partir d'une analyse croisée des données de déformation, géochimiques et structurales. Laboratoire Géosciences Réunion, Observatoire volcanologique du Piton de la Fournaise, Institut de Physique du Globe de Paris. Université de La Réunion, Saint-Denis, p. 345.
- R Development Core Team. 2006. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Robyns W. 1932. La colonisation végétale des laves récentes du volcan Rumoka. *Institut Royal Colonial Belge, Sect. des Sciences Naturelle et médicale* 1: 3-33.
- Skottsberg C. 1941. Plant succession on recent lava flows in the island of Hawaii. *Vetenskap-och Vitterhetssamhalles Handlinger Sjätte Fojden Ser.B. Bd.1* 8: 32.
- Slack N.G. 1982. Bryophytes in relation to ecological niche theory *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 52: 199-217.
- Smathers G.A. and Mueller-Dombois D. 1974. Invasion and recovery of vegetation after a volcanic eruption in Hawaii. National Park Service.
- Strasberg D. 1994. Dynamique des forêts tropicales de l'île de la Réunion : processus d'invasions et de régénération sur les coulées volcaniques. Montpellier II, Montpellier.
- Thébaud C. and Strasberg D. 1997. Plant dispersal in fragmented landscapes: a field study of woody colonization in rainforest remnants of the Mascarene archipelago. In: Laurance W. F. and Richard O. Bierregaard J. (eds), *Tropical Forest remnants*. The University of Chicago Press, Chicago & London, pp. 321-322.
- Watson M.A. 1981. Patterns of microhabitat occupation of six closely related species along a complex altitudinal gradient *Ecology* 62: 1067-1078.
- Wigginton M.J. 2004a. Checklist and distribution of the liverworts and hornworts of Sub-Saharan Africa, including the East African Islands (edition 2, September 2004). *Tropical Bryology Research Reports* 5: 1-102.
- Wigginton M.J. (ed). 2004b. E.W.Jones's Liverwort and Hornwort Flora of West Africa. National Botanic Garden of Belgium, Meise.

Annexe 1 : Species distribution in ecological compartments (**Min**: mineral, **Org**: organic, **Veg**: vegetal) along the chronosequence. Discriminant species for ecological compartments are reported for species with a minimum constancy of 0.01; **L**: Liverwort, **M**: Mosses, **H**: Hornwort

Taxon	Family	Type	Presence/Absence on lava flow							Occurrence			Discr
			2002	1998	1986	1899	1700	Min	Org	Veg			
<i>Acanthocoleus madagascariensis</i> (Steph.) Kruijt	Lejeuneaceae	H				X			0	0	1	-	
<i>Acrolejeunea emergens</i> var. <i>emergens</i> (Mitt.) Steph.	Lejeuneaceae	H	X	X	X	X			0	1	12	0.488	
<i>Acrolejeunea pycnoclada</i> (Taylor) Schiffn.	Lejeuneaceae	H	X	X	X				0	2	32	0.426	
<i>Acroporium megasporum</i> (Duby) M.Fleisch.	Sematophyllaceae	M	X	X	X	X			2	3	34	0.400	
<i>Acroporium pungens</i> (Hedw.) Broth	Sematophyllaceae	M	X	X	X				0	0	5	-	
<i>Aerobryidium subpiligerum</i> var. <i>majus</i> (Renauld & Cardot) Wijk & Margad.	Meteoriaceae	M				X			0	0	1	-	
<i>Aerobryopsis capensis</i> (Müll.Hal.) M.Fleisch.	Meteoriaceae	M				X			0	0	1	-	
<i>Anastrophyllum piligerum</i> (Reinw. & Lindenb.) Trevis.	Lophoziaceae	H		X					0	0	1	-	
<i>Bazzania decrescens</i> (Lehm. & Lindenb.) Trevis.	Lepidoziaceae	H	X	X	X	X			0	0	19	-	
<i>Bazzania decrescens</i> ssp. <i>molleri</i> Steph.	Lepidoziaceae	H	X	X	X	X			0	6	39	0.589	
<i>Bazzania nitida</i> (F.Weber) Grolle	Lepidoziaceae	H				X			0	0	5	-	
<i>Bazzania roccatii</i> Gola	Lepidoziaceae	H				X			0	0	3	-	
<i>Bryum billardierei</i> var. <i>billardierei</i> Schwägr.	Bryaceae	M	X	X					48	1	5	0.388	
<i>Callicostella africana</i> Mitt.	Pilotrichaceae	M				X			2	0	1	-	
<i>Callicostella fissidentella</i> (Besch.) Kindb.	Pilotrichaceae	M				X			3	0	4	-	
<i>Callicostella</i> sp.	Pilotrichaceae	M							0	0	1	-	
<i>Callicostella usambarica</i> (Müll.Hal) Broth.	Pilotrichaceae	M				X			1	0	2	-	
<i>Calymperes hispidum</i> Renauld & Cardot	Calymperaceae	M		X					1	0	41	1	
<i>Calymperes palisotii</i> Schwägr.	Calymperaceae	M		X					0	0	2	-	
<i>Calymperes</i> sp.	Calymperaceae	M							0	0	3	-	
<i>Calypogeia afrocaerulea</i> E.W.Jones	Calypogeiaceae	H				X			2	0	0	-	
<i>Calypogeia microstipula</i> (Steph.) Steph.	Calypogeiaceae	H				X			2	0	0	-	
<i>Campylopus aureonitens</i> (Müll.Hal.) A. Jaeger	Dicranaceae	M	X	X	X				97	1	1	0.615	
<i>Campylopus pyriformis</i> var. <i>pyriformis</i> (Schultz) Brid.	Dicranaceae	M			X				0	1	0	1	
<i>Cephalozia connivens</i> ssp. <i>fissa</i> Vá a	Cephaloziaceae	H				X			0	0	1	-	

to be continued

Taxon	Family	Type	Presence/Absence on lava flow						Occurrence			Discr.
			2002	1998	1986	1899	1700	Min	Org	Veg		
<i>Cephalozia kiaeeri</i> (Austin) Douin	Cephaloziales	H		X			X		25	0	1	1
<i>Ceratolejeunea belangeriana</i> (Gottsche) Steph.	Lejeuneaceae	H		X			X		0	0	3	-
<i>Ceratolejeunea calabariensis</i> Steph.	Lejeuneaceae	H				X	X		1	1	49	0.387
<i>Ceratolejeunea cf. beninensis</i> E.W. Jones et Vanden Berghen	Lejeuneaceae	H					X		0	0	1	-
<i>Ceratolejeunea cornuta</i> (Lindenb.) Steph.	Lejeuneaceae	H		X					0	0	1	-
<i>Ceratolejeunea diversicornua</i> Steph.	Lejeuneaceae	H				X			0	0	5	-
<i>Ceratolejeunea floribunda</i> Steph.	Lejeuneaceae	H				X			0	1	1	1
<i>Ceratolejeunea</i> ssp.	Lejeuneaceae	H							0	1	1	1
<i>Ceratolejeunea stictophylla</i> Herzog ex. Vanden Berghen	Lejeuneaceae	H				X			6	0	37	0.517
<i>Ceratolejeunea variabilis</i> (Lindenb.) Schiffn.	Lejeuneaceae	H				X			0	1	2	1
<i>Ceratolejeunea zenkeri</i> Steph.	Lejeuneaceae	H				X			3	2	68	0.246
<i>Cheilolejeunea camerunensis</i> S.W. Arnell	Lejeuneaceae	H					X		0	0	1	-
<i>Cheilolejeunea intertexta</i> (Lindenb.) Steph.	Lejeuneaceae	H				X			0	0	1	-
<i>Cheilolejeunea krakammae</i> (Lindenb.) R.M. Schust.	Lejeuneaceae	H		X			X		0	1	16	0.420
<i>Cheilolejeunea serpentina</i> (Mitt.) Mizut.	Lejeuneaceae	H						X	0	0	1	-
<i>Cheilolejeunea surrepens</i> (Mitt.) E.W. Jones	Lejeuneaceae	H						X	2	0	14	-
<i>Cheilolejeunea trifaria</i> (Reinw., Blume et Nees) Mizut.	Lejeuneaceae	H		X			X		0	1	36	0.369
<i>Cheilolejeunea usambarana</i> (Steph.) Grolle	Lejeuneaceae	H		X			X		0	0	42	1
<i>Chiloscyphus martianus</i> (Nees) J.J. Engel et R.M. Schust.	Geocalycaceae	H					X		1	0	4	-
<i>Clastobryophilum bogoricum</i> (Bosch & Sande Lac.) M. Fleisch.	Sematophyllaceae	M					X		0	0	1	-
<i>Cololejeunea cuneata</i> (Lehm. & Lindenb.) Herzog	Lejeuneaceae	H					X		0	0	4	-
<i>Cololejeunea duvignaudii</i> E.W. Jones	Lejeuneaceae	H						X	0	0	1	-
<i>Cololejeunea duvignaudii</i> var. <i>papillata</i> Tixier	Lejeuneaceae	H					X		0	0	1	-
<i>Cololejeunea haskarlana</i> (Lehm. & Lindenb.) Schiffn.	Lejeuneaceae	H					X		2	0	2	-
<i>Cololejeunea hildebrandii</i> (Austin) Steph.	Lejeuneaceae	H				X			0	0	1	-
<i>Cololejeunea marginata</i> (Lehm. et Lindenb.) Schiffn.	Lejeuneaceae	H					X		0	0	5	-
<i>Cololejeunea minutissima</i> (Sm.) Schiffn.	Lejeuneaceae	H			X				0	0	1	-

to be continued

Taxon	Family	Type	Presence/Absence on lava flow					Occurrence			Discr.
			2002	1998	1986	1899	1700	Mip	Org	Veg	
<i>Cololejeunea obliqua</i> (Nees & Mont.) Schiffn.	Lejeuneaceae	H				X		1	0	31	-
<i>Cololejeunea peponiformis</i> Mizut.	Lejeuneaceae	H				X		0	0	8	-
<i>Colura cf. duseonii</i> (Steph.) Steph.	Lejeuneaceae	H				X		0	0	3	-
<i>Colura digitalis</i> (Mitt.) Steph.	Lejeuneaceae	H				X		0	0	2	-
<i>Colura heimii</i> Jov.-Ast	Lejeuneaceae	H				X		0	0	2	-
<i>Colura obesa</i> Ast	Lejeuneaceae	H				X		0	0	1	1
<i>Colura</i> sp. KIPA11C12R3. new	Lejeuneaceae	H				X		0	0	1	-
<i>Colura</i> sp. Section Macrothampus	Lejeuneaceae	H			X			0	0	7	-
<i>Colura tenuicornis</i> (A.Evans) Steph.	Lejeuneaceae	H		X				0	1	7	0.626
<i>Conoscyphus trapezioides</i> (Sande Lac.) Schiffn.	Geocalycaceae	H			X			0	0	2	-
<i>Cylindrocolea gitinsii</i> (E.W.Jones) R.M.Schuster	Cephalozeliaceae	H		X				12	0	1	-
<i>Dendroceros africanus</i> Steph.	Dendrocerotaceae	A				X		0	0	1	-
<i>Dendroceros borbonicus</i> Steph.	Dendrocerotaceae	A			X			0	0	2	-
<i>Dendroceros</i> sp.	Dendrocerotaceae	A						0	0	5	-
<i>Diplasiolejeunea cavifolia</i> Steph.	Lejeuneaceae	H				X		0	0	5	-
<i>Diplasiolejeunea cf. rudolphinea</i> Steph.	Lejeuneaceae	H	X					0	0	1	-
<i>Drepanolejeunea cambouena</i> Steph.	Lejeuneaceae	H				X		0	2	14	0.589
<i>Drepanolejeunea madagascariensis</i> (Steph.) Grolle	Lejeuneaceae	H				X		0	0	7	-
<i>Drepanolejeunea physaefolia</i> (Gottsche) Steph.	Lejeuneaceae	H		X				1	0	18	-
<i>Drepanolejeunea trematodes</i> (Nees) Bischl.	Lejeuneaceae	H				X		0	0	1	-
<i>Ectropothecium regulare</i> (Brid.) A. Jaeger	Hypnaceae	M			X			3	0	2	-
<i>Ectropothecium valentinii</i> Besch.	Hypnaceae	M				X		1	0	4	-
<i>Fissidens brevifrons</i> Mitt.	Fissidentaceae	M				X		13	0	0	-
<i>Fissidens cf. asplenioides</i> Hedw.	Fissidentaceae	M				X		0	0	1	-
<i>Fissidens madecassus</i> Müll.Hal.	Fissidentaceae	M				X		1	0	0	-
<i>Fissidens plumosus</i> Hornsch.	Fissidentaceae	M				X		2	0	0	-
<i>Fruillania apicalis</i> Mitt.	Jubulaceae	H		X				0	0	6	-

to be continued

Taxon	Family	Type	Presence/Absence on lava flow					Occurrence			Discr.
			2002	1998	1986	1899	1700	Min	Org	Vege	
<i>Fruillania apiculata</i> (Reinw., Blume & Nees) Nees	Jubulaceae	H			X	X	X	0	0	8	-
<i>Fruillania capensis</i> Gottsche	Jubulaceae	H		X	X	X	X	2	1	33	0.241
<i>Fruillania grossiclavata</i> Steph.	Jubulaceae	H			X			0	1	26	0.372
<i>Fruillania repandistipula</i> Sande Lac.	Jubulaceae	H		X	X			0	0	1	-
<i>Fruillania usambarana</i> Schiffn. ex Steph.	Jubulaceae	H		X	X	X	X	0	0	9	-
<i>Gymnostomiella vernicosa</i> var. <i>tenerum</i> (Müll.Hal. ex Dusén) Arts	Grimmiaceae	M			X	X	X	0	0	1	-
<i>Heteroscyphus dubius</i> (Gottsche) Schiffn.	Geocalycaceae	H			X	X	X	19	0	31	0.372
<i>Heteroscyphus splendens</i> (Lehm. et Lindenb.) Grollle	Geocalycaceae	H			X	X	X	0	0	4	-
<i>Hypopterygium tamarisci</i> (Sw. ex Sw.) Brid. ex Müll.Hal.	Hypopterygiaceae	M			X	X	X	0	0	1	-
<i>Isopterygium chryseolum</i> Besch.	Hypnaceae	M			X	X	X	1	0	1	-
<i>Jaegerina solitaria</i> (Brid.) A.Jaeger	Pterobryaceae	M			X	X	X	0	0	1	-
<i>Jamesoniella contracta</i> (Reinw., Blume & Nees) N.Kitag.	Jungermanniaceae	H			X	X	X	0	0	1	-
<i>Lejeunea caespitosa</i> Lindenb.	Lejeuneaceae	H		X	X	X	X	5	0	17	-
<i>Lejeunea camerunensis</i> (Steph.) E.W.Jones	Lejeuneaceae	H			X	X	X	0	0	31	1
<i>Lejeunea cf. ecarinata</i> (Steph.) Steph.	Lejeuneaceae	H			X	X	X	0	0	1	-
<i>Lejeunea</i> sp. 1	Lejeuneaceae	H		X				0	0	1	-
<i>Lejeunea confusa</i> E.W. Jones	Lejeuneaceae	H			X	X	X	2	1	35	0.245
<i>Lejeunea eckloniana</i> Lindenb.	Lejeuneaceae	H			X	X	X	0	0	2	-
<i>Lejeunea flava</i> (Sw.) Nees <i>subsp. flava</i> Schuster	Lejeuneaceae	H		X	X	X	X	0	0	18	-
<i>Lejeunea obtusata</i> Gottsche	Lejeuneaceae	H			X	X	X	0	0	1	-
<i>Lejeunea papilionacea</i> Steph.	Lejeuneaceae	H			X	X	X	0	0	6	-
<i>Lejeunea ramosissima</i> Steph.	Lejeuneaceae	H		X				0	0	1	-
<i>Lejeunea rodriguezii</i> (Steph.) Steph.	Lejeuneaceae	H				X	X	1	0	0	-
<i>Lejeunea</i> ssp.	Lejeuneaceae	H						0	0	7	-
<i>Lejeunea tabularis</i> (Spreng.) Gottsche et al.	Lejeuneaceae	H		X				0	0	11	-
<i>Leptolejeunea maculata</i> (Mitt.) Schiffn.	Lejeuneaceae	H			X	X	X	0	0	4	-
<i>Leptoscyphus infuscatus</i> (Mitt.) E.W.Jones	Geocalycaceae	H			X	X	X	2	0	0	-

to be continued

Taxon	Family	Type	Presence/Absence on lava flow						Occurrence			Discr.
			2002	1998	1986	1899	1700	Min	Org	Veg		
<i>Lethocolea congesta</i> (Lehm.) S.W.Arnell	Acrobolbaceae	H				X	X	0	0	1	-	
<i>Leucoloma bifidum</i> (Brid.) Brid.	Dicranaceae	M				X	X	0	0	2	-	
<i>Leucoloma capillifolium</i> Renauld	Dicranaceae	M				X	X	3	0	19	-	
<i>Leucoloma cf. boivinianum var. boivinianum</i> Besch.	Dicranaceae	M				X	X	0	0	1	-	
<i>Leucoloma cf. delicatum</i> Renauld	Dicranaceae	M				X	X	0	0	2	-	
<i>Leucoloma fuscifolium</i> Besch.	Dicranaceae	M				X	X	1	0	1	-	
<i>Leucoloma longifolium</i> (Brid.) Wijk & Margad.	Dicranaceae	M				X	X	1	0	2	-	
<i>Leucoloma rutenbergii var. elatum</i> Renauld	Dicranaceae	M				X	X	1	0	3	-	
<i>Leucoloma seychellense</i> Besch.	Dicranaceae	M				X	X	0	0	7	-	
<i>Leucoloma</i> ssp.	Dicranaceae	M						0	0	4	-	
<i>Leucomium strumosum</i> (Hornsch.) Mitt.	Leucomiaceae	M			X	X	X	15	1	5	0.238	
<i>Leucophanes angustifolium</i> Renauld & Cardot	Calympereaceae	M				X	X	3	0	12	-	
<i>Leucophanes hildebrandtii</i> Müll.Hal.	Calympereaceae	M				X	X	0	0	7	-	
<i>Leucophanes rodriguezii</i> Müll.Hal.	Calympereaceae	M				X	X	0	0	13	-	
<i>Leucophanes</i> sp.	Calympereaceae	M						1	0	9	-	
<i>Lopholejeunea borbonica</i> Steph.	Lejeuneaceae	H				X	X	0	0	1	-	
<i>Lopholejeunea eulopha</i> (Taylor) Schiffn.	Lejeuneaceae	H			X	X	X	0	0	11	-	
<i>Lopholejeunea grandicrista</i> Steph.	Lejeuneaceae	H				X	X	0	0	4	-	
<i>Lopholejeunea minima</i> Vanden Berghen	Lejeuneaceae	H			X	X	X	2	0	17	-	
<i>Lopholejeunea nigricans</i> (Lindenb.) Schiffn.	Lejeuneaceae	H				X	X	1	0	19	-	
<i>Lopholejeunea obtusilacera</i> Herzog	Lejeuneaceae	H				X	X	1	0	21	-	
<i>Lopholejeunea quinquecarinata</i> Vanden Berghen	Lejeuneaceae	H				X	X	0	0	3	-	
<i>Lopholejeunea</i> sp.	Lejeuneaceae	H						0	0	1	-	
<i>Lopholejeunea subfusca</i> (Nees) Schiffn.	Lejeuneaceae	H			X	X	X	0	0	23	-	
<i>Macromyrium acidodon</i> (Mont.) Dozy & Molk.	Sematophyllaceae	M			X	X	X	0	0	1	-	
<i>Macromitrium mauritianum</i> Schwägr.	Orthotrichaceae	M			X	X	X	0	0	23	-	
<i>Mastigophora dictados</i> (Brid. ex F.Weber) Nees	Mastigophoraceae	H			X	X	X	1	3	46	0.433	

to be continued

Taxon	Family	Type	Presence/Absence on lava flow					Occurrence			Discr.
			2002	1998	1986	1899	1700	Min	Org	Veg	
<i>Metzgeria cf. consanguinea</i> Schiffn.	Metzgeriaceae	H				X	X	0	0	1	-
<i>Metzgeria furcata</i> (L.) Dumort.	Metzgeriaceae	H				X	X	0	0	9	-
<i>Metzgeria madagassa</i> Steph.	Metzgeriaceae	H				X	X	2	0	3	-
<i>Metzgeria</i> sp.	Metzgeriaceae	H						0	0	1	-
<i>Microlejeunea africana</i> Steph.	Lejeuneaceae	H		X		X	X	0	0	33	1
<i>Mittenothamnium bescherellei</i> (Renauld & Cardot) Cardot	Hypnaceae	M				X	X	0	0	3	-
<i>Mittenothamnium madagassum</i> (Besch.) Cardot	Hypnaceae	M				X	X	5	2	13	0.349
<i>Papillidiopsis complanata</i> (Dixon) W.R.Buck & B.C.Tan	Sematophyllaceae	M				X	X	0	0	12	-
<i>Papillidiopsis mahensis</i> (Besch.) O'Shea	Sematophyllaceae	M				X	X	0	0	1	-
<i>Philonotis bescherellei</i> Thér.	Bartramiaceae	M				X	X	0	0	1	-
<i>Philonotis hastata</i> (Duby) Wijk & Margad.	Bartramiaceae	M		X				1	0	0	-
<i>Phylodon truncatulus</i> (Müll. Hal.) W.R.Buck	Hypnaceae	M				X	X	1	0	0	-
<i>Plagiochila boivinii</i> Steph.	Plagiochilaceae	H				X	X	0	0	6	-
<i>Plagiochila integerrima</i> Steph.	Plagiochilaceae	H				X	X	0	0	1	-
<i>Plagiochila pectinata</i> Willd. ex Lindenb.	Plagiochilaceae	H				X	X	2	1	21	0.242
<i>Plagiochila repanda</i> (Schwägr.) Lindenb.	Plagiochilaceae	H				X	X	0	0	31	1
<i>Plagiochila</i> sp.	Plagiochilaceae	H						0	0	1	-
<i>Polytrichum commune</i> var. <i>commune</i> Hedw.	Polytrichaceae	M	X	X				22	0	0	1
<i>Porotrichum elongatum</i> (Welw. & Duby) A. Gepp	Neckeraceae	M				X	X	0	0	1	-
<i>Prionolejeunea grata</i> (Gottsche) Schiffn.	Lejeuneaceae	H		X		X	X	24	7	129	0.161
<i>Pyrrhobryum spiniforme</i> (Hedw.) Mitt.	Rhizogoniaceae	M				X	X	1	0	18	-
<i>Radula appressa</i> Mitt.	Radulaceae	H				X	X	0	0	6	-
<i>Radula comorensis</i> Steph.	Radulaceae	H				X	X	0	0	4	-
<i>Radula evelynae</i> Yamada	Radulaceae	H				X	X	1	0	30	1
<i>Radula flaccida</i> Lindeb.et Gottsche	Radulaceae	H				X	X	0	0	10	-
<i>Radula madagascariensis</i> Gottsche	Radulaceae	H				X	X	0	0	2	-
<i>Radula</i> sp.	Radulaceae	H						0	0	2	-

to be continued

Taxon	Family	Type	Presence/Absence on lava flow						Occurrence			Discr.
			2002	1998	1986	1899	1700	Mip	Org	Veg		
<i>Radula stenocalyx</i> Mont.	Radulaceae	H				X		0	0	12	-	
<i>Radula tabularis</i> Steph.	Radulaceae	H		X				0	0	1	-	
<i>Radulina borbonica</i> (Bél.) W.R.Buck	Sematophyllaceae	M		X				1	0	21	-	
<i>Rhaphidorrhynchium cf. rubricaula</i> (Besch.) Broth.	Sematophyllaceae	M		X				0	0	3	-	
<i>Rhaphidostichum gracile</i> Dixon	Sematophyllaceae	M				X		0	0	3	-	
<i>Riccardia amazonica</i> (Spruce) Schiffn ex Gradst	Aneuraceae	H		X				9	1	5	0.263	
<i>Riccardia cf. erosa</i> (Steph.) E.W.Jones	Aneuraceae	H				X		1	0	0	-	
<i>Riccardia limbata</i> (Steph.) E.W.Jones	Aneuraceae	H		X				6	0	5	-	
<i>Riccardia longispica</i> (Steph.) Pearson	Aneuraceae	H				X		3	3	30	0.376	
<i>Riccardia nudiflora</i> (Steph.) Grolle	Aneuraceae	H		X				1	0	9	-	
<i>Riccardia ramosissima</i> (Steph.) Grolle	Aneuraceae	H				X		0	0	1	-	
<i>Riccardia</i> sp.	Aneuraceae	H						1	0	9	-	
<i>Schiffneriolejeunea cf. fragilis</i> Gradst. et E.W.Jones	Lejeuneaceae	H				X		0	0	1	-	
<i>Schiffneriolejeunea ferruginea</i> (Steph.) Gradst.	Lejeuneaceae	H	X					0	0	1	-	
<i>Schiffneriolejeunea pappeana</i> (Nees) Gradst.	Lejeuneaceae	H		X				0	0	28	1	
<i>Schiffneriolejeunea parviloba</i> (Steph.) Gradst.	Lejeuneaceae	H		X				0	0	1	-	
<i>Sematophyllum schimperi</i> (Besch.) Broth.	Sematophyllaceae	M		X				0	0	1	-	
<i>Stictolejeunea balfourii</i> (Mitt.) E.W.Jones	Lejeuneaceae	H				X		1	0	0	-	
<i>Syrrophodon apertifolius</i> Besch.	Calympereaceae	M		X				0	0	2	-	
<i>Syrrophodon gardneri</i> (Hook.) Schwägr.	Calympereaceae	M				X		0	0	1	-	
<i>Syrrophodon gaudichaudii</i> Mont.	Calympereaceae	M				X		0	0	3	-	
<i>Syrrophodon mahensis</i> var. <i>mahensis</i> Besch.	Calympereaceae	M				X		0	0	1	-	
<i>Syrrophodon pottioides</i> S. Orbán	Calympereaceae	M				X		0	0	1	-	
<i>Syrrophodon prolifer</i> var. <i>hispidocostatus</i> (Renauld & Cardot in Renauld) Orbán & W.D.Reese	Calympereaceae	M				X		1	3	29	0.510	
<i>Taxilejeunea pulchriflora</i> Pearson	Lejeuneaceae	H		X				6	2	23	0.238	
<i>Taxilejeunea conformis</i> (Mont. et Nees) Steph.	Lejeuneaceae	H				X		4	0	4	-	

to be continued

Taxon	Family	Type	Presence/Absence on lava flow					Occurrence			Discr.
			2002	1998	1986	1899	1700	Min	Org	Veg	
<i>Taxilejeunea</i> sp.	Lejeuneaceae	H						1	0	1	-
<i>Telaranea diacantha</i> (Mont.) Engel et Merr.	Lepidoziaceae	H			X	X	X	17	5	61	0.205
<i>Trichosteleum debettei</i> (Besch.) Kindb.	Sematophyllaceae	M			X	X	X	3	1	15	0.200
Total			2	9	30	64	145	408	58	1767	

3. Caractérisation des groupements bryophytiques des coulées de laves de basse altitude du Piton de la Fournaise (La Réunion) Approche floristique, écologique et dynamique

Bardat Jacques^a & Ah-Peng Claudine^b

^a Muséum National d'Histoire Naturelle, Département Systématique et Evolution, UMR CNRS_5202 : Origine Suivi et Evolution de la Biodiversité, C.P. 39, 57, rue Cuvier, 75 231 Paris Cedex 05, France

bardat@mnhn.fr

^b Université de La Réunion, Faculté des Sciences, UMR C_53 Peuplements végétaux et bio-agresseurs en milieu tropical, BP 7151, 97 715 Sainte- Clotilde Messag. Cedex 9, France

claudine.ahpeng@univ-reunion.fr

Résumé

Les auteurs étudient les communautés bryologiques établies sur des laves de basse altitude du volcan Piton de la Fournaise, correspondant à des stades progressifs de la dynamique de la colonisation végétale. Cinq coulées de laves constituent le champ spatio-temporel de cette étude (coulées de 2002, 1998, 1986, 1899 et 1700). Ils montrent la complexification graduelle de l'occupation de l'espace en fonction de la diversification des microhabitats disponibles. Une méthode d'échantillonnage précise a été mise en place pour répondre aux exigences particulières de cette étude à basse altitude (< 250 m). L'analyse repose sur 409 relevés effectués selon les techniques phytosociologiques en lien direct avec les microhabitats d'accueil. Vingt six communautés de bryophytes sont identifiées et replacées dans leur contexte écologique et dynamique.

Mots clés : groupements bryologiques, laves, dynamique, succession, écologie végétale

Abstract

We studied bryophyte communities established on lowland lava flows of the Piton de la Fournaise volcano. A chronosequence of five lava flows was used for this study (2002, 1998, 1986, 1899 and 1700 lava flow). The occupation of space by bryophytes becomes more and more complex with the increasing age of the lava flow, in function of the diversity of available microhabitats. A detailed and precise sampling methodology was carried out at lowland elevation (< 250 m). This analysis was based on 409 samples realised according to phytosiological techniques with a direct relationship to their host microhabitat. Twenty six bryophyte communities are identified and linked with their ecological and dynamic framework.

Keywords: bryophyte communities, lava, dynamic, succession, plant ecology

Introduction

Les travaux concernant la caractérisation des groupements bryophytiques en domaine tropical sont peu abondants. Ils sont souvent relatifs à une approche globale dans le cadre d'un gradient altitudinal en contexte sylvatique et landicole (Kürschner & Parolly 1998), ou bien limité à un groupe écologique : les bryophytes terricoles (Pfeiffer 2003; Schaumann 2005), épiphyllles (Pócs 1978), épiphytes et corticoles (Akande *et al.* 1982; Kürschner 1995) plus rarement à des formations végétales localisées (Richards 1954).

Si la colonisation et la succession des plantes vasculaires sur les coulées de lave ont déjà été étudiées dans plusieurs contextes insulaires tels qu'à Hawaï par (Skottsberg 1941; Atkinson 1970; Smathers & Mueller-Dombois 1974; Drake & Mueller-Dombois 1993; Clarkson 1997) sur les pentes du volcan de Rumoka en République démocratique du Congo (Robyns 1932) ou bien encore sur l'île de La Réunion dans l'enclos du Piton de La Fournaise (Strasberg 1994) mais à notre connaissance aucun travail n'aborde les successions bryologiques dans un contexte dynamique selon une approche synchronique et localisé à un biotope néoformé.

Contexte de l'étude

Ce travail a été entrepris sur l'île de La Réunion qui fait partie de l'archipel des Mascareignes (55°39' E; 21°00' S), et en constitue l'élément le plus vaste (2512 km²) dans la partie occidentale de l'Océan indien. Cette île est un point chaud d'origine volcanique relativement récente (2.1 Ma) qui culmine au Piton des Neiges (3070 m) volcan actuellement dormant et fortement érodé, mais qui possède dans sa partie sud un volcan actif le Piton de la Fournaise (2631 m) ce dernier entouré d'une vaste caldeira. : l'Enclos Fouqué.

Cette île est classée parmi les 34 hot spots de la biodiversité mondiale (Mittermeier *et al.* 2005). Elle représente, un cas unique parmi les îles océaniques du fait de la présence d'écosystèmes forestiers et subalpins éricoïdes indigènes encore en bon état de conservation. Un tiers de l'île est encore couvert de végétation indigène (Strasberg *et al.* 2005), dont la conservation est principalement due à un relief fortement accidenté. La grande diversité en plantes et leur pourcentage élevé d'espèces endémiques semblent être liés à un fort gradient altitudinal (0- 3070 m) et des conditions climatiques localement contrastées. La bryoflore y est particulièrement riche, des recensements récents (Ah-Peng *et al.* in prep), évaluent ce groupe végétal à près de 753 espèces.

L'île est dominée par un climat tropical à saison estivale chaude et humide de novembre à avril et une saison plus fraîche et plus sèche de juin à septembre. Les précipitations sont nettement plus fortes sur la façade orientale ou côte sous le vent avec des hauteurs annuelles présentant un fort gradient altitudinal variant de 1500 mm au niveau de la mer jusqu'à 8000 mm entre 1300 et 1800 m voire localement atteindre 12000 mm (Barcelo 1996). Les températures moyennes annuelles varient de 24 °C le long du littoral à 12° C autour de 2000 m.

La plupart des éruptions du Piton de la Fournaise se produisent à l'intérieur de l' Enclos Fouqué (13 x 8 km), seulement 5 % des éruptions ont lieu à l'extérieur de cet enclos (Stieltjes 1986). Les émissions de lave sont de nature basaltique à olivine. Elles s'écoulent vers le sud dans l'océan sous forme de deux types de laves, une lave scoriacée dit en gratons (type aa) et sous forme plissée type *pahoehoe* (nom Hawaïien). Ces coulées sont en général émises depuis le cône principal du Piton de la Fournaise formant des rubans de quelques centaines de mètres de large.

Méthode d'échantillonnage

Les zones sélectionnées

Afin d'évaluer les diverses phases de colonisation cinq coulées bien datées ont été retenues et offrant des pas de temps croissant : 2002, 1998, 1986, 1899 et 1700. Les relevés de végétation ont été effectués sur l'ensemble de ces coulées entre 120 et 250 m, fonction de la distance à la route nationale et de l'accessibilité de la coulée. Le choix d'étudier ce processus à basse altitude répond au fait de s'abstraire des variations écologiques qui pourraient être engendrées par des conditions climatiques locales trop différentes et aussi de se situer dans un étage bioclimatique homogène (étage de la forêt mégatherme hygrophile). Par ailleurs, il est plus simple de distinguer les coulées d'âge différent en basse altitude, que dans les zones hautes où celles-ci se superposent, en raison de la fréquence plus importante des éruptions liée à la proximité du cône éruptif. De plus, l'étude de ces coulées de basse altitude s'inscrit dans une plus large perspective de mieux comprendre la formation des forêts tropicales de basse altitude qui sont soumises à de fortes pressions anthropiques, et dont la surface est faible à l'échelle des Mascareignes.

La **coulée 2002** est quasi nue, les populations végétales sont extrêmement réduites souvent abritées dans des fissures des parois ou des crevasses

La **coulée 1998** est à 95 % recouverte de lave nue et à 5 % de végétation (lichen, bryophyte et fougères). Des algues ont été également observées croissant directement sur les laves ou sur les bryophytes.

Sur la **coulée de 1986** la lave en graton est recouverte à 95 % par un lichen *Stereocaulon vulcani* (Bory) Ach. La végétation vasculaire reste éparse représentant moins de 10 % de recouvrement et surtout composée d'arbres juvéniles pionniers et de fougères.

La **coulée 1899** est entièrement recouverte par une population très dense de la fougère *Dicranopteris linearis* (Burm.f.) Underw., cette strate est haute de 2 à 2.5 m. Emergent de cette strate des jeunes arbres de 5 - 10 m de haut dont le recouvrement varie entre 30 et 40 %.

La **coulée de 1700** correspond à trois îlots de végétation forestière établis sur des coulées anciennes (éruptions du début du XVIII^e siècle) estimées de même âge (Stieltjes 1986) épargnés par les coulées plus récentes. Ces ensembles couvrent des surfaces de quelques hectares d'un seul

tenant et qui sont souvent désignés sous le nom de *kipuka*, terme utilisé pour les mêmes formations à Hawaii.

Cadre de l'échantillonnage

Les relevés bryologiques ont été effectués en juin 2005. Sur chaque coulée de lave sélectionnée trois placettes de 100 m² (10 x 10 m) dans une même gamme altitudinale (120 - 250 m) ont été positionnée dans la largeur de la coulée en évitant les bordures de la coulée, et l'effet de la route. Les placettes étant distantes de 40 m les unes des autres. Un inventaire de la flore vasculaire est dressé dans chaque placette selon une échelle de cinq classes : **A**: strate bryo-lichénique (0 - 0.25 m), **B**: strate arbustive basse (0.25 - 0.5 m), **C**: strate arbustive haute (0.5 - 2 m), **D**: strate arborée (> 2 m), **E**: populations épiphytes.

Dans chaque placette un quadrillage de 25 quadrats de 4 m² (2 x 2 m) est dressé. Trois quadrats sont tirés au hasard. Dans chaque quadrat sélectionné sont identifiés les microhabitats occupés par des populations bryophytiques. Les relevés sont effectués sur une surface de 50 cm², le pourcentage de recouvrement des bryophytes est noté. La récolte de l'ensemble du relevé permet d'identifier la totalité des espèces au laboratoire où le recouvrement relatif de chaque taxon sera évalué selon l'échelle phytosociologique des coefficients d'abondance dominance de Braun Blanquet (1964). Au préalable une typologie des microhabitats a été dressée après une exploration de l'ensemble des coulées sélectionnées. Cinq groupes de microhabitats ont été définis en fonctions des divers substrats colonisés, au total 23 microhabitats sont retenus (Tableau 15).

Dans chaque quadrat sélectionné, trois répliquats de relevés sont effectués pour chaque microhabitat occupé dans la mesure où le microhabitat est suffisamment représenté.

La détermination du matériel bryologique utilise les nomenclatures de O'Shea (2006) pour les Musci et de Wigginton (2004) pour les Hepaticae et les Anthocerotae. L'ensemble des récoltes est déposé à l'Herbier Universitaire de La Réunion (REU).

Tableau 15 : Typologie des microhabitats**1 - Compartiments épilithiques**

- A1 sur bloc
- A2 parois de blocs
- A3 sous les blocs
- A4 sur lave plissée
- A5 sur lave en graton
- A6 crevasse
- A7 micro cavité sur lave

4 - Compartiments corticoles

- C1 sur tronc entre 0- 50 cm
- C2 sur tronc entre 50 cm- 1 m
- C3 sur tronc entre 1- 2 m
- C14 sur branche
- C13 commissure de branches

2 - Compartiments épiphyllés

- C10 rachis de fougères
- C11 fronde de fougères
- C12 sur feuille de plante vasculaire

3- Compartiments humicoles

- B2 base humifère
- C15 sur litière
- C16 débris non ligneux pourrissant au sol

5 - Compartiments saprolignicoles

- C4 bois au sol face supérieure
- C5 bois au sol flancs
- C8 bois mort sur pied : sommet
- C7 bois mort sur pied, flancs
- C9 bois mort sur pied, base

Analyses discriminantes et individualisation des groupements

Un ensemble de 409 relevés constitue la base de l'analyse. Une analyse factorielle des correspondances (AFC) a été effectuée sur deux groupes de relevés l'un avec l'ensemble des données effectuées sur les coulées de 2002 à 1899, l'autre avec les relevés issus de la coulée 1700. Ceci a permis de faire une première sélection grossière des relevés et d'effectuer une diagonalisation pour chacun des deux groupes de relevés. Des AFC partielles ont ensuite été conduites pour mieux individualiser certains sous-ensembles. La mise hors analyse des nombreux relevés comportant un nombre réduit d'espèces à haute fréquence, telles que *Polytrichum commune* var. *commune*, *Campylopus aureonitens* ou *Bryum billardierei* var. *billardierei* a permis d'affiner la diagonalisation. Ceci a conduit à identifier 26 unités ou groupements cumulant 394 relevés. Un reliquat de 15 relevés n'a pas pu être intégré soit du fait de leur trop grande pauvreté en espèces ou bien parce qu'ils constituent des assemblages spécifiques originaux. Les AFC ont été réalisées à l'aide du logiciel (Stat Box Pro 5.0).

Résultats

Présentation et validation des unités identifiées

Pour chaque unité identifiée est présenté un tableau des relevés comportant la combinaison floristique caractéristique, les espèces différentielles appartenant à un des ensembles de niveau supérieur (sans mentionner un niveau syntaxonomique). Pour chaque tableau numéroté est désigné un relevé type (holotypus phytosociologique). Le tableau comporte une colonne mentionnant le nombre d'occurrences de chaque espèce et une colonne désignant le niveau de la classe de fréquence acquise (en chiffres romains). A chaque relevé est attribué un numéro d'ordre indiquant le n° de l'unité (par exemple G8) à laquelle il appartient et sa place de classement (par exemple G8-5) dans le tableau cette place étant attribuée à partir d'une numérotation initialisée depuis la première colonne de relevé situé à gauche dans le tableau. Le Tableau 16 reporte le nombre de relevés pour chaque groupement. Un tableau synthétique (Tableau 1 Annexe D) reprend toutes ces unités sur la base des classes de fréquence (+ à V). Les tableaux phytosociologiques sont reportés en Annexe D.

Description des unités identifiées et place des ces unités dans le processus dynamique de colonisation des laves

Le tableau synthétique permet de discriminer trois grandes classes bryofloristiques respectivement nommées A, B et C.

La **classe A** se compose d'un nombre restreint d'espèces (6 taxons différentiels) elle caractérise les premières phases de colonisation des coulée de laves les plus récentes (2004 à 1986 *pro parte*). Elle comprend 6 groupements occupant exclusivement le compartiment rocheux (microhabitats de type A).

La **classe B** plus riche (13 taxons différentiels) représente la seconde vague de colonisation avec un optimum de développement sur la coulée 1899. Elle est composée de 6 groupements. Le compartiment rocheux est quasi abandonné pour une colonisation des rachis de fougère, la base des troncs des ligneux ou la couche organique en décomposition sur le sol et plus accessoirement les bois morts ce dernier habitat étant peu représenté à ce stade d'évolution de la flore vasculaire faute de gros bois.

Tableau 16 : Liste des unités élémentaires individualisées

	Numéro d'unité	Intitulé du groupement	Nombre de relevés
1	G1	groupement à <i>Polytrichum commune</i> var. <i>commune</i> Hedw.	6
2	G2 et G3	groupement à <i>Campylopus aureonitens</i> (Müll.Hal.) A. Jaeger et <i>Polytrichum commune</i> var. <i>commune</i> Hedw.	14
3	G4	groupement à <i>Campylopus aureonitens</i> (Müll.Hal.) A. Jaeger	43
4	G5	groupement à <i>Campylopus aureonitens</i> (Müll.Hal.) A. Jaeger et <i>Bryum billardierei</i> var. <i>billardierei</i> Schwägr.	22
5	G6	groupement à <i>Riccardia amazonica</i> (Spruce) Schiffn ex Gradst	11
6	G7	groupement à <i>Cephaloziella kiaeri</i> (Austin) Douin	18
7	G8	groupement à <i>Lejeunea caespitosa</i> Lindenb.	7
8	G9	groupement à <i>Cheilolejeunea usambarana</i> (Steph.) Grolle et <i>Acrolejeunea pycnoclada</i> (Taylor) Schiffn.	27
9	G10	groupement à <i>Frullania capensis</i> Gottsche et <i>Schiffneriolejeunea pappeana</i> (Nees) Gradst.	10
10	G11	groupement à <i>Drepanolejeunea cambouena</i> Steph.	8
11	G12	groupement à <i>Riccardia longispica</i> (Steph.) Pearson et <i>Syrrophodon hispidocostatus</i> Renaud Cardot in Renaud	30
12	G13	groupement à <i>Taxilejeuna pulchriflora</i> Pearson	6
13	G14	groupement à <i>Mastigophora diclados</i> (Brid. ex F.Weber) Nees et <i>Cheilolejeunea trifaria</i> (Reinw., Blume et Nees) Mizut.	14
14	G15	groupement à <i>Macromitrium mauritianum</i> Schwägr. et <i>Lopholejeunea subfusca</i> (Nees) Schiffn.	11
15	G16	groupement à <i>Cololejeunea obliqua</i> (Nees & Mont.) Schiffn.	26
16	G18	groupement à <i>Pyrrhobryum spiniforme</i> (Hedw.) Mitt. et <i>Bazzania decrescens</i> ssp. <i>molleri</i> Steph.	18
17	G19	groupement à <i>Radulina borbonica</i> (Bél.) W.R.Buck et <i>Radula evelynae</i> Yamada	16
18	G20	groupement à <i>Calymperes hispidum</i> Renaud & Cardot et <i>Lopholejeunea obtusilacera</i> Herzog	5
19	G21	groupement à <i>Prionolejeunea grata</i> (Gottsche) Schiffn. et <i>Ceratolejeunea stictophylla</i> Herzog ex. Vanden Berghen	4
20	G22	groupement à <i>Plagiochila repanda</i> (Schwägr.) Lindenb. et <i>Lejeunea camerunensis</i> (Steph.) E.W.Jones	16
21	G23	groupement à <i>Leucoloma capillifolium</i> Renaud	12
22	G24	groupement à <i>Plagiochila pectinata</i> Willd. ex Lindenb. et <i>Ceratolejeunea zenkeri</i> Steph.	11
23	G25	groupement à <i>Lopholejeunea minima</i> Vanden Berghen et <i>Calymperes hispidum</i> Renaud & Cardot	12
24	G26	groupement à <i>Leucomium strumosum</i> (Hornsch.) Mitt. et <i>Fissidens brevifrons</i> Mitt.	23
25	G27	groupement à <i>Leucophanes angustifolium</i> Renaud & Cardot et <i>Mittenothamnium madagassum</i> (Besch.) Cardot	11
26	G28	groupement à <i>Cheilolejeunea surrepens</i> (Mitt.) E.W.Jones et <i>Ceratolejeunea zenkeri</i> Steph.	9

Enfin la **classe C**, constitue l'ensemble le plus diversifié avec 31 taxons différentiels. Elle regroupe 14 groupements occupant surtout les troncs, les bois morts et plus rarement les feuilles des végétaux vasculaires ou le sol. Elle représente la troisième vague de colonisation dans un ensemble forestier en formation (coulée 1899) ou déjà parfaitement structuré (coulée 1700-Kipuka).

Groupements de la classe A :

Groupement à *Polytrichum commune* var. *commune* Hedw. (G1, Tableau 2) :

Cette unité comprend 6 relevés monospécifiques. Il s'agit d'un groupement initial pionnier établi uniquement sur les coulées très récentes (2002) soit sous les blocs (A3) ou bien sur les parois (A2) bien abritées de ces mêmes blocs. Le recouvrement bryologique est très faible (entre 1 et 10 % en moyenne moins de 5 %). Les populations de *Polytrichum commune* var. *commune* sont toujours réduites à quelques gamétophytes dispersés et de petite taille (moins de 2 cm de haut). Aucun sporophyte n'a été observé dans cette unité.

Groupement à *Campylopus aureonitens* (Müll.Hal.) A. Jaeger et *Polytrichum commune* var. *commune* Hedw. (G2-G3, Tableau 3)

Il comporte 16 relevés. Ce groupement est essentiellement présent sur la coulée de 2002 mais apparaît plus rarement sur les coulées 1998 et 1996. L'effectif spécifique moyen est faible (2 espèces) et le recouvrement bryophytique reste souvent très réduit. On notera que ce groupement est plus couvrant dans la coulée de 1996.

Les microhabitats occupés sont communément les parois de bloc (A2) et les microcavités sur ces blocs (A7), mais aussi sur les coulées de type lisse ou en gratons (A4-A5). On peut considérer que sur la coulée 2002 le groupement représente un stade immédiatement postérieur au G1 s'enrichissant de la présence de *Campylopus aureonitens*. Par rapport au G1 c'est un groupement qui occupe des positions plus exposées. Le déploiement des populations des deux espèces principales apparaît de manière concomitante. Sur la coulée de 1986 commence à apparaître d'autres espèces (*Bryum billardierei* var. *billardierei* Schwägr. et *Cephaloziella kiaeri* (Austin) Douin) qui viennent enrichir légèrement cette communauté (cf. relevé G3-16).

Groupement à *Campylopus aureonitens* (Müll.Hal.) A. Jaeger (G4, Tableau 4)

C'est une unité souvent répandue sur les coulées récentes (2002 - 1998, 1986) mais surtout sur la coulée de 1986 où le lichen *Stereocaulon vulcani* est très envahissant, à son optimum de développement et recouvrant toute la surface de la lave en gratons.

La couverture muscinale forme des peuplements monospécifiques de *Campylopus aureonitens*, espèce retrouvée régulièrement fertile sur la coulée 1986. Toutefois sur les laves les plus récentes 2002 et 1998 les recouvrements restent réduits dépassant rarement 20 % (recouvrement moyen 13 %) de la surface des relevés alors que sur la coulée de 1986 le recouvrement moyen est de 60 % dans les relevés.

L'occupation des microhabitats est aussi contrastée puisque sur les coulées de 2002 et 1998 le groupement est essentiellement localisé dans des microcavités et plis (A7) au sein des coulées alors que sur la coulée de 1986, il est directement sur les laves en gratons (A5) parmi les colonies de lichen. Ces stades pionniers (G1, G2-3) sont dominés par des mousses acrocarpes (*Polytrichum*, *Campylopus*, *Bryum*).

Groupement à *Campylopus aureonitens* (Müll.Hal.) A. Jaeger et *Bryum billardierei* var. *billardierei* Schwägr. (G5, Tableau 5)

Cette communauté constitue une étape dans la dynamique de colonisation dans la mesure où elle n'est pas observée sur la coulée 2002. Elle apparaît sur la coulée 1998 et semble prendre son optimum sur la coulée 1986. Composée des deux espèces précitées, qui sont très souvent présentes simultanément, le recouvrement moyen reste faible (env.10 %) dans les relevés sur coulée de 1998 et approche 70 % sur la coulée de 1986. Les microhabitats investis sont essentiellement les parois des blocs ou sous les blocs (72 %) plus occasionnellement dans des crevasses (A6) ou des microfissures (A7).

Groupement à *Cephaloziella kiaeri* (Austin) Douin (G7, Tableau 7)

Cette unité est marquée par la présence d'une très petite hépatique à feuille sciaphile et hygrophyte stricte sur la coulée 1986. Elle vient s'ajouter au couple d'espèce formant le G5 en constituant une variante plus discrète localisée presque toujours (78 % des cas observés) sous les

blocs (A3) dans des conditions d'éclairement très réduites et à hygrométrie permanente et élevée. La lave en graton conservant toujours de l'eau dans sa structure très poreuse, de plus la présence d'un gel aqueux à l'interface entre le lichen et la roche de 1- 2 cm maintient une humidité permanente au niveau de la lave. Les parois de blocs (A2, 10 % des cas observés) très ombragées peuvent aussi être occupées par ce groupement.

Groupement à *Riccardia amazonica* (Spruce) Schiffn ex Gradst. (G6, Tableau 6)

C'est un ensemble enrichi (en moyenne 4 espèces par relevé) par rapport au G7 mais aussi plus hétérogène. Il se compose d'une majorité d'hépatiques avec une dominance effective des hépatiques à feuilles (*Cephaloziella*, *Cylindrocolea*, *Lejeunea* et *Taxilejeunea*) mais avec la présence plus ou moins régulière de *Riccardia amazonica* qui forme souvent des faciès denses. Dans ce contexte très humide et très ombragé *Campylopus aureonitens* régresse très sensiblement ses populations se réduisant à quelques gamétophytes. La disparition quasi définitive de l'ensemble des espèces discriminantes (*Polytrichum commune* var. *commune*, *Campylopus aureonitens*, *Bryum billardierei* var. *billardierei*, *Cephaloziella kiaeri*, *Riccardia amazonica*) évoquées jusqu'à présent dans les groupements suivants marque aussi une étape importante dans le processus de colonisation.

Remarque : les groupement G6 et G7 constituent une entité très bien individualisée où *Cephaloziella kiaeri* est l'élément important. Le G7 peut en être considéré comme l'expression initiale. Nous ne retenons donc qu'un seul holotype pour ces deux unités.

Groupements de classe B :

Avec la classe B (G 8, 9, 10, 11, 13 et 15), on aborde une autre grande étape dans la colonisation des laves, composé d'un ensemble d'espèces occupant un complexe de microhabitats plus diversifiés. Un groupe important d'hépatiques à feuilles structure cet ensemble :

Acrolejeunea pycnoclada (Taylor) Schiffn.,
Acrolejeunea emergens var. *emergens* (Mitt.) Steph.,
Cheilolejeunea krakammae (Lindenb.) R.M.Schust.,
Cheilolejeunea trifaria (Reinw., Blume et Nees) Mizut.,
Cheilolejeunea usambarana (Steph.) Grolle,
Drepanolejeunea physaefolia (Gottsche) Steph.,
Frullania grossiclava Steph.,
Frullania apicalis Mitt.,
Frullania usambarana Schiffn. ex Steph.,
Frullania capensis Gottsche,
Microlejeunea africana Steph.,
Schiffneriolejeunea pappeana (Nees) Gradst.,
Taxilejeunea pulchriflora Pearson.

Groupement à *Lejeunea caespitosa* Lindenb. (G8, Tableau 8)

Cette petite communauté est uniquement observée sur les rachis de fougère (C10) sur la coulée de 1986. Les trois espèces qui composent la combinaison caractéristique : *Lejeunea caespitosa* Lindenb, *Lejeunea tabularis* (Spreng.) Gottsche et al. et *Colura tenuicornis* (A.Evans) Steph. présentent ici leur fréquence la plus élevée, même si ces espèces se retrouvent sporadiquement dans d'autres communautés. Avec *Microlejeunea africana* Steph., on dispose ici d'un cortège de petites à très petites hépatiques qui sont tout à fait adaptées pour coloniser les fins rachis de *Nephrolepis abrupta* (Bory) Mett. et qui sont parfois rencontrées comme épiphylls d'autres bryophytes. La présence discrète de *Bryum billardierei* var. *billardierei* Schwägr. surtout à la base des rachis, montre bien le passage des groupements de première génération (voir plus haut) à ce nouvel ensemble bryologique qui commence la conquête des supports épigés. Le recouvrement est assez variable (10 à 60 %) et le cortège spécifique moyen est de 6.

Groupement à *Cheilolejeunea usambarana* (Steph.) Grolle et *Acrolejeunea pycnoclada* (Taylor) Schiffn. (G9, Tableau 9)

Présent surtout sur la coulée 1899, il apparaît discrètement dès la coulée 1986 mais de manière fragmentaire. C'est un groupement corticole, il occupe essentiellement les bases de troncs (C1-C3) des arbustes et surtout entre 1 et 2 m de haut (C3) y compris sur les branches (C14) ou la base des ramifications (C13). Néanmoins on peut l'observer occasionnellement sur des rachis de fougère (C10)

Le recouvrement moyen est le plus élevé (94 %) sur la partie moyenne de la base des troncs (C2) un peu plus faible dans la section supérieure (C3, 71 %) par contre sur les rachis de fougère le groupement s'exprime moins bien (recouvrement plus faible 28 % en moyenne). Le nombre spécifique moyen est de 5, mais il offre une variation importante (1 à 9). Le fait d'avoir dans ces groupements paucispécifiques un taxon à fort recouvrement limite l'expression des autres espèces de la communauté donc en réduit la composition caractéristique.

Groupement à *Frullania capensis* Gottsche et *Schiffneriolejeunea pappeana* (Nees) Gradst. (G10, Tableau 10)

Essentiellement observé sur la coulée 1899 en épiphyte sur rachis de fougère, sur tronc et branches des arbustes plus accessoirement sur bois pourrissant avec un recouvrement moyen des relevés de 65 % et un contingent spécifique moyen de 5.4.

On peut y reconnaître deux variantes l'une à *Cheilolejeunea trifaria* (Reinw., Blume et Nees) Mizut. et *Lopholejeunea subfusca* (Nees) Schiffn. et l'autre à *Cheilolejeunea krakakammae* (Lindenb.) R.M.Schust. et *Frullania grossiclava* Steph. le faible nombre de relevés disponible (11) ne permet pas de distinguer des conditions précises permettant d'apporter une explication robuste à cette variation toutefois la seconde variante pourrait correspondre à un stade plus mature du groupement.

Groupement à *Drepanolejeunea cambouena* Steph.(G11, Tableau 11)

C'est un groupement complexe qui occupe surtout les rachis de fougère plus rarement des matériaux pourrissants au sol (C15 : bris de feuilles, rachis décomposés). Il préfigure les groupements appartenant à la troisième phase de colonisation dont la coulée 1700 représente un stade de déploiement significatif. On pourrait le considérer comme une communauté humicole. Le contingent spécifique moyen est de 8 et le recouvrement moyen des relevés (42.5 %).

Groupement à *Taxilejeuna pulchriflora* Pearson (G13, Tableau 13)

Petite communauté marquée par la présence de *Taxilejeuna pulchriflora* présente à la fois sur la coulée 1986 et la coulée 1899, surtout localisée sur les rachis de fougère (C10). On peut la considérer comme une communauté pionnière sans doute assez transitoire du fait d'un contingent

spécifique réduit (3 espèces par relevé en moyenne) d'un recouvrement moyen de 44 %, où souvent d'autres espèces forment des faciès qui limitent l'expression de l'espèce caractéristique. On peut penser que ce groupement précède le groupement à *Lejeunea caespitosa* (G8) dans la dynamique de colonisation des rachis de fougère.

Groupement à *Macromitrium mauritianum* Schwägr. et *Lopholejeunea subfusca* (Nees) Schiffn. (G15, Tableau 15)

Groupement seulement observé sur la coulée 1899 il apparaît assez mal structuré à combinaison caractéristique formée de trois taxons (*Macromitrium mauritianum* *Lopholejeunea subfusca* et *Lejeunea flava* subsp. *flava*) toujours rares ou absents des autres groupements. Cette communauté se déployant dans plusieurs microhabitats plutôt sur les troncs à mi hauteur (C2 et C14) sous le couvert de *D. linearis*, plus rarement sur des éléments organiques en décomposition proches du sol.

Groupements de classe C :

La Classe C est définie sur la base d'un important cortège d'espèces dont les plus fréquentes sont :

*Acroporium megasporum** (Duby) M.Fleisch.
Bazzania decrescens ssp. *molleri* Steph.
*Calymperes hispidum** Renauld & Cardot
Ceratolejeunea calabariensis Steph.
Ceratolejeunea stictophylla Herzog ex. Vanden Berghen
Heteroscyphus dubius (Gottsche) Schiffn.
Lopholejeunea obtusilacera Herzog
Lejeunea confusa E.W. Jones
Lejeunea camerunensis (Steph.) E.W.Jones
Mastigophora diclados (Brid. ex F.Weber) Nees
Plagiochila repanda (Schwägr.) Lindenb.
Prionolejeunea grata (Gottsche) Schiffn.
Radula evelynae Yamada
Telaranea diacantha (Mont.) Engel et Merr.

Par rapport à la classe B, la classe C comporte un petit nombre de mousses (*) à fréquence élevée. Elle comprend les groupements suivants : G12, 14, 16, 18 à 28.

Au sein de cet ensemble on peut distinguer deux sous unités marquées par deux groupes différentiels, Le premier (Sous classe C1) avec : *Mastigophora diclados* (Brid. ex F.Weber) Nees, *Acroporium megasporum* (Duby) M.Fleisch. et *Plagiochila repanda* (Schwägr.) Lindenb., le second (sous classe C2) avec : *Ceratolejeunea stictophylla* Herzog ex. Vanden Berghen, et *Heteroscyphus dubius* (Gottsche) Schiffn. La première sous unité rassemble les communautés plutôt corticoles et humicoles, la seconde les groupements saprolignicoles et épiphylls.

Groupement à *Riccardia longispica* (Steph.) Pearson et *Syrrhopodon hispidocostatus* Renaud Cardot in Renaud (G12, Tableau 12)

Le contingent spécifique moyen est de 7.7 et le recouvrement dans les relevés de 85 %. C'est un groupement fréquent sur la litière et les débris végétaux non ligneux (50 % des cas) plus rarement sur bois pourrissant au sol (17.8 %), presque exclusivement observé sur la coulée 1899 seuls deux relevés sont notés pour la coulée 1700. Cette communauté est donc sciaphile hygrophile et humicole. Il convient de noter la proportion non négligeable de mousses par rapport aux hépatiques à feuille (13/31).

Groupement à *Mastigophora diclados* (Brid. ex F.Weber) Nees et *Cheilolejeunea trifaria* (Reinw., Blume et Nees) Mizut. (G14, Tableau 14)

Communauté uniquement observée sur la coulée 1899, elle est essentiellement corticole surtout localisée à la base des troncs entre 0 et 50 cm (C1) plus accessoirement dans entre 50 cm et 2 m de haut (C2 et C3) le recouvrement dans les relevés est supérieur à 95 % dû en grande partie au développement d'une ou deux espèces principalement (*Mastigophora diclados* plus rarement *Bazzania decrescens* ssp. *molleri*) qui induit un contingent spécifique moyen de seulement 5.9. La base des troncs étant sous couvert dense de *Dicranopteris linearis* le groupement est donc sciaphile préférant même s'il parvient à atteindre la limite supérieure de la strate ptéridophytique.

Groupement à *Cololejeunea obliqua* (Nees & Mont.) Schiffn. (G16, Tableau 16)

Cette communauté est fréquente sur la coulée 1700, elle occupe presque toujours une situation épigée soit sur les rachis de fougère mais surtout sur les frondes où les feuilles des plantes vasculaires en situation d'épiphylls. Il s'agit du seul groupement de ce type observé dans le contexte

forestier des kipukas explorés. Si le contingent spécifique moyen est de 6.4, le nombre d'espèces par relevé est assez variable (entre 1 et 14, écart type 3.4) du fait des divers stades de colonisation des feuille et des frondes. Le recouvrement moyen des relevé 45.6% offre moins de variabilité (écart type 24.1). Les petites hépatiques du genre *Cololejeunea*, *Colura* et *Drepanolejeunea* sont bien représentées. Pour d'autres, il s'agit d'un seul groupement où elles ont été observées (*Radula stenocalyx* Mont *Leptolejeunea maculata* (Mitt.) Schiffn ou *Drepanolejeunea trematodes* (Nees) Bischl.).

Groupement à *Pyrrhobryum spiniforme* (Hedw.) Mitt. et *Bazzania decrescens* ssp. *molleri* Steph. (G18, Tableau 17)

Ce groupement est caractéristique des bois pourrissants au sol, offrant un fort recouvrement (recouvrement moyen des relevés : 93 %) souvent dominé par *Pyrrhobryum spiniforme*, *Bazzania decrescens* ssp. *molleri* ou *Telaranea diacantha*. Le contingent spécifique moyen est de 7.2. En général, les pièces de bois colonisées dépassent 20 à 30 cm de diamètre. Il correspond à un stade de maturation des communautés saprolignicoles sciaphiles.

Groupement à *Radulina borbonica* (Bél.) W.R.Buck et *Radula evelynae* Yamada (G19, Tableau 18)

Dans les kipukas, ce groupement occupe surtout la base des troncs (C1) mais aussi de manière occasionnelle les bois morts sur pied (C7 à C9) ou le flancs des bois pourrissants au sol. Le recouvrement moyen des relevés est de 83 % et le contingent spécifique moyen de 8.2. Il s'agit probablement d'une communauté représentant un stade déjà avancé de la dynamique de colonisation des troncs qui pourrait persister quelque temps après la mort du phorophyte, une fois l'arbre mort et couché au sol, le groupement à *Pyrrhobryum spiniforme* et *Bazzania decrescens* ssp. *molleri* prenant le relais.

Groupement à *Calymperes hispidum* Renauld & Cardot et *Lopholejeunea obtusilacera* Herzog (G20, Tableau 19)

Ce petit groupement corticole occupe la partie moyenne de la base des troncs entre 50 cm et 2 m de haut souvent à fort recouvrement (entre 80 et 100 %) et un contingent spécifique moyen

assez élevé (8.6). C'est une communauté qui est positionnée sur les troncs en contre haut du groupement précédent.

Groupement à *Prionolejeunea grata* (Gottsche) Schiffn. et *Ceratolejeunea stictophylla* Herzog ex. Vanden Berghen, (G21, Tableau 20)

Groupement assez ubiquiste à la fois présent sur base de troncs, sur bois pourrissant parfois en position d'épiphyllie ou sur du matériau en décomposition qui représente une unité basale appartenant à la classe C (sous classe C1). Cette petite unité (4 relevés) semble en liaison avec le groupement suivant (G22).

Groupement à *Plagiochila repanda* (Schwägr.) Lindenb. et *Lejeunea camerunensis* (Steph.) E.W.Jones (G22, Tableau 21)

Ce groupement corticole occupe une position similaire au groupe G20 mais qui affectionne plus le niveau compris entre 1 et 2 m de haut. C'est une communauté plus répandue dans les kipukas. Il est riche en espèces (contingent spécifique moyen : 9.9) et offre un recouvrement moyen des relevés de 80.3 %. L'assemblage spécifique qui le caractérise est complexe puisqu'il comporte 6 taxons : *Plagiochila repanda*, *Lejeunea camerunensis*, *Lopholejeunea nigricans*, *Lopholejeunea obtusilacera*, *Leucoloma seychellense* et *Radula evelynae*. Il s'agit d'une communauté corticole appartenant un stade avancé de la dynamique de colonisation des troncs.

Groupement à *Leucoloma capillifolium* Renauld (G23, Tableau 22)

Ce groupement occupe une position intermédiaire entre les groupements saprolignicoles et les groupement humicoles car il présent à la fois sur des troncs très pourrissants et sur la litière très décomposée. D'une manière générale on peut néanmoins le considérer comme une communauté humicole, l'espèce qui caractérise cette unité (*Leucoloma capillifolium*) est toujours observée sur des substrats humifères bien ombragés y formant des faciès paucispécifiques denses. Le recouvrement moyen est presque toujours de 100 % et le contingent spécifique moyen de 7.5.

Groupement à *Plagiochila pectinata* Willd. ex Lindenb. et *Ceratolejeunea zenkeri* Steph. **G24**,
Tableau 23)

Communauté un peu ubiquiste colonisant certes les bases de troncs mais aussi de manière occasionnelle les petits espaces de lave au sol sous forme de petits blocs isolés ou plus accessoirement le bois pourrissant ou les frondes de fougère. Le contingent spécifique moyen reste important (7.9) et le recouvrement moyen 74 %. Ce groupement sciaphile qui recherche des supports rigides (bois, lave) sous couvert forestier dense est souvent dominé par les *Plagiochila* sp. (*P. pectinata* et *P. repanda*). Il pourrait représenter l'amorce de communautés bryophytiques des stades forestier matures.

Groupement à *Lopholejeunea minima* Vanden Berghen et *Calymperes hispidum* Renauld & Car-dot **G25**, Tableau 24)

Communauté strictement corticole surtout en position médiane (0.5- 1 m) et inférieure (0-0.5 m) à la base des troncs, plus rare au dessus (entre 1 et 2 m) et assez proche du G22 mais qui s'en distingue par la présence de *Plagiochila pectinata*, *Ceratolejeunea zenkeri* et *Lopholejeunea minima* et par l'absence ou la grande rareté de *Lopholejeunea nigricans*, *Lopholejeunea obtusilacera*, *Leucoloma seychellense* et *Radula evelynae*.

Le contingent spécifique moyen est de 9.3 et le recouvrement moyen dans les relevés proche de 94 %.

Groupement à *Leucomium strumosum* (Hornsch.) Mitt. et *Fissidens brevifrons* Mitt. (**G26**, Tableau 25)

Uniquement observée sur la coulée de 1700 cette unité colonise la lave nue au sol ou des petits blocs issus de la dislocation des coulées. De nature un peu complexe, elle combine à la fois des hépatiques à thalle des hépatiques à feuilles et des mousses y compris des mousses pleurocarpes. Le recouvrement moyen dans les relevés atteint près de 80 % et le contingent spécifique moyen est de 7.9.

La couverture humifère sur les rochers est souvent très réduite, on peut donc considérer ce groupement comme épilithique à humo-épilithique sciaphile et hygrophile. Certains relevés mon-

trent des faciès qui limitent considérablement le nombre d'espèces présentes. Leur appartenance à d'autres unités serait à envisager. Il pourrait être question de groupement basal ou appauvri du fait de l'obscurité souvent importante au raz du sol.

Groupement à *Leucophanes angustifolium* Renault & Cardot et *Mittenothamnium madagassum* (Besch.) Cardot (G27, Tableau 26)

Surtout présent à la base des troncs et sur la litière décomposée à proximité cet ensemble appartient au groupe des communautés humicoles à humo-corticoles. Cette situation écologique où peuvent se mêler de nombreuses espèces des humus ou bien des troncs met en évidence que ce groupement est peu homogène. Ceci correspond probablement à plusieurs ensembles où peuvent dominer tour à tour les espèces humicoles ou corticoles de la base des troncs.

Groupement à *Cheilolejeunea surrepens* (Mitt.) E.W.Jones et *Ceratolejeunea zenkeri* Steph. (G28, Tableau 27)

Communauté corticole stricte en situation écologique proche du G25 occupant plutôt des troncs entre 0,5 et 2 m de haut. Sur un plan dynamique, elle pourrait correspondre à un stade plus jeune dans le processus de colonisation des troncs. En effet, persistent dans cette unité des éléments de la classe B tels que *Microlejeunea africana* ou bien comme *Lopholejeunea subfusca* qui offre des fréquences plus importantes dans les groupements de la classe B (cf. G10 et G15). A contrario la présence d'un contingent plus réduit d'espèces différentielles de la classe C peut conforter cette hypothèse.

Discussion

Les 26 unités bryologiques identifiées constituent la première tentative d'analyse fine des communautés de bryophytes selon un gradient temporel basé sur une chronoséquence de coulées de laves de basse altitude en domaine tropical insulaire.

Les processus de colonisation en fonction des cohortes d'espèces pionnières ou post pionnières montre que les microhabitats disponibles et occupés évoluent rapidement. Les premières phases soulignent à la fois le caractère discret de la colonisation (très faible recouvrement des populations) mais aussi les situations de refuge (parois abritées de bloc ou bien sous les blocs) pour éviter la pleine lumière dans un environnement entièrement minéral. Ensuite sur des coulées 1998-1986, *Campylopus aureonitens* colonise des milieux plus exposés sur le basalte (A4-A5), avec un recouvrement faible.

L'occupation significative par les bryophytes de la surface des coulées de lave (A1 et A4) ne se rencontre que sur la coulée la plus ancienne (1700) et fortement recouverte de végétation vasculaire (cf. G26).

La colonisation intensive du lichen (*Stereocaulon vulcani*) à la surface des champs de lave (surtout en graton) avec un développement maximal sur la coulée de 1986 crée une situation où les bryophytes sont contraintes d'occuper des espaces réduits entre les blocs et sous les blocs. Ce qui limite considérablement leur déploiement et leur diversité. On compte en effet moins d'une dizaine d'espèces fréquentes (25 au total), durant la période 2004-1986.

Le développement du couvert végétal herbacé, essentiellement ptéridologique (*Nephrolepis abrupta*) puis des premiers ligneux (*Agarista salicifolia* (Comm.ex Lam.) G. Don : espèce indigène, *Boehmeria penduliflora* Wedd.exD.G.Long : espèce invasive) favorise l'accroissement de nouveaux microhabitats en plus de créer une couverture partielle définissant des ambiances un peu plus ombragées. Ceci se met en place dès la coulée de 1986, conduisant à une augmentation sensible du nombre d'espèces ce qui profite essentiellement au groupe des hépatiques à feuilles qui colonisent la base des rachis de fougères. Selon nos observations les bryophytes colonisent les supports ligneux de manière opportuniste, sans différence significative de composition entre les relevés effectués sur une espèce indigène *A. salicifolia* et une espèce invasive *B. penduliflora*, ces

résultats ne seront pas détaillés dans ce travail.

L'occupation des bases de troncs (C1 à C3) n'apparaît que sur la coulée de 1899 avec une progression dans cette colonisation entre la base et jusqu'à 2 m de haut. Le modèle proposé (Tableau 17) s'appuie sur la position relative des groupements par rapport à la base du support. La succession proposée serait donc la suivante : **G14** → **G15** → **G9** → **G10**. On constate que ces quatre groupements présentent un profil biologique proche.

Tableau 17 : Profils de types biologiques des groupements corticoles de la coulée 1899, nb : nombre d'espèces

		G14		G15		G9		G10	
		nb	%	nb	%	nb	%	nb	%
Musci acrocarpes	Ma	4	12,9	1	4,2	2	6,3	1	4,5
Musci pleurocarpes	Mp	-	-	3	12,5	2	6,3	1	4,5
Hépatiques à feuilles	Hf	24	77,4	18	75	28	87,5	19	86,4
Hépatiques à thalle s.l.	Ht	3	9,7	2	8,3	-	-	1	4,5
Total bryophytes		31	100	24	100	32	100	22	100

Sur la coulée 1700, aucun de ces groupements n'est observé. Les liens des communautés corticoles et humo corticoles deviennent plus complexes avec les supports disponibles (troncs et humus et bois morts). On peut néanmoins différencier les groupements strictement corticoles de ceux moins exigeants :

- Les unités corticoles : G 20, 22, 24, 25, 28
- Les unités mixtes cortico-humicoles : G 19* et 27* (* occupant occasionnellement des bois pourrissants)

Un gradient d'exploitation de ces supports existe. L'hypothèse de colonisation proposée repose sur le même principe que précédemment mais où viennent se superposer des colonisations secondaires à la base des troncs par des groupements qui correspondent à une maturation des peuplements forestiers. La colonisation des troncs pourrait s'établir de la manière suivante (Tableau 18) :

Tableau 18 : Hypothèse de dynamique des groupements corticoles dans les kipukas

	Phase initiale	→	→	→	→	Phase mature
100 - 200 cm	G22	G22/G20	G22/G20	G20	G20/G28	G28
50 - 100 cm	G20	G28	G28	G28/G24	G28/G24	G28/G24
0 - 50 cm	G28	G28	G28→25	G24/G19	G24/G19	G19/G27

Par rapport aux groupes homologues de la coulée 1899, la proportion des mousses est nettement plus importante dans les kipukas. Le contingent spécifique passe du simple au double ce qui constitue une évolution importante dans le développement des formes biologiques (Tableau 19). La progression est similaire chez les espèces pleurocarpes et acrocarpes.

Tableau 19 : Profils de types biologiques des groupements corticoles de la coulée 1700, nb=nombre d'espèces

		G19		G20		G22		G24		G25		G27		G28	
		nb	%	nb	%	nb	%	nb	%	nb	%	nb	%	nb	%
Mousses acrocarpes	Ma	9	20.5	3	12	12	20.7	3	9.4	5	12.2	5	12.5	4	13.8
Mousses pleurocarpes	Mp	7	15.9	4	16	3	5.2	4	12.5	3	7.3	6	15	4	13.8
Hépatiques à feuilles	Hf	24	54.5	18	72	38	65.5	23	71.9	31	75.6	26	65	19	65.5
Hépatiques à thalle s.l.	Ht	4	9.1	-	-	5	8.6	2	6.3	2	4.9	3	7.5	2	6.9
Total bryophytes		44	100	25	100	58	100	32	100	41	100	40	100	29	100

La colonisation des bois pourrissants se traduit par la succession de plusieurs groupements à la fois cortico-humicoles, saprolignicole et humicoles.

Sur bois mort au sol c'est le groupement G18 à *Pyrrhobryum spiniforme* et *Bazzania de-crescens* ssp. *molleri* qui représente le stade optimal. Le vieillissement de ce groupement conduit vers le G23 groupement humicole à *Leucoloma capillifolium*. Sur les bois morts écorcés la phase pionnière serait assurée par *Telaranea diacantha* et *Prionolejeunea grata*. L'ordre de succession possible pourrait être la suivante :

G19 groupement cortico-humicole à *Radulina borbonica* et *Radula evelynae* pouvant persister sur bois mort avant la perte de l'écorce.



Faciès pionniers saprolignicole sur bois récemment écorcé à *Telaranea diacantha* et *Prionolejeunea grata*.



G18 : communauté saprolignicole mature à *Pyrrhobryum spiniforme* et *Bazzania decrescens* ssp. *molleri*.



G23 : communauté humicole à *Leucoloma capillifolium* qui se maintient sur les vestiges de bois très décomposés.

Le profil biologique de ces trois groupements montre un fort pourcentage de mousses, nettement plus élevé que dans les unités corticoles de la coulée 1700 et *a fortiori* de la coulée 1899. Cette hausse est surtout due à un accroissement des espèces pleurocarpes (Tableau 20).

Tableau 20 : Profils de types biologiques des groupements humicoles et saprolignicoles de la coulée 1700

	G23		G19		G18	
	nb	%	nb	%	nb	%
Mousses acrocarpes	Ma	5 15.6	11 20.7	10 22.7		
Mousses pleurocarpes	Mp	8 25	8 15.1	4 9.1		
Hépatiques à feuilles	Hf	15 46.9	30 56.6	25 56.8		
Hépatiques à thalle s.l.	Ht	4 12.5	4 7.5	5 11.4		
Total bryophytes		32 100	53 100	44 100		

Ces espèces à architecture complexe (tige longue et rameuse) représentent un indice de maturation des sylvocénoses et tout particulièrement au sein des kipukas. On observe également une dominance des hépatiques à feuille que ce soit dans les groupements humicoles, saprolignicoles, corticoles mais également dans les groupements corticoles de 1899, le long de la succession.

Classification des unités identifiées

Il n'existe pas de classification phytosociologique des bryoassociations en domaine tropical africain. Les travaux importants menés par Kürschner & Parolly (1998) en Amérique du Sud, sont difficilement transposables dans des régions aussi éloignées et ne comportant pas de cortèges suffisamment proches pour définir des unités communes de niveau supérieur (classe, ordre ou alliance). Il faudrait pour cela disposer de travaux de même ordre en Afrique pour pouvoir intégrer nos unités décrites dans un synsystème même provisoire. Néanmoins, ceci n'interdit pas de nommer les unités décrites comme associations nouvelles. Nous avons donc attribué pour l'ensemble des groupements identifiées un nom de syntaxon selon le code international de nomenclature phytosociologique (troisième version de ICPN-2000). Par prudence certains groupements à faible contingent spécifique tels que les groupements pionniers des phases initiales de colonisation sur les coulées 2002 et 1998 ont été en partie regroupés sous un même nom d'association chaque unités les composant représentant une phase dans leur développement. Notons que le groupement à *Prionolejeunea grata* (Gottsche) Schiffn. et *Ceratolejeunea stictophylla* (G21) demeure provisoirement sans attribution de statut phytosociologique.

Liste des syntaxons retenus :

[Holotypus : Tableau 3 relevé n°G2/3-12]

Nous avons rassemblé dans une même association les G1 à G4. Le groupement G1 en représente la phase initiale avec des populations de *Polytrichum commune* très réduites à très faible recouvrement, l'optimum de cette association étant marqué par la combinaison des deux espèces.

[Holotypus : Tableau 5 relevé n°G5-13]

[Holotypus : Tableau 6 relevé n° G6-6]

[Holotypus : Tableau 8 relevé n°G8- 5]

[Holotypus : Tableau 9 relevé n°G9- 13]

[Holotypus : Tableau 10 relevé n°G10- 7]

***Drepanolejeunetum cambouenae* ass. nov..(G11)**

[Holotypus : Tableau 11 relevé n°G11-7]

Riccardio longispicae - Syrrhopodonetum hispidocostatae ass. nov. (G12)

[Holotypus : Tableau 12 relevé n°G12-13]

Groupement à *Taxilejeunea pulchriflora* (G13)

Mastigophoro dicladi - Cheilolejeuneaetum trifariae ass. nov. (G14)

[Holotypus : Tableau 14 relevé n°G14-7]

Macromitriumo mauritiana-Lopholejeuneaetum subfuscae ass. nov. (G15)

[Holotypus : Tableau 15 relevé n°G15-2]

Cololejeunetum obliquae ass. nov. (G16)

[Holotypus : Tableau 16 relevé n°G16-7]

Pyrrhobryo spiniformis - Bazzanietum decrescensii ass. nov. (G18)

[Holotypus : Tableau 18 relevé n°G18-11]

Radulino borbonici - Raduletum evelynae ass. nov. (G19)

[Holotypus : Tableau 19 relevé n°G19-6]

Calympero hispidi - Lopholejeunetum obtusilacerei ass. nov. provisoire (G20)

[Holotypus : Tableau 20 relevé n°G20-3]

Cette unité ne possède que 5 relevés, or selon le code de synomenclature 7 relevés sont nécessaires pour valider une nouvelle association, c'est pourquoi cette association est notée comme provisoire jusqu'à validation par d'autres relevés.

Plagiochilo repandae - Lejeunetum camerunensi ass. nov. (G22)

[Holotypus : Tableau 21 relevé n°G22-11]

Leucolomaetum capillifolii ass. nov. (G23)

[Holotypus : Tableau 22 relevé n°G23-23]

Plagiochilo pectinatae - Ceratolejeunetum zenkeri ass. nov. (G24)

[Holotypus : Tableau 23 relevé n°G24-7]

Lopholejeuneo minimae - Calymperetum hispidii ass. nov. (G25)

[Holotypus : Tableau 24 relevé n°G25-9]

Leucomium strumosae - Fissidetum brevifronsi ass. nov. (G26)

[Holotypus : Tableau 25 relevé n°G26-9]

Leucophano angustifoliae - Mittenothamnetum madagassii ass. nov. (G27)

[Holotypus : Tableau 26 relevé n°G27-4]

Cheilolejeunetum surrepensae ass. nov. (G28)

[Holotypus : Tableau 27 relevé n°G28-5]

Conclusions et perspectives

Cette analyse met en évidence de quelle manière les cohortes de bryophytes investissent et développent des ensembles floristiques cohérents en lien avec les microhabitats. Elle permet d'évaluer la richesse non seulement bryofloristique de ces diverses étapes mais de mieux cerner les patrons de distribution et la structure des communautés qui se succèdent d'une coulée à l'autre mais aussi en sein des phases anciennes (1899 et 1700) entre les divers compartiments mis à leur disposition.

Nous n'avons pas cherché à faire un inventaire le plus complet possible mais de dégager les principaux éléments bryologiques qui en structurent les étapes figurées par le choix des coulées explorées et étudiées.

Parmi les perspectives possibles, la comparaison entre les phases anciennes (kipuka) de notre chronoséquence et une forêt indigène mégatherme hygrophile établi sur des laves encore plus anciennes (âgées de 500 ans environ), encore en bon état de conservation, telle que la Forêt de Mare Longue permettrait d'évaluer si les communautés présentes dans les kipukas sont aussi présentes dans des forêts considérées comme les stades les plus aboutis de la dynamique végétale naturelle de La Réunion. Cette comparaison permettrait aussi de découvrir d'autres communautés qui constitueraient les ensembles les plus matures des divers compartiments disponibles et occupés au sein de cette forêt de basse altitude (Réserve Naturelle de Mare-Longue).

Références bibliographiques

- Ah-Peng, C., J. Bardat, P. Staménoff & D. Strasberg** (soumis). Diversité, endémicité et distribution des bryophytes à la Réunion : synthèse.
- Akande, A. O., S. O. Olarinmoye & A. Egunyomi** (1982). Phytosociological studies on some corticolous bryophytes in Ibadan, Nigeria. *Cryptogamie Bryologie, Lichénologie* **3**(3): 235-248.
- Atkinson, I. A. E.** (1970). Successional trends in the coastal and lowland forest of Mauna Loa and Kilauea volcanoes, Hawaii. *Pacific Sciences* **24**: 387-400.
- Barcelo, A.** (1996). Analyse des mécanismes hydrologiques sur domaine volcanique insulaire tropical à relief jeune. Apports à la connaissance du bilan hydrique. Massif du Piton de la Fournaise (Ile de La Réunion). Montpellier, Montpellier II: 266 pp.
- Braun Blanquet, J.** (1964). *Pflanzensoziologie: Grundzüge der Vegetationskunde*. Wien New York.
- Clarkson, B. D.** (1997). Vegetation succession (1967-89) on five recent montane lava flows, Mauna Loa, Hawaii. *New Zealand Journal of Ecology* **22**(1): 1-9.
- Drake, D. R. & D. Mueller-Dombois** (1993). Population development of rain forest trees on a chronosequence of Hawaiian lava flows. *Ecology* **74**(4): 1012-1019.
- Kürschner, H.** (1995). Epiphytische Moosgesellschaften im östlichen Kongobecken und den angrenzenden Gebirgsstöcken (Parc National Kahuzi-Biega/Zaire, forêt de Nyungwe/Rwanda). Wissenschaftliche Ergebnisse der BRYOTROP-Expedition nach Zaire. *Nova Hedwigia* **61**: 1-64.
- Kürschner, H. & G. Parolly** (1998). Stammepiphytische Moosgesellschaften am Andenostabhang und im Amazonas-Tiefland von Nord-Peru. *Nova Hedwigia* **66**(1-2): 1-87.
- Mittermeier, R. A., G. A. B. Da Fonseca, M. Hoffmann, J. Pilgrim, T. Brooks, P. R. Gill, C. G. Mittermeier & J. Lamoreux** (2005). *Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions*.
- O'Shea, B. J.** (2006). Checklist of the mosses of sub-Saharan Africa (version 5, 12/06). *Tropical Bryology Research Reports* **6**: 1-252.
- Pfeiffer, T.** (2003). *Terricolous bryophyte vegetation of New Zealand temperate rain forests Communities, adaptative strategies and divergence patterns*. Stuttgart, J. Cramer.
- Pócs, T.** (1978). Epyphyllous communities and their distribution in East Africa. *Bryophyterum Bibliotheca* **13**: 681-713.
- Richards, P. W.** (1954). Notes on the bryophyte communities of lowland tropical rain forest, with special reference to Morabilli Creek, British Guiana. *Vegetatio* **5-6**: 319-328.
- Robyns, W.** (1932). La colonisation végétale des laves récentes du volcan Rumoka. *Institut Royal Colonial Belge, Sect. des Sciences Naturelle et médicale* **1**(1): 3-33.
- Schaumann, F.** (2005). *Terricolous bryophyte vegetation of Chilean temperate rain forests Communities, adaptative strategies and divergence patterns*. Berlin J. Cramer.
- Skottsberg, C.** (1941). Plant succession on recent lava flows in the island of Hawaii. *Vetenskap- och Vitterhetssamhalles Handlinger Sjätte Fojden Ser.B. Bd.1* **8**: 32.
- Smathers, G. A. & D. Mueller-Dombois** (1974). *Invasion and recovery of vegetation after a volcanic eruption in Hawaii*, National Park Service.
- Stieltjes, L.** (1986). *Notice explicative de la carte des coulées historiques du volcan de la Fournaise*. Orléans, Bureau de Recherches Géologiques et Minières.

Strasberg, D. (1994). Dynamique des forêts tropicales de l'île de la Réunion : processus d'invasions et de régénération sur les coulées volcaniques. Montpellier, Montpellier II: 178 pp.

Strasberg, D., M. Rouget, D. M. Richardson, S. Baret, J. Dupont & R. M. Cowling (2005). An assessment of habitat diversity and transformation on La Reunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a basis for identifying broad-scale conservation priorities. *Biodiversity and Conservation* **14**(12): 3015-3032.

Wigginton, M. J. (2004). Checklist and distribution of the liverworts and hornworts of Sub-Saharan Africa, including the East African Islands (edition 2, September 2004). *Tropical Bryology Research Reports* **5**: 1-102.

CHAPITRE V

DIVERSITÉ ET DISTRIBUTION DES BRYOPHYTES LE LONG D'UN GRADIENT ALTITUDINAL

De tout temps, les effets de l'altitude et de la latitude sur la diversité spécifique des organismes vivants ont passionné les biogéographes et biologistes. Il est admis que les gradients altitudinaux contraignent la distribution spatiale de nombreux organismes (Fleishman *et al.* 1998; Herzog *et al.* 2005). Les études macroécologiques de richesse spécifique ont montré deux patrons de répartition : une diminution linéaire de la richesse spécifique avec l'altitude (Stevens 1992) et une relation unimodale avec un pic de richesse spécifique à une altitude intermédiaire (Rahbek 1995). Cependant il n'y a pas à l'heure actuelle de consensus universel sur le patron de réponse de la diversité à l'altitude. Le patron de richesse spécifique en fonction de l'altitude le plus fréquent est la réponse unimodale " en cloche " (Rahbek 2005).

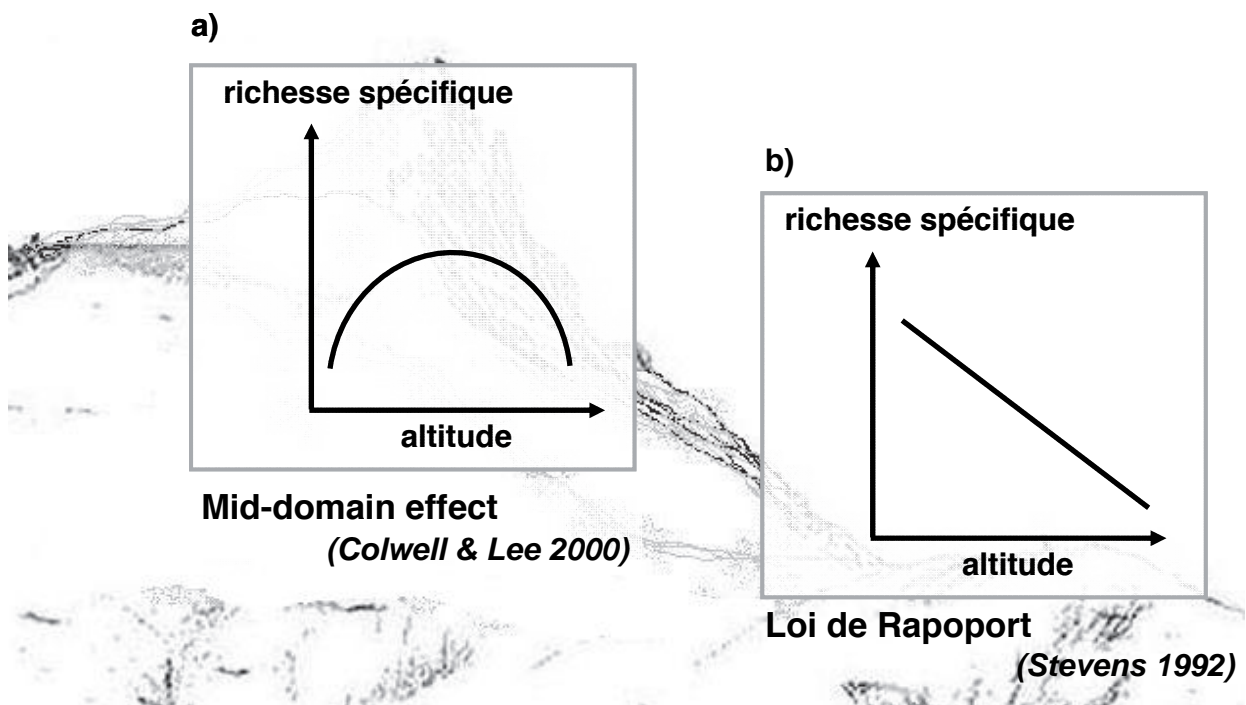


Figure 45 : Patrons de distribution de la richesse spécifique suivant un gradient altitudinal (a) La relation unimodale avec un pic de richesse spécifique à une altitude intermédiaire est basée sur un modèle géométrique de distribution des gammes altitudinales des espèces (Colwell & Lees 2000) (b) La loi de Rapoport statue sur une diminution de la richesse spécifique avec l'augmentation de l'altitude (Stevens 1992) (Figure issue de Descamps-Julien B, Ah-Peng C. & Strasberg D., Projet Bryolat, IFB 2007)

Dans les chapitres précédents, nous avons vu que parmi les trois principales îles de l'archipel la bryoflore de La Réunion est la plus riche en espèce (Chapitre II), que cette richesse est fortement dépendante de microhabitats disponibles et diversifiés comme nous l'avons montré le long d'une chronoséquence de coulées de lave à une même altitude (Chapitre III).

Ce présent chapitre se propose désormais d'étudier la diversité des bryophytes en fonction de l'altitude (250 - 850 m) le long d'une coulée de lave homogène et naturellement délimité, datant de 1986, localisée à l'extérieur de l'Enclos Fouqué. Ce travail est issu d'une collaboration avec M. Chuah-Petiot (Université de Nairobi, Kenya) qui a été accueillie comme chercheur invité à l'Université de La Réunion en Novembre 2005. Les résultats de ces travaux ont également permis de soulever d'autres problématiques de recherches en macroécologie par B. Descamps-Julien (Attachée Temporaire d'Enseignement et de Recherches à l'Université de La Réunion, 2004 - 2007), la publication qui en résulte, se situant en Annexe E, est en cours de soumission dans une revue internationale.

Colwell, R. K. & D. C. Lees (2000). The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution* **15**: 70-76.

Fleishman, E., G. T. Austin & A. D. Weiss (1998). An empirical test of Rapoport's rule: Elevational gradients in montane butterfly communities. *Ecology* **79**(7): 2482-2493.

Herzog, S. K., M. Kessler & K. Bach (2005). The elevational gradient in Andean bird species richness at the local scale: a foothill peak and a high-elevation plateau. *Ecography* **28**(2): 209-222.

Rahbek, C. (1995). The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* **18**: 200-205.

Rahbek, C. (2005). The role of spatial scale and the perception of large -scale species-richness pattern. *Ecology Letters* **8**: 224-239.

Stevens, G. C. (1992). The elevational gradient in altitudinal range an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist* **140**: 893-911.



Bryophyte diversity and distribution along an altitudinal gradient on a lava flow in La Réunion

Claudine Ah-Peng^{1*}, Min Chuah-Petiot², Blandine Descamps-Julien¹, Jacques Bardat³, Pierre Stamenoff¹ and Dominique Strasberg¹

¹Faculté des Sciences et Technologies, Université de La Réunion, UMR C_53, PVBMT, 15 avenue René Cassin – BP 7151, 97715 Saint-Denis, France, ²School of Biological Sciences, University of Nairobi, PO Box 30197, Nairobi 00100, Kenya, ³Département de systématique, Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR CNRS 5202, 57, rue Cuvier 75005 Paris, France

ABSTRACT

Non-vascular plant distribution patterns were examined in three microhabitats along an altitudinal gradient on a recent lava flow of the Piton de la Fournaise volcano (La Réunion, Mascarene archipelago). The uniform nature of the lava flow provides an excellent system to study the relationship between altitude and species diversity and distribution, and at the same time avoiding confusing multiple effects of substrate and vegetation heterogeneity. Non-vascular plants were surveyed with quadrats within an altitudinal range from 250 m to 850 m a.s.l. Fine-scale variations in bryophyte communities between three ecological microhabitats (the ground and on the rachises of two fern species) were investigated. Three specific questions were addressed: (1) What is the species diversity of bryophyte communities on a 19-year-old lava flow? (2) How does altitude influence the diversity and distribution of bryophytes on a lava flow? (3) Does microhabitat variation control bryophyte diversity? In our study, bryophyte diversity increased with altitude. Unexpectedly, species richness was very high; 70 species of bryophytes were recorded including nine new records for the island. Diversity was also controlled by ecological microhabitats. Bryophyte species were structured into six categories according to altitude and microhabitat preferences. Results suggested that the high diversity of these cryptic organisms on this lava flow is fostered in part by their host substrate and their adaptative strategies on new substrates. On a broader scale, it was concluded that lava flows as primary mineral environments are important to conserve, as they support a high diversity of pioneer organisms that constitute the early stages of the development of La Réunion's remnant lowland rainforest.

Keywords

Altitude, liverwort, microhabitat, moss, oceanic islands, Piton de la Fournaise volcano.

*Correspondence: Claudine Ah-Peng, Peuplements Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical, Université de La Réunion, 15, avenue René Cassin, BP 7151, 97715 Saint-Denis Messag, Cedex 9, France. E-mail: claudine.ahpeng@univ-reunion.fr

INTRODUCTION

Diversity and distributions of species are known to be related among other factors to the following geographical parameters: latitudinal (Stevens, 1989) and altitudinal gradients (Lomolino, 2001); environmental variables (Whittaker *et al.*, 2001), and at a finer scale, microhabitats (Lassau *et al.*, 2005). While temperate and boreal habitats have been more surveyed, the causes of high biodiversity in tropical areas remain unclear. With the aim of describing broad-scale tropical biodiversity patterns, recent studies have been conducted on the effect of altitude on mammals (McCain, 2004), birds (Kaboli *et al.*, 2006), insects (Axmacher *et al.*, 2004; Botes *et al.*, 2006), and vascular plants (Raj Bhattarai & Vetaas, 2003; Sánchez-González & López-Mata, 2005; Senbeta *et al.*, 2005). Two richness patterns have been

pointed out: a trend of decreasing species richness with increasing elevation (e.g. Stevens, 1992) and a hump-shaped distribution of species richness (e.g. Rahbek). The latter is the most typical pattern but its predominance in elevational studies depends strongly on spatial grain and extent (review by Rahbek, 2005).

Bryophytes are the most diverse group of land plants after the flowering plants (Mishler, 2001) but due to difficulties in their identification, and lack of literature from tropical areas, they have rarely been included in biodiversity surveys (Pharo *et al.*, 1999). As they are found from the tropics to the polar regions, from sea level to mountain summits, they are ideal candidates for latitudinal and altitudinal studies (Andrew *et al.*, 2003). Several descriptive studies of bryophytes and their altitudinal zonation have been done in South America, in Puerto Rico along a transect of 200–1075 m by Fulford & Crandall (1971), in the

Sierra Nevada de Santa Marta in Colombia (Van Reenen & Gradstein, 1983, 1984), in northeastern Peru (Frahm, 1987; Gradstein & Frahm, 1987), in Bolivia, Peru, and Columbia (Kessler, 2000), on Mt. Kinabulu, in the eastern part of Borneo (Frahm, 1990), in New Zealand (Pfeiffer, 2003), and in Africa on Mount Kilimanjaro (Pócs, 1994). However, species richness patterns and their links to ecological mechanisms remain less studied. The important role of substrate in bryophyte species diversity and composition has been well established (Pharo & Beattie, 2002), but little is known about the effects of microhabitat and altitude in bryophytes (Romero *et al.*, 2006). Andrew *et al.* (2003) did not find an overall pattern of bryophyte diversity on different mountains in Tasmania and New Zealand. They considered that altitudinal gradient may control community structure and diversity but suggested that factors operating at smaller scales (moisture, microhabitats) should be studied to understand the underlying mechanisms.

Known-age lava flows along an altitudinal gradient provide highly suitable sites to measure diversity variation on a uniform substrate (same physical and chemical characteristics, same vegetation age and structure). There can be no transect more constant than following a lava flow from its source to the sea (Vitousek, 1993). In addition, bryophytes play a central role on lava flows: they act as pioneer species. Their moribund tissue creates a thin layer of accumulated organic matter. They stabilize the surface of the ground and they provide shelter for other organisms. Piton de la Fournaise (La Réunion, Mascarene archipelago) is one of the most active volcanoes in the world. This volcano provides excellent natural conditions for experimental study of diversity along an elevation gradient. The present study, conducted on this volcano, is the first altitudinal survey of bryophytes in the Mascarenes.

The objective of this study was to document and explain the diversity of bryophytes on a recent lava flow dating from 1986. The questions addressed are:

- 1 What is the species diversity of bryophyte communities on a 19-year-old lava flow?
- 2 How does altitude influence the diversity and distribution of bryophytes on a lava flow?
- 3 Does microhabitat variation control bryophyte diversity?

METHODS

Study area

The study was conducted on La Réunion (55°39' E; 21°00' S), the largest island (2512 km²) of the Mascarene Archipelago in the Western Indian Ocean. This island is of relatively recent volcanic origin (2–3 million years) with an extinct volcanic plug, Piton des Neiges, in its centre, presently reaching an altitude of 3070 m. Piton de la Fournaise (2631 m), in the south-eastern part of the island, is an active volcano.

La Réunion is situated in the western Indian Ocean, one of the world's biodiversity hotspots (Myers *et al.*, 2000). It is unique among oceanic islands in having large tracts of intact tropical rainforest. Thirty per cent of the native vegetation is still well conserved (Strasberg *et al.*, 2005) due to a highly variable topo-

graphy (steep mountains) and microclimates (gradients of temperature and elevation) and consequently ecosystem diversity is high for such a small area. The bryological flora is very diverse. To date, 405 mosses and 245 liverworts and hornworts have been recorded (Ah-Peng & Bardat, 2005; Ah-Peng *et al.*, 2005).

The climate is predominantly tropical with summer rainfall from November to April and a cooler, drier season from June to September. The mean annual rainfall is higher on the windward eastern coast of the island ranging from 1500 mm per annum at sea level to > 8000 mm per annum at high altitudes. Some localized places, between 1300 and 1800 m, may receive 12,000 mm per annum (Barcelo, 1996). Mean annual temperatures vary from 24 °C along the coastline to 12 °C at around 2000 m.

Most eruptions of this volcano occur inside Enclos Fouqué, the active caldera. The lava flow in this study was formed on 20 March 1986 through a fissural vent at 900 m a.s.l. It is the only lava flow that has been monitored by the volcanological observatory outside the Enclos Fouqué (Delorme *et al.*, 1989). This olivine basalt lava flow is divided into two branches of a scoriaceous aa-type lava flow. We studied the southern branch of the flow that crossed the littoral road (RN2), and stopped 200 m from the sea (Delorme *et al.*, 1989).

The vegetation on the lava flow is rather simple and is mainly composed of saplings of pioneer trees and ferns. In our study site, the lava is almost entirely covered by lichens [95% being *Stereocaulon vulcani* (Bory) Ach.] and a few vascular plants (ferns, orchids, and young trees).

Sampling method

In November 2005, bryophytes were collected along an altitudinal transect between 250 m a.s.l. and 850 m a.s.l. To evaluate the ecological distribution of bryophytes at four altitudes (250, 450, 650, and 850 m), three plots of 2 × 2 m were randomly set within a 10 × 10 m area in the middle of the flow, at each altitude. Within each plot, five microplots of 50 cm² (here called relevés) were sampled; specimens were collected from the ground and on the rachises of two fern species [*Blechnum tabulare* (Thunb.) Kuhn. and *Nephrolepis abrupta* (Bory) Mett.]. For each microhabitat, 15 relevés were performed at each altitudinal level. In total, 180 samples were expected (four altitudes × three microhabitats × 15 replicates) if every station was occupied by bryophytes. However, at 250 m *B. tabulare* is absent, and so no samples were taken. At 850 m, *N. abrupta* is at low abundance, so only 148 samples were collected.

Within each plot, the extent of lichens and of phanerogams was estimated in order to describe the vegetation. The altitude was measured with an altimeter calibrated with a topographical map (1 : 25,000).

All bryophyte species were collected and identified in the laboratory with the aid of a stereo microscope and a light-microscope (Leica DMLB, Leica Microsystems SAS, Rueil Malmaison, France). The material was identified by C. A.-P., M. C.-P., and J.B. Specimens were air-dried in paper bags and are deposited in the herbarium of La Réunion (REU). Bryophyte nomenclature follows that of O'Shea (2003) for mosses and of

Wigginton (2004) for liverworts and hornworts. Species that have been recorded with 'cf.' need more systematic investigation (e.g. in some cases, our specimen was sterile and a fertile specimen is required for a complete ID). Voucher specimens for difficult taxa were sent to specialists in various international herbaria.

Data analysis

Using presence or absence of species, bryophyte species richness was compared at each altitude.

The Jaccard index and the number of shared species between altitudinal levels were calculated to assess similarities of species assemblages (Magurran, 1988).

Jaccard index is computed as $1 - [2B / (1 + B)]$, where B is Bray–Curtis dissimilarity.

The effects of altitude and microhabitat on bryophyte diversity were tested with a nonparametric ANOVA (Kruskal–Wallis test) (Zar, 1999). The relationships between species assemblages and microhabitats (the ground and on the rachises of two fern species) were determined using a Correspondence Analysis (COA). Only species with an expected frequency greater than 4 were analysed. Field and laboratory observations and results from the COA were summarized into Table 3. A Wilcoxon test was used to compare the average species richness among the three microhabitats at the four altitudes. These analyses were performed with the software R 2.2.1 statistical package (R Development Core Team, 2006) and the packages ADE4 and VEGAN.

RESULTS

Bryophyte species diversity

Five hundred and eight specimens were identified to 70 species level. These species comprised 50 leafy liverworts, 5 thalloid liverworts, 1 hornwort, and 14 mosses. This represented 35 genera within 17 bryophyte families (Table 1). In total, the number of liverworts was higher than the number of mosses at each altitude, and this number increased with altitude. Leafy liverworts were the most species-rich (77% of total species), dominated by Lejeuneaceae with 44 species (46% of total species). Lejeuneaceae dominated the overall richness at every altitude except at 450 m a.s.l. Overall bryophyte diversity on the lava flow ranged from 0 to 15 species per microplot and from 28 to 45 species per 10 × 10 m.

Nine bryophytes were considered as new records for the island (marked with * in Table 1).

Effect of altitude on species richness

Local richness was significantly influenced by altitude (Kruskal–Wallis, $\chi^2 = 25.94$, d.f. = 3, P -value < 0.0001). A total number of 28 species was found between 250 m and 650 m, and at 850 m a.s.l. this increased to 44 (Fig. 1).

The highest similarity was found between altitudes 650 m and 850 m (48%) while the altitudinal range between 250 and 450 m exhibited the lowest similarity (20%) (Table 2). The number of species shared between each altitude ranged from 10 to 23 while

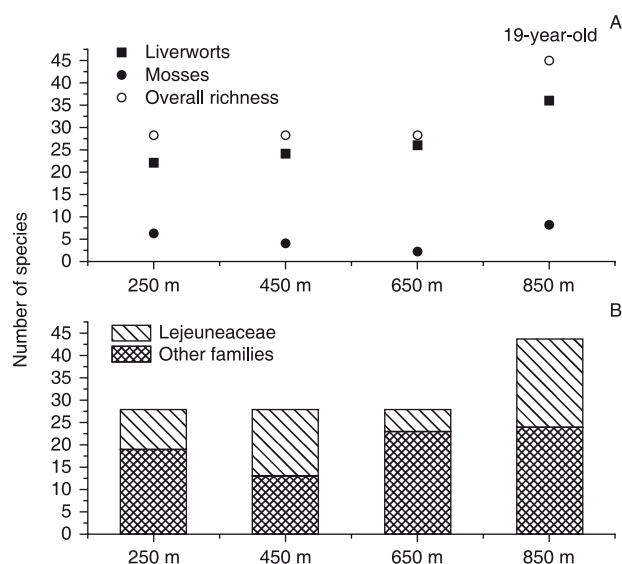


Figure 1 Overall diversity along a transect (250–850 m), on a 19-year-old lava flow (La Réunion). (A) Bryophyte types are indicated. (B) Dominance of *Lejeuneaceae* along the gradient.

at 250 m and 850 m, there were 13 and 14 exclusive species, respectively (Table 2).

Six species were recorded at every altitudinal level along the gradient. Fourteen species were found only at 850 m, including *Acroporium megasporum* (Duby) M. Fleisch., *Dicranoloma billardierei* (Brid.) Paris, and *Plicanthus hirtellus* (F. Weber) Mitt., which are species usually found in forest systems. Thirteen species were found only at 250 m such as *Acrolejeunea emergens* (Mitt.) Steph., *Trichosteleum debettei* (Besch.) Kindb., and *Cololejeunea hildebrandtii* C. Müll. (see Table 1).

The main differences in species composition were found between 250 m and 850 m.

Microhabitat effects on species richness

Based on the COA results, field and laboratory observation, ten categories of species (I–VI) were obtained and are presented in Table 3.

There was a significant effect of microhabitat on local richness (Kruskal–Wallis, $\chi^2 = 17.37$, d.f. = 2, P -value < 0.0001).

Diversity was greater on the fern *B. tabulare* than on the other two microhabitats. The fern *B. tabulare* and the ground habitat were the most species-rich, carrying a maximum of 15 species per microplot at 850 m (Fig. 2). The bryophyte community on the fern *N. abrupta* was richest at 250 m, with an average of 4.27 species and a maximum of 11 species per microplot ($n = 15$). At 650 m and at 450 m, where both of the two indigenous ferns were present, *B. tabulare* possessed more species than *N. abrupta*.

Species richness on the ground and on the fern *B. tabulare* increased with altitude, whereas the pattern on the other fern is less distinct. Figure 2 shows that the ground microhabitat is occupied at every altitude.

We observed along the transect and in the microhabitats investigated that species had different life strategies. On the ground,

Table 1 Occurrence of bryophytes species into three microhabitats (basalt and two ferns: *Nephrolepis abrupta* and *Blechnum tabulare*) on a 1986 lava flow at four altitudes on Piton de la Fournaise volcano in 2005.

Abb.	Species	Family	S	GPS				Total occurrence	Altitudinal range (m)	Altitudinal range (m)
				250 m	450 m	650 m	850 m			
ACEM	<i>Acrolejeunea emergens</i> (Mitt.) Steph.	Lejeuneaceae	Liverwort	1	0	0	0	1	250	
ACPY	<i>Acrolejeunea pycnoclada</i> (Taylor) Schiffn.	Lejeuneaceae	Liverwort	1	0	0	0	1	250	
ACME	<i>Acroporium megasporum</i> (Duby) M. Fleisch.	Sematophyllaceae	Moss	0	0	0	4	4	850	
ARDI	<i>Arachniopsis diacantha</i> (Mont.) M. Howe	Lepidoziaceae	Liverwort	0	4	0	0	4	450	2000–2800
ARMA	<i>Archilejeunea mauritiana</i> Lindenb. Ex. Steph.*	Lejeuneaceae	Liverwort	0	0	1	0	1	650	
BARO	<i>Bazzania roccatii</i> Gola*	Lepidoziaceae	Liverwort	0	1	0	1	2	450–850	2000–3400
BRBI	<i>Bryum billardierei</i> var. <i>billardierei</i> Schwägr.	Bryaceae	Moss	2	1	0	0	3	250	
BRPS	<i>Bryum pseudotriquetrum</i> var. <i>pseudotriquetrum</i> (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. and Scherb.	Bryaceae	Moss	3	0	0	0	3	250	3700–4400
CAPA	<i>Calymperes palisotii</i> ssp. <i>palisotii</i> Schwägr.	Calymperaceae	Moss	1	0	0	0	1	250	
CAAR	<i>Campylopus arcuatus</i> (Brid.) A. Jaeger	Dicranaceae	Moss	0	0	0	1	1	850	
CAAU	<i>Campylopus auroniensis</i> (Müll.Hal.) A. Jaeger	Dicranaceae	Moss	17	15	10	3	45	250	
CAFL	<i>Campylopus flexuosus</i> var. <i>incorrallis</i> (Herzog.) J.-P. Frahm	Dicranaceae	Moss	0	0	0	1	1	850	2950
GEBE	<i>Ceratolejeunea belangeriana</i> (Gottsche) Steph.	Lejeuneaceae	Liverwort	1	0	0	0	1	250	
CECA	<i>Ceratolejeunea calabariensis</i> Steph.*	Lejeuneaceae	Liverwort	0	9	17	13	39	450–850	
CEsp1	<i>Ceratolejeunea</i> sp. 1	Lejeuneaceae	Liverwort	1	1	3	0	5	250	
Cesp2	<i>Ceratolejeunea</i> sp. 2	Lejeuneaceae	Liverwort	0	0	1	2	3	650–850	
CEVA	<i>Ceratolejeunea variabilis</i> (Lindenb.) Schiffn.	Lejeuneaceae	Liverwort	0	0	0	2	2	850	
CHCO	<i>Chelolejeunea cordistipula</i> (Steph.) Grolle ex. E.W. Jones	Lejeuneaceae	Liverwort	0	0	0	1	1	850	1700–2650
CHKR	<i>Chelolejeunea krakakammae</i> (Lindenb.) Schust.	Lejeuneaceae	Liverwort	6	0	0	0	6	250	
CHTR	<i>Chelolejeunea trifaria</i> (Reinw., Blume et Nees) Mizut.	Lejeuneaceae	Liverwort	0	0	0	1	1	850	
CHUS	<i>Chelolejeunea usambarana</i> (Steph.) Grolle	Lejeuneaceae	Liverwort	3	4	1	1	9	250	
COBI	<i>Cololejeunea bidentula</i> (Steph.) E.W. Jones	Lejeuneaceae	Liverwort	0	0	1	1	2	650–850	
COHA	<i>Cololejeunea haskarlana</i> (Lehm. and Lindenb.) Schiffn.	Lejeuneaceae	Liverwort	0	1	0	0	1	450	
COHI	<i>Cololejeunea hildebrandii</i> (Austin) Steph.	Lejeuneaceae	Liverwort	1	0	0	0	1	250	
COMI	<i>Cololejeunea minutissima</i> (Sm.) Schiffn.	Lejeuneaceae	Liverwort	1	0	0	0	1	250	2450
COBE	<i>Colura benoitii</i> Jovet-Ast	Lejeuneaceae	Liverwort	0	0	2	0	2	650	
COHU	<i>Colura humbertii</i> Jov.-Ast	Lejeuneaceae	Liverwort	0	8	27	23	58	450–850	
COTE	<i>Colura tenuicornis</i> (A. Evans) Steph.	Lejeuneaceae	Liverwort	3	0	0	0	3	250	1900–2450
DAAN	<i>Daltonia angustifolia</i> var. <i>angustifolia</i> Dozy and Molk.	Daltoniaceae	Moss	0	0	0	1	1	850	1800–2900
DEBO	<i>Dendroceros borbonicus</i> Steph.	Dendrocerotaceae	Hornwort	0	0	0	1	1	850	1830–2900
DIBI	<i>Dicranoloma billardierei</i> (Brid.) Paris	Dicranaceae	Moss	0	0	0	1	1	850	
DICA	<i>Diplasiolejeunea cavifolia</i> Steph.*	Lejeuneaceae	Liverwort	0	1	5	1	7	450–850	
DRCU	<i>Drepanolejeunea cultrella</i> (Mitt.) Steph.*	Lejeuneaceae	Liverwort	0	1	6	9	16	450–850	2150–2450
DRPH	<i>Drepanolejeunea physaefolia</i> (Gottsche) Steph.	Lejeuneaceae	Liverwort	1	0	4	7	12	250	2130–3600
DRCA	<i>Drepanolejeunea cambouena</i> Steph.*	Lejeuneaceae	Liverwort	0	1	15	4	20	450–850	
DRAN	<i>Drepanolejeunea</i> cf. <i>angustifolia</i> (Mitt.) Grolle*	Lejeuneaceae	Liverwort	0	4	3	3	10	450–850	

Table 1 Continued

Abb.	Species	GPS	S	21°19.095'	21°18.810'	21°18.772'	21°18.691'	Altitudinal range (m)	SSW slopes Kilimanjaro (Pócs, 1994)
		Family	Type						
DRMA	<i>Drepanolejeunea madagascariensis</i> (Steph.) Grolle	Lejeuneaceae	Liverwort	0	0	6	4	650–850	10
FRAP	<i>Frullania apicalis</i> Mitt.	Jubulaceae	Liverwort	1	0	0	1	250	2
FRAP	<i>Frullania apiculata</i> (Reinw., Blume and Nees) Nees	Jubulaceae	Liverwort	0	2	2	6	450–850	10
FRCA	<i>Frullania capensis</i> Gottsche	Jubulaceae	Liverwort	3	3	15	4	250	25
FRRE	<i>Frullania repandistipula</i> Sande Lac.	Jubulaceae	Liverwort	0	0	0	1	850	1
LECA	<i>Lejeunea caespitosa</i> Lindenb. in Gottsche <i>et al.</i>	Lejeuneaceae	Liverwort	5	1	0	2	250–850	8
LEcTA	<i>Lejeunea cf. tabularis</i> (Spreng.) Gottsche <i>et al.</i>	Lejeuneaceae	Liverwort	2	0	1	2	250	5
LEFL	<i>Lejeunea flava</i> (Sw.) Nees ssp. <i>flava</i>	Lejeuneaceae	Liverwort	1	0	0	1	250	2
LEOB	<i>Lejeunea obtusata</i> Gottsche	Lejeuneaceae	Liverwort	0	0	0	1	850	1
LEA	<i>Lejeunea ramosissima</i> Steph.	Lejeuneaceae	Liverwort	0	0	1	1	850	2
LEsp1	<i>Lejeunea</i> sp. 1	Lejeuneaceae	Liverwort	1	0	0	0	250	1
LEsp2	<i>Lejeunea</i> sp. 2	Lejeuneaceae	Liverwort	1	0	0	0	250	1
LETA	<i>Lejeunea tabularis</i> (Spreng.) Gottsche <i>et al.</i>	Lejeuneaceae	Liverwort	3	0	1	2	250	6
LEXA	<i>Leucolejeunea xanthocarpa</i> (Lehm. and Lindenb.) A. Evans	Lejeuneaceae	Liverwort	0	0	1	4	650–850	5
LELO	<i>Leucoloma longifolium</i> (Brid.) Wijk. and Markd.	Dicranaceae	Moss	0	1	0	0	450	1
LONI	<i>Lopholejeunea cf. nigricans</i> (Lindenb.) Schiffn.	Lejeuneaceae	Liverwort	0	0	1	0	650	1
LOSU	<i>Lopholejeunea cf. subfusca</i> (Nees) Schiffn.	Lejeuneaceae	Liverwort	0	0	1	0	650	1
MADI	<i>Mastigophora didados</i> (Brid. ex F. Weber) Nees	Mastigophoraceae	Liverwort	0	2	0	1	450	3
MEFU	<i>Metzgeria furcata</i> (L.) Dumort	Metzgeriaceae	Liverwort	0	0	0	2	850	2
MIAF	<i>Microlejeunea africana</i> Steph.	Lejeuneaceae	Liverwort	6	0	2	2	250	10
MIOB	<i>Microlejeunea cf. oblongistipula</i> (Gottsche) Pearson	Lejeuneaceae	Liverwort	0	0	1	3	650–850	4
PLPE	<i>Plagiochila pectinata</i> Willd. ex Lindenb.	Plagiochilaceae	Liverwort	0	1	0	0	450	1
PLRE	<i>Plagiochila repanda</i> (Schwägr.) Lindenb. var. <i>repanda</i>	Plagiochilaceae	Liverwort	0	1	0	1	450	2
PLHI	<i>Plicanthus hirtellus</i> (F. Weber) Mitt.	Jungermanniaceae	Liverwort	0	0	0	1	850	1
POCO	<i>Polytrichum commune</i> var. <i>commune</i> Hedw.	Polytrichaceae	Moss	0	7	10	15	450–850	32
PRGR	<i>Prionolejeunea grata</i> (Gottsche) Schiffn.	Lejeuneaceae	Liverwort	1	12	16	21	250	50
RIAM	<i>Ricardia amazonica</i> (Spruce) Schiffn. ex Gradst.*	Aneuraceae	Liverwort	0	2	0	0	450	2
RILI	<i>Ricardia limbata</i> (Steph.) E. W. Jones	Aneuraceae	Liverwort	1	4	1	3	250–850	9
RILO	<i>Ricardia longispica</i> (Steph.) Pearson	Aneuraceae	Liverwort	0	3	0	10	450–850	13
RINU	<i>Ricardia nudiflora</i> (Steph.) Grolle	Aneuraceae	Liverwort	0	3	0	0	450	3
SCPA	<i>Schiffneriolejeunea pappeana</i> (Nees) Gradst.	Lejeuneaceae	Liverwort	4	1	0	0	250–450	5
SCsp1	<i>Schlotheimia</i> sp. 1	Orthotrichaceae	Moss	1	0	0	0	250	1
TAPU	<i>Taxilejeunea pulchriflora</i> Pearson*	Lejeuneaceae	Liverwort	7	3	4	2	250–850	16
TRSE	<i>Trachypodopsis serrulata</i> var. <i>serrulata</i> (P. Beauv.) M. Fleisch.	Trachypodaceae	Moss	0	0	0	1	850	1
TRDE	<i>Trichosteleum debeterei</i> (Besch.) Kindb.	Sematophyllaceae	Moss	1	0	0	0	250	1
	Total individuals			80	97	159	172		
	Total species			28	28	28	45		

*New record.

Table 2 Floristic similarity between bryophyte communities (JCS and number of shared species between the four altitudes) on the 1986 lava flow.

Altitude	250 m	450 m	650 m	850 m
	Number of shared species			
250 m	–	10	11	13
450 m	0.20	–	15	19
650 m	0.23	0.33	–	23
850 m	0.21	0.33	0.48	–
	Jaccard's index			

Jaccard's Index, $JCS=1-[2B/(1+B)]$, B is Bray–Curtis dissimilarity.

the most common species was *Campylopus aureonitens*. To reduce and prevent desiccation, this species possesses a long hyaline hairpoint and thick cells. On the rachises of ferns, liverworts dominated, growing on thin mats appressed to the substrates. Similarly, Acebey *et al.* (2003) interpreted the tendency for bryophytes species to grow appressed to the substrate in fallows of Bolivia as a strategy to avoid desiccation.

Fertile bryophytes were regularly recorded in the relevés and some of them expressed both sexual and asexual reproduction simultaneously. For example, *C. aureonitens* produced young green deciduous branches and exhibited the character of polysety. This involves the formation of many seta and capsules on a sole gametophyte and therefore increases the potential for spore dispersal.

Table 3 Six categories of bryophyte species received by Correspondence Analysis function of altitude and microhabitat variables:

- (I) Species highly associated with sunny sites on the ground
- (II) Species associated (1) exclusively and (2) growing preferentially with *Blechnum tabulare*
- (III) Species associated (1) exclusively and (2) growing preferentially with *Nephrolepis abrupta*
- (IV) Species with preferences for ferns (1) large amplitude (2) essentially at one altitude
- (V) Species with preferences for ground and *Blechnum tabulare* but were not recorded on *Nephrolepis abrupta*
- (VI) Species exhibiting no preferences for microhabitat nor altitude.

Category	Species
I	<i>Campylopus aureonitens</i> (CAAU) was present at every altitudinal level, essentially found on the ground. Its frequency is decreasing with altitude; at 850 m, colonies are more slender <i>Polytrichum commune</i> (POCO) was mainly found on the ground and preferentially at 850 m. This species is known to be hygrophilous and humicolous <i>Frullania apiculata</i> (FRAPI), was preferentially found at 850 m on the ground, but as epiphyllous of <i>Polytrichum commune</i>
II	1. Exclusive of <i>Blechnum tabulare</i> : <i>Diplasiolejeunea cavifolia</i> (DICA) 2. Growing preferentially on <i>Blechnum tabulare</i> : <i>Colura humbertii</i> (COHU), <i>Ceratolejeunea calabariensis</i> (CECA), <i>Prionojeunea grata</i> (PRGR), <i>Drepanolejeunea physaefolia</i> (DRPH), <i>Drepanolejeunea cambouena</i> (DRCA), <i>Riccardia longispica</i> (RILO), <i>Drepanolejeunea cultrella</i> (DRCU), <i>Frullania capensis</i> (FRCA), <i>Ceratolejeunea calabariensis</i> (CECA)
III	1. Exclusive of <i>Nephrolepis abrupta</i> : <i>Schiffneriolejeunea pappeana</i> (SCPA) and <i>Cheilojeunea krakammae</i> (CHKR) 2. Growing preferentially on <i>Nephrolepis abrupta</i> : <i>Taxilejeunea pulchriflora</i> (TAPU), <i>Lejeunea caespitosa</i> (LECA), <i>Microlejeunea africana</i> (MIAF), <i>Cheilojeunea usambarana</i> (CHUS)
IV	1. With large amplitude: <i>Lejeunea tabularis</i> (LETA) 2. With altitudinal preferences: between 450 m and 650 m for <i>Ceratolejeunea</i> sp.1 (CEsp1)
V	<i>Leucojeunea xanthocarpa</i> (LEXA) and <i>Riccardia longispica</i> (RILO)
VI	<i>Riccardia limbata</i> (RILI), was found in the three microhabitats and at every altitude

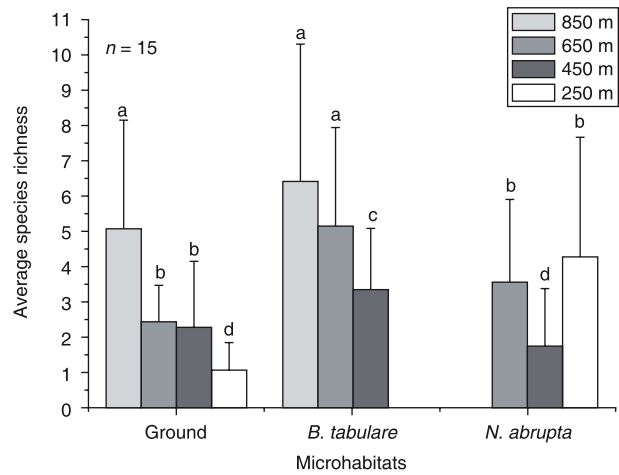


Figure 2 Distribution of bryophyte richness within the three microhabitats: ground, *Blechnum tabulare*, and *Nephrolepis abrupta*, at each altitudinal level (mean ± SD). Mean value that shares the same lowercase letter did not differ significantly from one to another (Wilcoxon's test, $P = 0.05$).

DISCUSSION

This study shows that altitude controlled the diversity and distribution of bryophytes. Nineteen years after the total destruction of the vegetation by a lava flow, bryophyte diversity proves to be

more dominant than that of vascular plants, and bryophyte distribution is organized into microhabitats. Along the transect (250–850 m) on the 1986 lava flow, bryophyte species richness increases with altitude. Species composition is distinct among the microhabitats investigated, namely on the ground and on the rachises of two ferns species.

The taxonomic diversity of bryophytes on a 19-year-old lava flow of Piton de la Fournaise is high. Seventy species of bryophytes were inventoried, this value outnumbered the total number of vascular plants and pteridophytes (15 species) along the altitudinal gradient of the lava flow.

Given that many studies carried out on different lava flows have reported only a few species on recent flows, the high diversity found on La Réunion was unexpected. In a study of the Rumoka volcano in the Democratic Republic of the Congo, Robyns (1932) reported one moss (*Bryum preussi* Brot.) on a 13-year-old flow, but he added that, mosses have been neglected by samplers despite this vegetational group being dominant in number and abundance. On a 12-year-old flow (Skottsberg, 1941) reported seven mosses in his study of plant succession on recent lava flows in Hawaii, but he did not mention any liverworts or hornworts as did other authors.

In the current study, it was found that liverworts (leafy and thalloid, 78.5%) were present on the lava flow at an early stage and outnumbered the moss species. This was not expected in young exposed flows as liverworts have lower drought tolerance (Frahm & Ohlemüller, 2001). On this 19-year-old lava, liverworts were mainly found in the grooves of the rachises of ferns in crevices; they also grow epiphytically on emergent mosses on the ground as well as on a reddish-brown colloidal gel found between the basalt and the lichen. This gel, named 'lichenite' by Skottsberg (1941) composed of ferric oxide, consistently occurred in association with *Stereocaulon* sp. on lava flows in area of high rainfall in Hawaii. Liverwort species increase with increasing humidity, cloud cover and mist, either on a continental or on a regional scale, or along a transect (Frahm & Ohlemüller, 2001). Moreover, Frahm (1994) noticed that liverworts are more numerous in oceanic regions and less common in continental ones. It is therefore not surprising to have high bryophyte diversity at the highest elevation of Piton de La Fournaise, as the gradient of rainfall from sea level to 1300–1800 m ranges from 4000 mm to 12,000 mm year⁻¹, with a daily saturated relative humidity percentage that prevents the total dehydration of bryophytes (Barcelo, 1996).

Bryophyte species richness increased along the altitudinal gradient. It was found that species diversity increases with altitude (from 28 to 45 species) between 250 m and 850 m, respectively. The results of this survey are in accordance with those of Frahm & Ohlemüller (2001) in New Zealand, where species number ranged between 30 and 50 at elevations up to 1000 m, for six altitudinal transects in temperate rainforests. Changes in species composition are noticed, as floristic discontinuities defined by Gradstein & Frahm (1987). In the current study, 250 m and 850 m are the altitudes at which a maximum number of species have their uppermost and lowermost occurrence; they are regarded as the altitudes with the highest degree of floristic

change, consequently an altitudinal range of 600 m for this flow would be the 'bryofloristic discontinuity'.

Thus, it is remarkable that at 850 m, species common to forest ecosystems are present only at this altitude, e.g. *A. megasporum*, *D. billardierei*. It can be hypothesized therefore that a forest-type bryophyte community is developing as a result of microclimatic conditions. The presence of *Polytrichum commune* between 650 m and 850 m confirms this idea, as this species occurs at high hygrometric levels.

A comparison of Pócs study on the altitudinal distribution of Kilimanjaro bryophytes with our study shows that 34% of all bryophytes species found in our study are also found on Kilimanjaro between 750 m and 5050 m (Pócs, 1994). Altitudes above 750 m on the East African continent can be compared with those between 250 m and 850 m on the lava flows of La Réunion. This is presumably due to the high proximity to the sea and particular climatic conditions of rainfall in the eastern part of the island. Because of its geographical location, La Réunion receives humid tropical winds from the Indian Ocean as well as Equatorial air masses (Barcelo, 1996). Moreover, the trade winds such as the alizés, with a dominant ESE direction are mainly active during the austral winter and bring abundant orographical rains. Consequently, altitude, humidity, and a decreasing evapotranspiration all seem to influence the diversity of bryophytes of lava flows.

Previous studies have shown that bryophytes reach a mid-altitudinal peak in diversity at mid-elevations (Gradstein & Pócs, 1989). To our knowledge, there is no literature showing a monotonic decrease of species diversity with altitude for this group of plants. Recently, Bruun *et al.* (2006) showed a different pattern for bryophytes, he observed a monotonic increase in diversity of liverworts within the altitude gradient of 250 m to 1525 m. Bhattarai *et al.* (2004) suggested that peak diversity coincides with high moisture levels, the maximum number of rainy days and the cloud zone. On La Réunion, Barcelo (1996) reported that due to a temperature inversion at 2000 m, the formation of clouds from humid oceanic air is dominant around 1400–1600 m. Given that conditions are ideal for the development of bryophytes (e.g. low bright light and evapotranspiration and constant and saturated air), it can be expected that the maximum bryophyte diversity on the volcano would be within the region of 1400–1600 m. Finally, a hump-shaped curve of bryophyte species diversity can be expected, with a monotonic decrease above 2000 m where climatic conditions evolve towards increasing evapotranspiration and irradiance (Barcelo, 1996).

In the present study, species richness and species composition are significantly different among the three microhabitats. Smathers & Mueller-Dombois (1974) showed that the invasion of mosses, ferns, and seed plants on the Kilauea crater was undoubtedly related to the large number of favourable microhabitats. One of the microhabitats available for bryophytes on the 19-year-old lava flow is on ferns, particularly on their rachises. The diversity (richness and abundance) of bryophytes is dependant on the presence and abundance of the ferns at different altitudinal levels and also differs between the two indigenous ferns that exhibit a very different growth form. The high density of bryophytes at the rachises of the fern *B. tabulare* can be explained by the fact that

the stem surface is uneven, creating grooves that can host and shelter more bryophytes than can *N. abrupta*.

No differences were expected in bryophyte species assemblages between the two indigenous fern microhabitats, whereas strong preferences were expressed by bryophytes for each fern species at each altitude. To the authors' knowledge, difference in the diversity of bryophytes on the two fern species has never been investigated. It is worth noting that along the altitudinal transect on a homogeneous substrate, heterogeneity of bryophyte communities exists at a very small scale, and this is strongly linked to the nature of the microhabitat.

Conservation perspectives

As bryophytes are closely linked to their habitats, it is essential to consider the pattern of these habitats at a broader scale. Disappearance of these microhabitats means the disappearance of their affiliated biodiversity. A few months after completion of the fieldwork, the authors returned to the lava flow and were surprised to discover that the vegetation of the 10 × 10 m at 250 m had been completely removed to make way for the cultivation of sugar cane.

On La Réunion, recent lava flows occupy 3.8% of the territory. It is defined as a whole habitat unit, unique in Mascarene archipelago. On these lava flows, the natural succession produces the climax vegetation of lowland rainforests that are highly threatened in this geographical area (Strasberg *et al.*, 2005). It is essential therefore, to protect these lava flows and to improve our knowledge of the colonization processes and rainforest ecology.

CONCLUSION

The present study reveals that a 19-year-old lowland lava flow harbours a high diversity of bryophytes, which contributes significantly to the overall biodiversity of the young flow.

This study also provides baseline information about the biological and ecological importance of bryophytes in these primary mineral environments and the part they play towards the establishment of vascular plants.

On the one hand, it was demonstrated that the diversity and distribution of bryophytes are affected firstly by altitude and secondly by substrates (mineral and vegetation). On the other hand, the results indicate that this diversity is fostered in part by specific hosts and also by poorly known adaptative life strategies of these pioneer organisms.

The study proves that, due to the presence of a high diversity of pioneer organisms on lava flows, it is important to conserve these mineral environments. These flows are vital to the future development of lowland rainforests that are so rare in the Mascarenes.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was a joint collaboration among the three institutions: the University of Nairobi (Kenya), University of La Réunion, and the National Muséum of Natural History (France). The authors wish to express their sincere thanks to the group specialists who have kindly assisted in the identification of speci-

mens: J.-P. Frahm (*Campylopus* sp.), C. La Farge (*Leuocoloma* sp.), and Brian O'Shea (*Trichosteleum* sp.). Thanks to Amandine Allard, from PC herbarium, for providing reference specimens of *B. billardierei* and to Laurence Humeau, Frederic Chiroleu, and Tri Nguyen who introduced the first author to the statistical software R. We are grateful to Cathy Sharp (Zimbabwe) and Ben Warren (England) for their assistance with English. We wish to thank the two anonymous reviewers for their useful comments.

REFERENCES

- Acebey, A., Gradstein, S.R. & Krömer, T. (2003) Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows of Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, **19**, 9–18.
- Ah-Peng, C. & Bardat, J. (2005) Check list of the bryophytes of Réunion Island (France). *Tropical Bryology*, **26**, 89–118.
- Ah-Peng, C., Bardat, J. & Ellis, L.T. (2005) Additions to the bryoflora of Réunion Island (France). *Lindbergia*, **30**, 43–45.
- Andrew, N.R., Rodgerson, L. & Dunlop, M. (2003) Variation in invertebrate–bryophyte community structure at different spatial scales along altitudinal gradients. *Journal of Biogeography*, **30**, 731–746.
- Axmacher, J.C., Holtmann, G., Scheuermann, L., Brehm, G., Müller-Hohenstein, K. & Fiedler, K. (2004) Diversity of geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae) along an Afrotropical elevational rainforest transect. *Diversity and Distribution*, **10**, 293–302.
- Barcelo, A. (1996) Analyse des mécanismes hydrologiques sur domaine volcanique insulaire tropical à relief jeune. Apports à la connaissance du bilan hydrique. Massif du Piton de la Fournaise (île de la Réunion). Université de Montpellier II, Montpellier, 270p.
- Bhattarai, K.R., Vetaas, O.R. & Grytnes, J.A. (2004) Fern species richness along a central Himalayan elevational gradient, Nepal. *Journal of Biogeography*, **31**, 389–400.
- Botes, A., McGeoch, M.A., Robertson, H.G., van Niekerk, A., Davids, H.P. & Chown, S.L. (2006) Ants, altitude and change in the northern Cape Floristic Region. *Journal of Biogeography*, **33**, 71–90.
- Bruun, H.H., Moen, J., Risto, V., Grytnes, J.-A., Oksanen, L. & Angerbjörn, A. (2006) Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in alpine communities. *Journal of Vegetation*, **17**, 37–46.
- Delorme, H., Bachèlery, P., Blum, P.A., Cheminée, J.L., Delarue, J.F., Delmond, J.C., Hirn, A., Lepine, J.C., Vincent, P.M. & Zlotnicki, J. (1989) March 1986 eruptive episodes at Piton de la Fournaise volcano (Réunion Island). *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, **36**, 199–208.
- Frahm, J.-P. (1987) Struktur und Zusammensetzung der Epiphytischen Moosvegetation in Regenwäldern NO-Perus. *Beiheft Nova Hedwigia*, **88**, 115–141.
- Frahm, J.-P. (1990) The altitudinal zonation of bryophytes on Mt. Kinabalu. *Nova Hedwigia*, **51**, 133–149.
- Frahm, J.-P. (1994) Scientific results of the BRYOTROP Expedition to Zaire and Rwanda 2. The altitudinal zonation of the bryophytes on Mt. Kahuzi, Zaïre. *Tropical Bryology*, **9**, 153–167.

- Frahm, J.-P. & Ohlemüller, R. (2001) Ecology of bryophytes along altitudinal and latitudinal gradients in New Zealand. Studies in austral temperate rain forest bryophytes 15. *Tropical Bryology*, **20**, 117–137.
- Fulford, M., Crandall, B. & R.S. (1971) The ecology of an elfin forest in Puerto Rico, 15. A study of the leafy hepatic flora of the Luquillo Mountains. *Journal of the Arnold Arboretum*, **52**, 435–458.
- Gradstein, S.R. & Frahm, J.-P. (1987) Die Floristische Höhengliederung der Moose entlang des BRYOTROP-transektes in NO Perus. *Beiheft Nova Hedwigia*, **88**, 195–113.
- Gradstein, S.R. & Pócs, T. (1989) Bryophytes. *Tropical rainforest ecosystems: biogeographical and ecological studies* (ed. by World Eot), pp. 311–325. Elsevier, Amsterdam.
- Kaboli, M., Guillaumet, A. & Prodon, R. (2006) Avifaunal gradients in two arid zones of central Iran in relation to vegetation, climate, and topography. *Journal of Biogeography*, **33**, 133–144.
- Kessler, M. (2000) Altitudinal zonation of Andean cryptogam communities. *Journal of Biogeography*, **27**, 275–282.
- Lassau, S.C., Hochuli, D.F., Cassis, G. & Reid, C.A.M. (2005) Effects on habitat complexity on forest beetle diversity: do functional groups respond consistently? *Diversity and Distribution*, **11**, 73–82.
- Lomolino, M.V. (2001) Elevation gradients of species richness, historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, **10**, 3–13.
- Magurran, A.E. (1988) *Ecological diversity and its measurement*. Croom-Helm, Cambridge, MA.
- McCain, C.M. (2004) The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *Journal of Biogeography*, **31**, 19–31.
- Mishler, B.D. (2001) The biology of bryophytes – Bryophytes aren't just small tracheophytes. *American Journal of Botany*, **88**, 2129–2131.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots conservation priorities. *Nature*, **403**, 853–858.
- O'Shea, B.J. (2003) Checklist of the mosses of sub-Saharan Africa (version 4, 12/03). *Tropical Bryology Research Reports*, **4**, 1–176.
- Pfeiffer, T. (2003) Terricolous bryophyte vegetation of New Zealand temperate rain forests – Communities, adaptive strategies and divergence patterns. *Bryophyterum Bibliotheca*, **59**, 1–147.
- Pharo, E.J. & Beattie, A.J. (2002) The association between substrate variability and bryophyte and lichen diversity in eastern Australian forests. *Bryologist*, **105**, 11–26.
- Pharo, E.J., Beattie, A.J. & Binns, D. (1999) Vascular plants Diversity as a surrogate for bryophyte and lichen diversity. *Conservation Biology*, **13**, 282–292.
- Pócs, T. (1994) The altitudinal distribution of Kilimanjaro bryophytes. *XIIIth plenary meeting AETFAT* (ed. by J.H. Seyani & A.C. Chikuni), pp. 797–812. Association for the taxonomic study of the flora of Tropical Africa, Zomba, Malawi.
- Rahbek, C. (2005) The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness pattern. *Ecology Letters*, **8**, 224–239.
- Raj Bhattarai, K. & Vetaas, O.R. (2003) Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical gradient in the Himalayas, east Nepal. *Global Ecology and Biodiversity*, **12**, 327–340.
- Robyns, W. (1932) La colonisation végétale des laves récentes du volcan Rumoka. *Institut Royal Colonial Belge, Section Des Sciences Naturelle et Médicale*, **1**, 3–33.
- Romero, C., Putz, F.E. & Kitajima, K. (2006) Ecophysiology in relation to exposure of pendant epiphytic bryophytes in the canopy of a tropical montane oak forest. *Biotropica*, **38**, 35–41.
- Sánchez-González, A. & López-Mata, L. (2005) Plant species richness and diversity along an altitudinal gradient in the Sierra Nevada, Mexico. *Diversity and Distribution*, **11**, 567–575.
- Senbeta, F., Schmitt, C., Denich, M., Demissew, S., Vlek, P.L.G., Preisinger, H., Woldemariam, T. & Teketay, D. (2005) The diversity and distribution of lianas in the Afromontane rain forests of Ethiopia. *Diversity and Distribution*, **11**, 443–452.
- Skottsberg, C. (1941) Plant succession on recent lava flows in the island of Hawaii. *Vetenskap-och Vitterhetssamhalles Handlinger Sjätte Fojden Series B. Bd.1*, **8**, 32.
- Smathers, G.A. & Mueller-Dombois, D. (1974) Invasion and recovery of vegetation after a volcanic eruption in Hawaii. *National Park Service Scientific Monograph Series*, **5**, 1–129.
- Stevens, G.C. (1989) The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist*, **133**, 240–256.
- Stevens, G.C. (1992) The elevational gradient in altitudinal range an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist*, **140**, 893–911.
- 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 and Conservation*, **14**, 3015–3032.
- Team, R.D.C. (2006) *R: A language and environment for statistical computing*. R.2.2.1, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Van Reenen, G.B.A. & Gradstein, S.R. (1983) Studies on Colombian Cryptogams XX. A transect analysis of the bryophytes vegetation along an altitudinal gradient on the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Acta Botanica Neerlandica*, **32**, 163–175.
- Van Reenen, G.B.A. & Gradstein, S.R. (1984) An investigation of bryophytes distribution and ecology along a altitudinal gradient in the Andes of Colombia. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, **56**, 79–84.
- Vitousek, P.M. (1993) Mauna Loa volcano: the 'white rat' of ecosystems studies. *Stanford News*, <http://news-service.stanford.edu/pr/93/931206Arc3012.html>
- Whittaker, R.J., Willis, K.J. & Field, R. (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, **28**, 453–470.
- Wigginton, M.J. (2004) Checklist and distribution of the liverworts and hornworts of Sub-Saharan Africa, including the East African Islands (edition 2, September 2004). *Tropical Bryology Research Reports*, **5**, 1–102.
- Zar, J.H. (1999) *Biostatistical analysis*, 4th edn. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ.

CHAPITRE VI

**BIOGÉOGRAPHIE DES BRYOPHYTES DES COULÉES
DE LAVE**

1. Biogéographie des bryophytes des coulées de lave du Piton de la Fournaise : résultats préliminaires

Phytogeography of bryophytes on the Piton de la Fournaise volcano (Réunion Isl., France): preliminary results

C. Ah-Peng¹, J. Bardat² and D. Strasberg¹

¹UMR C_ 53 Peuplements végétaux et bioagresseurs en milieu tropical, Université de la Réunion, 15, Avenue. René Cassin - BP 7151, 97715 Saint-Denis Messag. Cedex 9, France

²UMR CNRS_5202, Origine, suivi et évolution de la biodiversité. Département de Systématique, Muséum National d'Histoire Naturelle, 12 rue Buffon 7505 Paris, France

Author for correspondence: claudine.ahpeng@univ-reunion.fr

Abstract

Aim: Oceanic islands are unique ecosystems in which hypothesis may be tested to explain the biological diversity. Bryophytes by means of spores are known to be long distance air dispersers. New lava flows provides virgin substrates from which the importance of plants colonization by airborne propagules and spores in community structure processes can be better understood.

Location: Réunion Island (Mascarene archipelago) is one of the world's biodiversity hot spots with Madagascar and the neighbouring islands. It contains a rich flora with a high diversity of habitats ranging from 0 to 3070 m. In the eastern part is located the Piton de la Fournaise, a basaltic effusive volcano, that produces regularly, low width flows, flowing out in open caldeira to the sea.

Method: Detailed ecological studies on an altitudinal gradient on a 1986 lava flow and a chronosequence of 6 volcanic events (from the year 2004 to 1700) were undertaken and will be presented. Bryophytes were investigated and identified at the infraspecific level within 23 microhabitats (mineral, organic and vegetal) on the different lava flows. The process of colonization, succession, and maintenance of bryophytes on lava flows were analyzed.

Results and main conclusions: 190 species of bryophytes were recorded on the lava flows. This study examined the phytogeography of the bryophytes on the lava flows. We discussed how this data set and approach can be used to redraw the colonization of the island by land plants.

Keywords: liverworts, mosses, hornworts, colonisation, succession, volcano

Introduction

Réunion Island is a French overseas department located in the Indian Ocean at 55°32' longitude and 21°06' latitude, 220 km southeast of Mauritius and 800 km east of Madagascar. Réunion Island, along with Mauritius and Rodrigues, is part of the Mascarenes archipelago. With a total area of 2512 km² and 700 000 inhabitants, Réunion is the biggest and the most elevated island of the Mascarenes, its highest volcano, the Piton des Neiges, peaks at 3069 m and was formed 3 million years ago. With its volcanoes, Réunion is considered a volcanic hot spot, with one of the most active volcano worldwide, the Piton de la Fournaise, which peaks at 2631 m in the south eastern part of the island. The island is not only a volcanic hotspot but also a hot spot for biodiversity. Along with Madagascar and the neighbouring islands, Réunion Island is one of the top 34 biodiversity hotspots in the world, with a high rate of endemism (Mittermeier *et al.* 2005): 30 % for angiosperms, 10 % for pteridophytes. The vegetation of La Réunion is most clearly structured along a gradient of altitude and rainfall (Strasberg *et al.* 2005). Parts of the littoral and natural zones have been transformed into urban and agricultural areas. Some lowland rainforests, windward rainforests and upper shrublands remain as primary forests. 30 % of the habitats remain primary native habitats. The steep mountains in the heart of the Island act as a natural protection against the expansion of agricultural land and urbanization. A natural park was created in early 2007 to protect these natural heritage sites composed of magnificent landscapes with a highly diverse and endemic flora.

Until recently, the knowledge of the Island's bryoflora remained very limited; presently no flora exists for the archipelago nor for Réunion. The first comprehensive study consisted in compiling the data from literature and national herbaria (Ah-Peng & Bardat 2005; Ah-Peng, Bardat &

Ellis 2005). The bryoflora is composed of 448 mosses divided into 158 genera and 305 species of liverworts and hornworts divided into 97 genera. The number of mosses overruns the total number of hepatics and hornworts. The contribution of the bryophytes to the Island's biodiversity with 753 species is significant, compared to the 835 species of native angiosperms that have been recorded (Conservatoire Botanique de Mascarin. Coord. V. Bouillet 2007).

Among these 753 species of bryophyte on the island, 68 mosses are considered endemic for the island and 15 endemic liverworts and hornworts. However these figures should be taken with caution as most of these endemic species have not been yet recollected and consequently, new collections and revisions are needed to confirm whether they are truly endemic. These figures are constantly increasing when prospecting. In 2005, a collection of bryophytes was started in the Herbarium Réunion (REU) and now counts 256 specimens. Prospecting, updating a check list, and initiating a bryological herbarium are starting point in initiating ecological research with the Island's bryophytes.

Preliminary results of our research work, which focuses on the colonization and succession of bryophytes on lava flows, are presented in this paper. The objectives of this research work consist in providing baseline information on the diversity and distribution of bryophytes on lowland lava flows of the Piton de la Fournaise. The Piton de la Fournaise volcano, emits regularly new lava flows that create natural disturbance on vegetation in this geographical area. Recent lava flows represent 4 % of the whole island. Rivers of lava from fountains covered and destroyed completely the former vegetation, to create a virgin, sterilized substrate. There is neither structural nor biological heritage from the former substrate. One of the fundamental limiting factor in ecosystem functioning and dynamics is the initial establishment of organisms and their subsequent survival to initiate and create an integrated biological unit.

Volcanic sites offer ideal natural conditions to examine colonization processes. In Réunion, the frequent activity of the volcano allows us to work in an open air laboratory set up to understand the underlying ecological processes of colonisation and succession of land plants. Studying the early stage of succession may give some insights on the process of colonization by bryophyte species of an isolated island. Bryophytes, as wind disperser organisms may be able to reach remote islands, and colonized exposed substrates on the slopes of a volcano; an interpretation of this

primary flora may help to answer the following questions: Which species arrive first and how long after the end of the eruption? What is the diversity of bryophytes on new lava flows? Where do the species come from? How far can the diaspores travel above the oceans?

To help to find answers to these questions two studies were carried out on the slopes of the Piton de la Fournaise volcano. Bryophyte diversity and distribution were studied at one altitude along a chronosequence of 6 lava flows (1, 3, 7, 19, 106 and 305 yrs BP) and along an altitudinal gradient on the 1986 lava flow (Ah-Peng *et al.* 2007).

Material and methods

Study area

On Réunion island (21°10'S, 55°40'E) the climate is subtropical and can be divided in two seasons, austral winter from May to October (26 °C) and a rainy summer (28 °C). Rainfall is irregularly distributed between the eastern and western part. In the eastern part the average rainfall can reach 12 m.year⁻¹ whereas in the west littoral side in St Gilles-les Bains, the average is less than 1 m.year⁻¹ (Barcelo 1996). The high summits (Piton de la Fournaise and Piton des Neiges are responsible for this dissymmetry of precipitation which also affects the distribution of the vegetation. The studies were conducted, on lowland lava flows in the Enclos Fouqué (Figure 46) which is the caldeira where the volcano is located.

Natural experimental set up

For the chronosequence study (6 lava flows, Figure 46), we set 3 plots of 10 x 10 m at 250 m on each flow, and inside each plot we chose randomly 3 quadrats of 2 x 2 m, and sampled 3 microplots of 50 cm² of bryophytes for each microhabitat observed, hosting bryophytes, into 3 ecological compartments (mineral, organic, vegetal).

For the study of the altitudinal gradient on the 1986 lava flow (Fig.2) we set up only one plot as the lava flow was narrow every 200 m between 250-450 m, and selected 5 microplots of the 2 main microhabitats for bryophytes (especially ferns and rocks).

We identified all of the species present in each microplot to the infra-level species rank when it was possible (sometimes lack of sufficient material for a complete identification). Nomenclature follows O'Shea (2006) for mosses and Wigginton (2004) for liverworts and hornworts. Vouchers are deposited at the herbarium REU at the University of La Réunion.

Unfortunately no reference book such as Dierßen (2001), which covers European bryophytes, exists for African areas, as a consequence phytogeographical data of each species were gathered into various bryological literatures.

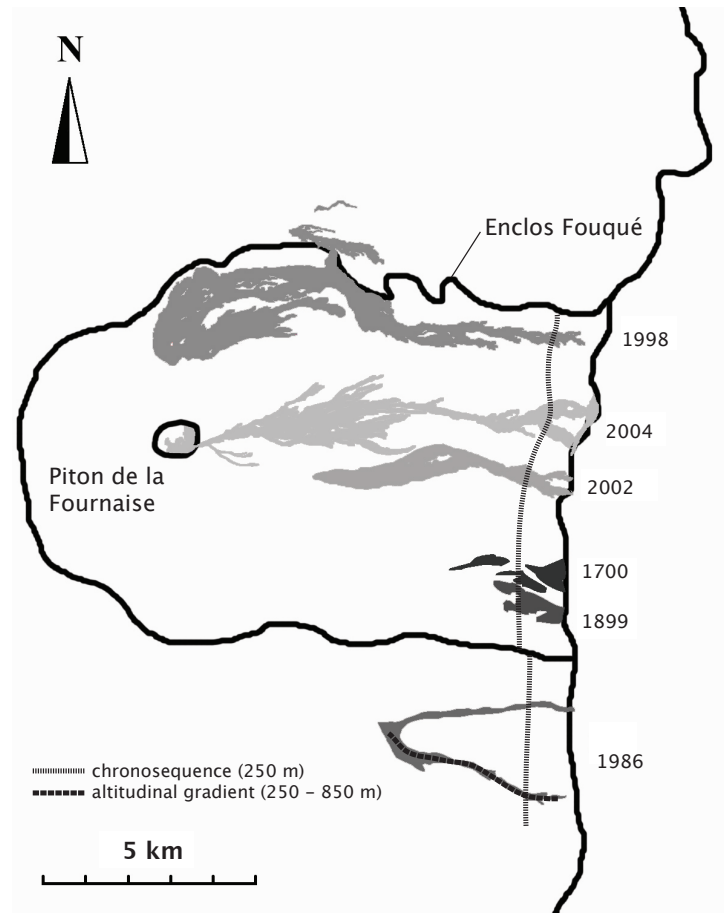


Figure 46 : Location of the study sites in the Enclos Fouqué, on the slopes of the Piton de la Fournaise volcano

Results and discussion

In literature, few species of bryophytes were recorded on volcanoes, mainly because there would be no bryologists in the expeditions. Until recently, bryophytes have been neglected in studies on the succession of primary vegetation.

The chronosequence of six lava flows



Figure 47 : Chronosequence of the studied lava flows of the Piton de la Fournaise volcano

This first ecological study for bryophytes on the Piton de la Fournaise volcano yields a total of 176 species along the chronosequence with 89 species occurring more than 4 times in the whole samples. 2233 identifications were done for this study, 22 species newly recorded for the island were reported.

Figure 47 shows the different stages of colonization from bare ground of smooth lava flow in 2004, then in 2003, 2 years after the eruption, white dots of primary thalli lichen *Stereocaulon vulcani* (Bory) Ach., were observed representing its arrival on the flow and also some young gametophytes of *Campylopus aureonitens* (Müll.Hal.) A.Jaeger and *Polytrichum commune* Hedw. were already present. Then the fern *Nephrolepis abrupta* (Bory) Mett, on the 1986 lava flow occurred in the cracks the basalt, at that stage the rock was completely covered by *Stereocaulon vulcani* and the pioneer tree *Agarista salicifolia* G.Don was already present. The 1899 yr lava flow was the stage of the fern *Dicranopteris linearis* (Burm.) Underw., with 2 m high, where young pioneer trees emerged. The forest stage composed of remnants of forests preserved from the flow called “kipukas” (Hawaiian name) age of 300 years old. The results of this study will be detailed in future publications, detailing the temporal patterns of land plant community and the diversity and turnover of species composition within microhabitats along the chronosequence of lava flows.

Along the chronosequence of the 6 lava flows, compared to the vascular flora with 63 species, bryophytes, mostly liverworts dominate the diversity of land plants (176 >> 63). This result may change the perception of ecologists of primary series when analyzing the succession of land

plants on volcanoes and hopefully may encourage the research community to take into account bryophytes in future studies.

Pattern of bryophyte richness variation on a 1986 lava flow

The second part of our research work was conducted on the 1986 lava flow (Figure 46) which is located outside the caldeira from a fissural event. We were interested in assessing the bryophyte diversity and distribution of bryophytes along a recent 19-year lava flow.

This study reveals that this young lava flow harbours a high diversity of bryophytes (70 species, 9 new records, 508 identifications). Species richness increased with the altitude (from 28 to 44 species between 250 and 850 m).

We showed that bryophytes were affected firstly by altitude and secondly by the nature of the substrate (mineral and vegetal). The results indicated that this diversity is fostered in part by their host substrate and their adaptive strategies (Ah-Peng *et al.* 2007).

Phytogeographical patterns of bryophytes on lava flows

We used the species record of these two studies to assess the phytogeographical aspects of bryophytes on the Piton de la Fournaise volcano's lava flows.

We recognized 6 phytogeographical patterns for bryophytes in this study: African, pantropical, paleotropical, endemic Mascarenes, disjunct America-Africa and subcosmopolitan.

As we can see on Figure 48, 60.8 % of liverworts and hornworts and 63.08 % of mosses recorded in our studies have an African distribution. Pantropical and paleotropical species were recorded, respectively 14.4 % and 12 % for liverworts and hornworts and 12.31 % and 9.23 % for mosses. Almost 4 % of liverworts-hornworts and 3.08 % of mosses found on the lava flows were endemic from the archipelago consequently had a restricted distribution.

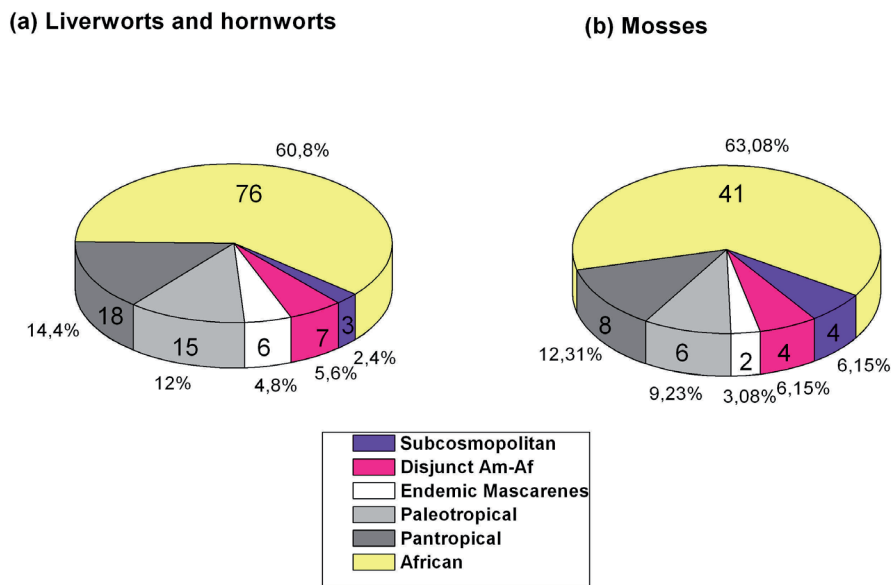


Figure 48 : Phylogeographical patterns of bryophytes on lava flows

A few species had a disjunct distribution between America and Africa (7 liverworts and hornworts, and 4 mosses) and also a subcosmopolitan distribution (3 liverworts and hornworts, and 4 mosses).

Liverworts had the highest species number on lava flows, which can be related to the oceanicity of the flows. Both mosses and liverworts and hornworts follow the same phylogeographical pattern, they have an African >> pantropical > paleotropical > endemic Mascarenes > disjunct Am-Afr > subcosmopolitan distribution in terms of number of species.

The dominance of African taxa among species richness may be explained by the proximity of the continent (around 2000 km) to the island as it also enounced for the vascular flora for which the major influence is clearly African – Malagasy (Cadet 1980).

A linear relationship ($R^2=0.9939$, $p < 0.0001$), between phylogeographical patterns between mosses and liverwort-hornworts, indicating a strong relationship of the origin of mosses, liverworts and hornworts on the lava flows, suggesting a common way of migration on the island for these organisms.

Réunion, as a volcanic island of 3 Myrs BP has never been connected to any land masses. Bryophytes are wind dispersers and like aerial microinvertebrates may arrive first on exposed habitats (Hodkinson, Coulson & Webb 2004).

The trade winds occurring on the island come from the East, but as suggesting by (Cadet 1980) when the trade winds may deviated ENE, a possible transportation of diaspores from Mauritius (oldest island of Mascarenes, 8 Myrs) may occur. Tropical storms may be also responsible of the arrival of spores on Réunion, many of them reached Madagascar and than the Mascarenes, their high speed winds would be responsible of raising a large amount of diaspores. Once light diaspores as spores are raised they are injected into jet streams and are able to travel over long distances, that may explained why bryophytes cover often more than one continent (Shaw 2001). Biotic transportation with birds (marine and migratory birds) may also explain the arrival of diaspores on the island.

Conclusion

For the first time we identified that lowland lava flows of the Piton de la Fournaise volcano unexpectedly support a high diversity of bryophytes. Africa in a broad sense including Madagascar seems to have a strong influence on the bryophytes composition on lava flows of the Piton de la Fournaise with 61 % of the total bryophytes recorded.

The main hypothesis of migration of these species seem to be the winds as commonly proposed by other scientists (Van Zanten 1976; Van Zanten 1978; Pócs 2006), as diaspores are light, adapted and resistant to harsh atmospheric conditions.

In the future these preliminary data should be widening to the whole bryoflora of the island which hosts a great variety of habitats and consequently a rich bryoflora. These preliminary results raise other questions: is there any correlation between the arrival of the phytogeography of species and the age of lava flows; is there any succession at all for species of different geographical range? Is there any correlation between spore size of species and their migration on the island?

Acknowledgments

The organizers of the Conference are acknowledged for their kind hospitality that makes this conference trip an unforgettable moment. The first author wishes to thank the International Association of Bryology that provides a student travel grant to her. Special thanks to Fabien Laurier for his helpful comments on the manuscript.

References

- Ah-Peng C and Bardat J (2005).** Check list of the bryophytes of Réunion Island (France). *Tropical Bryology* **26**: 89-118.
- Ah-Peng C, Bardat J and Ellis LT (2005).** Additions to the bryoflora of Réunion Island (France). *Lindbergia* **30**(1): 43-45.
- Ah-Peng C, Chuah-Petiot M, Descamps-Julien B, Bardat J, Staménoff P and Strasberg D (2007).** Bryophyte diversity and distribution along an altitudinal gradient on a lava flow in La Réunion. *Diversity & Distributions* **13**: 654-662.
- Barcelo A (1996).** Analyse des mécanismes hydrologiques sur domaine volcanique insulaire tropical à relief jeune. Apports à la connaissance du bilan hydrique. Massif du Piton de la Fournaise (Ile de La Réunion). Montpellier, Montpellier II: 266pp.
- Cadet T (1980).** *La végétation de l'Ile de la Réunion*. Saint Denis de la Réunion, Imprimerie Cazal.
- Conservatoire Botanique de Mascarin. Coord. V. Boulet. (2007).** „Index de la flore vasculaire de la Réunion (Trachéophytes) : statuts, menaces et protections. Version 2007.1 (mise à jour 12 juin 2007).“
- Dierßen K (2001).** *Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of european bryophytes*. Berlin, Stuttgart, *Bryophytorum Bibliotheca*.
- Hodkinson ID, Coulson SJ and Webb NR (2004).** Invertebrate community assembly along proglacial chronosequences in the high Arctic. *Journal of Animal Ecology* **73**(3): 556-568.
- Mittermeier RA, Da Fonseca GAB, Hoffmann M, Pilgrim J, Brooks T, Mittermeier CG and Lamoreux J (2005).** *Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions*.
- O'Shea BJ (2006).** Checklist of the mosses of sub-Saharan Africa (version 5, 12/06). *Tropical Bryology Research Reports* **6**: 1-252.

Pócs T (2006). Bryophyte colonization and speciation on oceanic islands: an overview. *Lindbergia* **31**(1-2): 54-62.

Shaw AJ (2001). Biogeographic patterns and cryptic speciation in bryophytes. *Journal of Biogeography* **28**: 253-261.

Strasberg D, Rouget M, Richardson DM, Baret S, Dupont J and Cowling RM (2005). An assessment of habitat diversity and transformation on La Reunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a basis for identifying broad-scale conservation priorities. *Biodiversity and Conservation* **14**(12): 3015-3032.

Van Zanten BO (1976). Preliminary report on germination experiments designed to estimate the survival chances of moss spores during aerial trans-oceanic long-range dispersal in the Southern Hemisphere with particular reference to New-Zealand. *Journal of The Hattori Botanical Laboratory* **41**: 133-140.

Van Zanten BO (1978). Experimental studies on trans-oceanic long-range dispersal of moss spores in the Southern hemisphere. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* **44**: 455-482.

Wigginton MJ (2004). Checklist and distribution of the liverworts and hornworts of Sub-Saharan Africa, including the East African Islands (edition 2, September 2004). *Tropical Bryology Research Reports* **5**: 1-102.

2. Origine de la bryoflore d'une île océanique : biogéographie et stratégies de vie des espèces

Origin of the flora of an oceanic island: phytogeography and life strategies of bryophytes

Ah-Peng, C.¹, Bardat J.², Pócs.T.³ & Strasberg D.¹

¹University of La Réunion, UMR C_53, 15 avenue René Cassin – BP 7151, 97 715 Saint-Denis France,

² Muséum National d'Histoire Naturelle, Département de Systématique, UMR CNRS_5202, 57, rue Cuvier 75 005 Paris, France

³ Botany Department, Eszterházy College, H-3301 Eger, P.O. Box 43, Hungary

Abstract

Aim: This paper analyzes the phytogeography of the lowland lava flows of bryophytes of one of the world hot spot of biodiversity as well as a volcanic hot spot. We specifically aimed to discover whether bryophyte species with divergent life strategies, respond differentially to the age of lava flow.

Location: Réunion is a volcanic island located in the Western Indian Ocean. As a true oceanic island and having still a highly active volcano in its Eastern side, the island is biogeographically interesting, where processes of colonization and succession can be tested and explained. The study site was composed of 6 lava flows from 2002 to 1700 between 120 - 250 m a.s.l.

Methods: Phytogeographical distributions of species and life strategies were inventoried from different literature sources. Life forms were reported from the field and laboratory observations. A multiple correspondence analysis was used to assess the relationships between these factors.

Results: The lowland bryophyte flora consists of 176 species of which one is endemic. Liverworts are dominant represented by 116 species mainly Lejeuneaceae. The phytogeographical elements recorded on these lowland lava flows are in order of number's importance African, endemic of Afr.3, pantropical, paleotropical, disjunct Am-Af, subcosmopolitan and unknown. A successional pattern in spore size and breeding system for bryophyte species was observed along the chronosequence.

Main conclusions: It appears that early stage of colonization of lowland lava flows constitutes a deterministic event as a few species can stand the harsh conditions of new lava flows. In the later stage the presence of favourable environments will lead to the arrival of species with higher diameter spore and from farther origins.

Keywords: Piton de la Fournaise volcano, Mascarenes, dispersal, liverworts, mosses, oceanic island

Introduction

True oceanic islands have never had any connection or association with continental land during geographic diversification that has been going on through geological time. Colonisation by plant of these islands is possible by long distance dispersal by sea, wind and animals (birds, bats...). The degree over time and distance of isolation remain of central importance to explain the formation of a rich and native flora and fauna.

This unique flora assembly of oceanic islands may be characterized according to the authors by a stochastic model (equilibrium theory of Mac Arthur & Wilson (1963, 1967), others proposed that community composition was characterized by a series of "assembly rules" (Diamond, 1975), these ecological rules may be determinant in governing species assemblages in insular situations (Whittaker, 1992). Community assembly provides a conceptual foundation for understanding the processes that determine which and how many species live in a particular locality (Chase, 2003). What rules govern the determinism of community assembly and species composition on islands? To attempt to answer this question and to explain why areas are richer than others, studies were carried out on birds (community assembly on islands by Diamond (1975), and dating migration

events of colonisation by Warren *et al.* (2003) and Warren *et al.* (2005)), on phanerogams (on Motmot and Long Island in Papua New Guinea by Harrison *et al.* (2001), on the Krakatau volcano by Bush & Whittaker (1991)), but none to our knowledge had used non vascular plants as bryophytes.

Bryophytes are small plants of terrestrial ecosystems represented by mosses (class Musci), liverworts (class Hepaticae) and hornworts (class Anthocerotae) include nearly 15 000 species in more than 1200 genera worldwide (Gradstein *et al.*, 2001), which inhabit an astounding diversity of substrates, ranging from littoral to montane zones and from the polar regions to the tropics. Sometimes named as “living fossils” they are considered as the oldest lineages of land plants inhabiting the planet for almost 300 million years, dating their origin back to the late Silurian and early Devonian (Kenrick & Crane, 1997).

Bryophytes are interesting and tractable organisms to work with to understand island's colonization and community assembly. Their life-cycle is unique among land plants in having a free living (usually) perennial gametophyte and an annual sporophyte that remains attached to the gametophyte throughout its life (Shaw, 2000). They lack roots for water and food-conducting (ectohydric), that explains their small size (exceptions of pendant epiphytes and aquatic mosses), and take what they needs directly from the atmosphere through, for most of them, a one-cell layer leaves, as a result they are not nutrient-limited by the substrates. As poikilohydric organisms, local factors as humidity strongly regulate bryophyte communities as they are responsive of their substratum. It is adopted that bryophytes presence is likely to depend on substrates availability and quality (Van Zanten & P \square cs, 1981; Ah-Peng *et al.*, 2007). Bryophytes are particularly suitable for phytogeographic studies because of their worldwide distribution and because they occupy comparable niches in different tropical regions, as also reported for ferns and fern allies (Kessler *et al.*, 2001). Bryophytes with their tiny wind blown spores have broad geographical distributions that span more than one continent (Schofield & Crum, 1972) and leads to significantly larger range sizes than amongst angiosperms. Bryophytes are also challenging organisms, for most of them identification can't be done on the field and necessitates sometimes hours of examination under binocular and microscope with fragmentary literature especially for tropical species, that reduce the number of empirical ecological studies in Southern Hemisphere.

As true oceanic island, La Réunion's bryophyte flora is mainly explained by long distance dispersal; this small island accumulates a high diversity of bryophytes, the updated checklist accounts for 754 species divided into 449 mosses, 302 liverworts and 3 hornworts (Ah-Peng *et al.*, in prep). The Eastern part of the island hosts the active volcano the Piton de la Fournaise, which regularly erupts and offers a natural experimental set up to study living organisms' colonisation.

Volcanic activity may be extremely destructive: lava flows bury large areas and bare volcanic rocks and heat certainly set limits to the growth of many plants including bryophytes. Volcanic disturbances after a total sterilization of the sites allow studying the colonization of the bare basalt. In this study, bryophytes were studied within their microhabitats along a chronosequence of six lava flows; as observed, three years after the eruption, two species of mosses are already present.

- Where do these founding populations come from?
- Is there any pattern in their life strategies as colonizing species on six different lava flows (chronosequence of 305 yrs)?
- In particular, we explore the question whether the successional pattern on lava flows may be related to their biological traits and/or geographical distribution.

Study Area

We performed the study in South East of Réunion Island (Longitude 55°40', Latitude 21°10') in the Mascarene Archipelago, located in the Western part of the Indian Ocean. The archipelago consists in three islands Mauritius (1865 km²), Rodrigue (104 km²), and La Réunion (2512 km²). La Réunion is the most elevated island with the extinct Piton des Neiges volcano (3070 m) which emerged less than 3 million years ago and the active Piton de la Fournaise volcano (2631 m). The bedrock of the island is basaltic with olivine.

The most ancient lavas known from Rodrigue, Mauritius and La Réunion are dated at 1.5 Ma, 7.8 Ma and 2.1 Ma respectively (Montaggioni & Nativel, 1988). However, many of the exposed lavas in the Mascarenes are the result of recent reactivation (Montaggioni and Nativel,

1988), and other evidence suggests that the subaerial origins of these islands may be much older (Warren, 2003).

The mean annual precipitation and temperature are respectively 4000 mm and 23° C. Two seasons can be distinguished a warm and a rainy summer from November to April and a cool and dry winter from May to October. The trade wind is mainly from the South-East and provokes frequent precipitation when reaching the summit on the Piton de la Fournaise (PdF) (Barcelo, 1996). The island receives the heaviest downpour on record (3929 mm in 72 h on the Commerson's crater in February 2007). The PdF is localized in a caldeira named "Enclos Fouqué", representing 4 % of the total surface of the island, where most of eruptions occurs. Economic exploitation, urbanization and agriculture are minor in this caldeira due to the risk of the volcano. Since 1980, the creation of a volcanological observatory, eruptions and lava flows are well dated and surveyed. Piton de la Fournaise with a frequency of one eruption every ten months (Peltier, 2007) exhibits a very high activity. Fountains of lava are emitted and flew from the summit and sometimes reach the sea. The summit is composed of a superposition of new and old lava flows; in lowland areas lavas are more easily distinguishable as only major eruptions reach the lowland from the summit, or from fissure eruption on the slope of the volcano.

Material and Methods

The study was carried out on the flanks of the Piton de la Fournaise volcano along a chronosequence of 6 lava flows (2004, 2002, 1998, 1986, 1899 and 1700) in June 2005 (Figure 25 Chapitre III). A survey of species living in 3 main ecological compartments (mineral, organic and vegetal) on lava flows was realized within 3 plots 10 x 10 m at 250 m a.s.l. In each plot, 3 quadrats of 2 x 2 m were investigated. For each present microhabitat, 3 random microplots of 50 cm² of bryophytes were sampled (Figure 25 Chapitre III). A total of 23 microhabitats were recorded along the chronosequence (mineral= 7, organic 1= and vegetal= 15). Microplots represented the variation of the presence of microhabitats for bryophytes. In total, 409 microplots (50 cm²) were inventoried, on 6 lava flows. A detailed description of the study sites, sampling methodology, species richness, community composition, comparison of bryophyte diversity among land plants are detailed in (Ah-Peng *et al.*, en cours-a; Ah-Peng *et al.*, en cours-b).

In each microplot (50 cm²), all the bryophytes were identified to the species and infraspecific level; species with a gregarious form or lacking the whole necessary characters of identification were determined until the genera level. Nomenclature follows Wigginton (2004a) for liverworts and hornworts and O'Shea (2006) for mosses. Voucher species are deposited at the University Herbarium of La Réunion (REU). Authority of species is reported in Annexe 2.

Data on the geographical ranges, spore size, breeding system and life form for each species were determined based on literature analysis reported in Annexe 2. To collect geographical distribution and spore size data for species, we rely on the old princeps descriptions of the species, and on literature of genera and species from numerous sources (small taxonomic papers, monographs, floras...). All these bibliographic sources are reported for each species in Annexe 2. According to their present and known geographical distribution, species have been assigned to a phytogeographical element (Annexe 2). The definition of phytogeographical elements is based on Cox (2001), Gradstein *et al.* (1983) and Tan & Pócs (2000). Spore size for Lejeuneaceae species when it was not mentioned for the species in any literature, spore size related to the genera following the work of Weis (2001) was used. For this study, we choose the longest spore diameter recorded in literature. Life forms analysis in this study follows the system of Mägdefrau (1982) and Pfeiffer (2003) and are described and illustrated in Annexe 1.

Data analysis

To demonstrate the relationship between phytogeographical areas, spores size, life forms of species along the chronosequence (1-304 yrs), a multiple correspondence analysis (MCA) was performed (Lebart *et al.*, 1995) using a matrix table (Annexe 3) including the number of bryophyte species (in row) filling the following factors (in columns):

- life strategies of the species: asexual reproduction of the plant, breeding systems, the mean spore size (4 classes between 0 and 100 µm), the growth forms, bryophyte's lineage (Hepaticeae or Musci),
- phytogeographical distributions.

For this analysis only the species with a total occurrence > 4 was analyzed; the table 3 reports the species and data used for this analysis. The MCA was performed with the package *ade4* of the R statistical software (R Development Core Team., 2006).

Results and discussion

Bryophyte diversity

The species richness of bryophytes recorded on the six lava flows reaches 176 species (116 liverworts, 58 mosses and 2 hornworts) for 2184 identifications of specimens (Tableau 21). This figure represents 23.37 % of the total number of bryophytes known for the island. The 176 bryophyte species recorded belong to 15 families of liverworts, 17 families of mosses and 1 family of hornwort.

Tableau 21 : Overall bryophyte richness along 6 lava flows of the Piton de la Fournaise volcano

	Hepaticae	Musci	Anthocerotae	Total
Species richness	116 (65.0 %)	58 (33.0 %)	2 (1.1 %)	176
Genera richness	35 (51.5 %)	32 (47.1 %)	1 (1.5 %)	68
Family richness	15 (45.5 %)	17 (51.5 %)	1 (3.0 %)	33
species/genera	3.31	1.81	2	2.59
species/family	7.73	3.41	2	5.33

Liverworts was the most speciose group (Ah-Peng *et al.*, en cours-b), with a high richness of the Lejeuneaceae, representing 16 genera and 71 species. The ratio species/genera for liverworts was 3.31, which is near the same ratio for the island equal to 3.21 (Ah-Peng *et al.*, in prep). Mosses represent 33 % of the total species richness recorded along the chronosequence; they were observed as early first colonizers (1 Dicranaceae and 1 Polytrichaceae) on the recent lava flows, the largest families present in this study were the Sematophyllaceae (11 taxa, 9 genera), Calymperaceae (11 taxa, 3, genera) and the Dicranaceae (10 taxa and 2 genera). The ratio species/genera for mosses compared to the one of the island was relatively low.

Bryophyte species richness increases with time from zero, one year after the eruption in 2004 to 145 on the forest stage (1700), the number of singletons (rare species) increases also with the age of the lava flow that represents 63.45 % of the total species diversity in the forest stage.

Phytogeographical position of the bryophytes on lowland-lava-flow

Among the 176 bryophytes recorded along this chronosequence, 6 phytogeographical regions were recognized (Figure 49): African bryophytes (44.89 %), followed by species endemic from Afr. 3 (21.59 %), pantropical species (13.07 %), paleotropical (10.23 %), disjunct America-Africa species (5.38 %), subcosmopolitan species (3.41 %) and unknown (1.14 %).

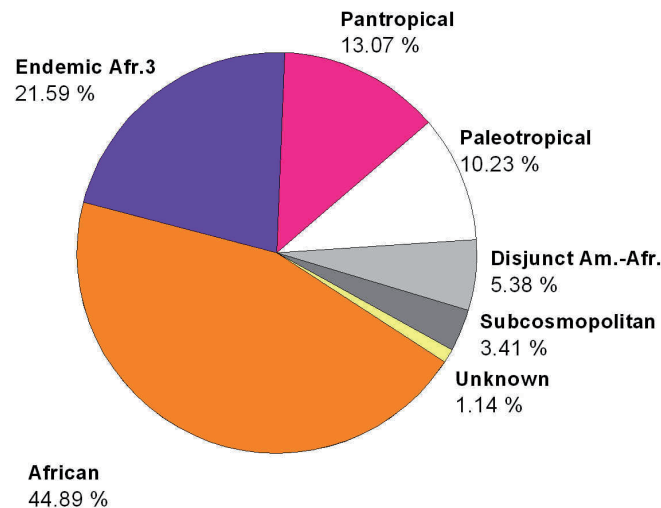


Figure 49 : Phytogeographical distribution of the bryophytes on lava flows of the Piton de la Fournaise volcano.

1. African

Liverworts: 58 taxa, 73.42 %; *Ceratolejeunea zenkeri* (73/2184 bryophyte records), *Prionolejeunea grata* (160/2184)

Mosses: 20 taxa, 25.32 %; *Campylopus aureonitens* (99/2184)

Hornwort: 1 taxon, 1.27 %; *Dendroceros africanus* (1/2184)

This is the largest pattern in the lowland lava flows bryophytes. One subpattern can be recognized as follow.

1a. Endemic Afr.3

Afr.3 represents Madagascar and the neighbouring islands region as defined by Wijk *et al.* (1959-69).

Liverworts: 16 taxa, 42.11 %; *Telaranea diacantha* (83/2184)

Mosses: 21 taxa, 55.26 %; *Calymperes hispidum* (42/2184)

Hornwort: 1 taxon, 2.63 %; *Dendroceros borbonicus* (1/2184)

Within this category, one liverwort was endemic for Réunion: *Lopholejeunea minima*.

2. Pantropical

Liverworts: 16 taxa, 69.57 %; *Cheilolejeunea trifaria* (37/2184)

Mosses: 7 taxa, 30.43 %; *Leucomium strumosum* (21/2184)

3. Paleotropical

Liverworts: 14 taxa, 77.78 %; *Mastigophora diclados* (50/2184)

Mosses: 4 taxa, 22.22 %; *Radulina borbonica* (22/2184)

Distributed from tropical Asia to tropical Africa.

4. Disjunct Am-Afr.

Liverworts: 7 taxa, 70 %; *Acroporium megasporum* (39/2184)

Mosses: 3 taxa, 30 % *Acrolejeunea emergens* (13/2184)

5. Subcosmopolitan

Liverworts: 3 taxa, 50 %; *Bryum billardieri* (54/ 2184)

Mosses: 3 taxa, 50 %; *Polytrichum commune* (22/2184)

6. Unknown

Liverworts: 2 taxa, 100 %. Two species of *Colura* were not identified until the species level.

Overall the data suggest that the island receives much of its flora from Africa and neighbouring island. The phytogeographical composition of the bryoflora is consistent with the geographic positions of the island, located in the Eastern part of the African continent. As it would be expected we found that 63.79 % of the total number of mosses and 66.10 % of the total number of liverworts and hornworts recorded on these lowland lava flows are shared with Madagascar. Only 31.03 % of the mosses and 49.15 % of the liverworts and hornworts are common with Mauritius. Nine species were endemic of the archipelago: 4 liverworts (*Cololejeunea duvignaudii* var. *papillata* Tixier, *Lopholejeunea minima* Vanden Berghen, *Riccardia ramosissima* (Steph.) Grolle and *Schiffneriolejeunea parviloba* (Steph.) Gradst.), 5 mosses (*Leucoloma bifidum* (Brid.) Brid., *Mittenothamnium beschernellei* (Renauld & Cardot) Cardot, *Philonotis beschernellei* Thér., *Syrhodon mahensis* var. *mahensis* Besch. and *Aerobryidium subpiligerum* var. *majus* (Renauld & Cardot) Wijk & Margad.). This last species may be a synonym of *Aerobryopsis capensis* (Müll. Hal.) M.Fleisch., but no revision is yet done.

The biogeographical data concerning the origin of the vascular plants in the Mascarenes was explained by a high immigration of Malagasy or Afro-Malagasy taxa, geographically close (72

% of genus of vascular plants that colonize Mascarene in Cadet (1977)). Whereas the same pattern is found for bryophytes, the dispersal means strongly differ between these 2 groups of plants. Bryophytes may be characterized by wind transportation that increases their chance to reach the island, in comparison with the various ways (birds, wind, sea...) proposed by Cadet (1977) for flowering plants.

This study area of the Grand Brûlé is composed of a matrix of different age of lava flows, from young to the forest stages, some remnants of mature lowland forest (named kipukas in Hawaii), are also present close to the young bare basaltic ground. One would expect that these forest remnants would act as sources, and young lava flows would recruit species from these local sources. The examination of the dynamics of the bryophyte vegetation on the new substrates shows that no forest species occur on bare lava flow. Only a few colonist species are present in the early stage, that are later replaced in the forest stages suggesting a deterministic pattern in the colonization of bryophytes on these new grounds (Ah-Peng *et al.* in prep.), due to the inability of forest bryophytes to live in the xeric conditions of these bare substrates, presenting a few available and suitable microhabitats. Life strategies of species may be determinant on the establishment of species on young lava flows.

The life strategies and the phytogeographical distributions of the species recorded on the lava flows were examined for 85 species, occurring with more than 4 occurrences along the succession.

Successional pattern of life strategies and phytogeographical elements on the lava flows

A successional pattern was observed along the chronosequence of lava flow for the distribution of species, according to their phytogeographical patterns, life forms, mean spore size, breeding system, and bryophyte's group. No visible pattern is noticed for this data set for asexual reproduction.

Among the 85 species, 61 are liverworts and 24 mosses; Figure 50 represents boxplots of the results of the MCA. From left to right on the Figure 50, we recognize a chronology of dates of the lava flow from 2002 (early stage) to 1700 (forest stage). A few species are present in the early stages; the 1899 and 1700 lava flows accumulate most of the species.

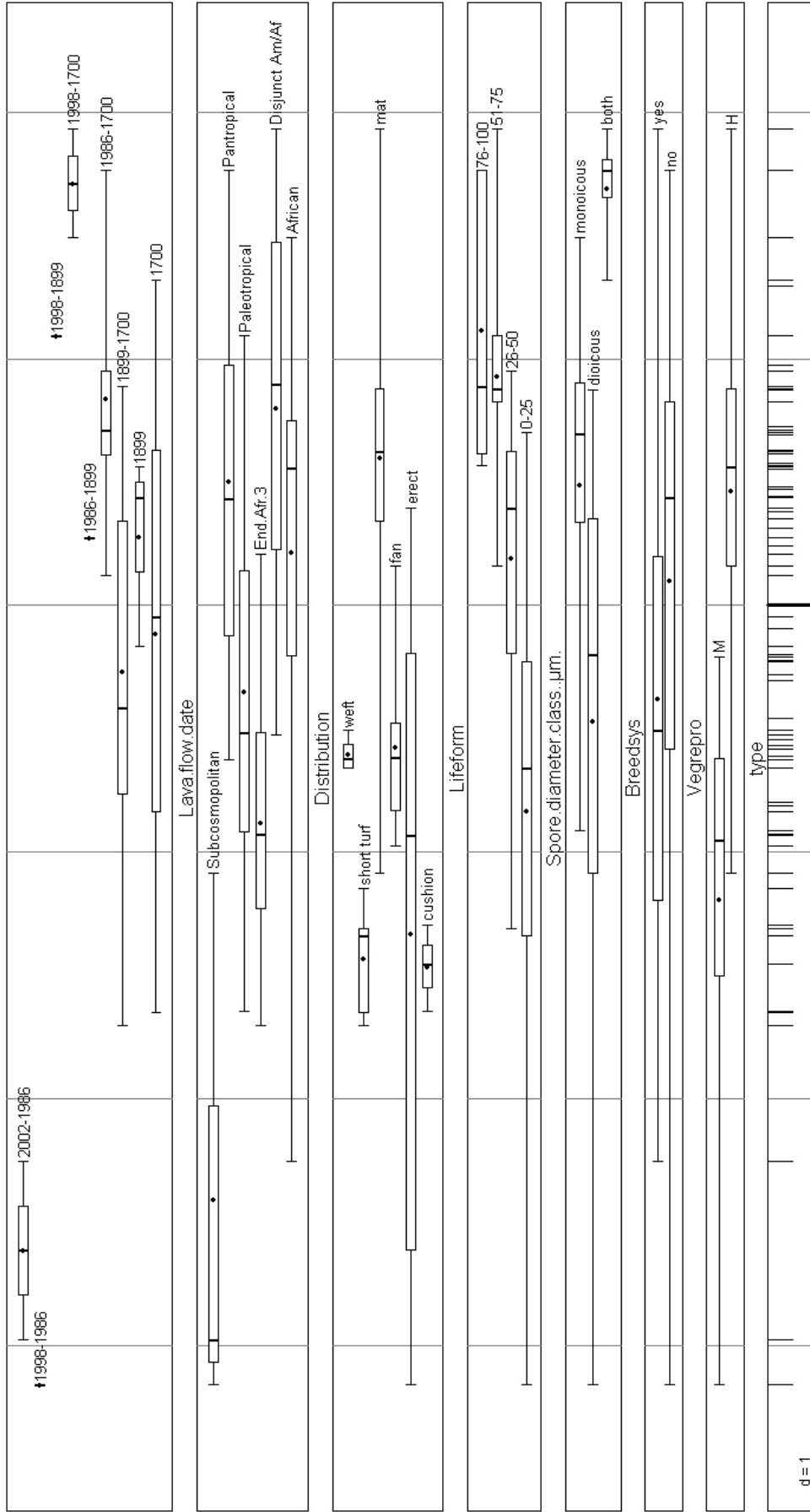


Figure 50 : Boxplot of the results of the ACM + represents only one species that fills the character, the last table represents the frequency of relevés

On Figure 50, a succession of the phytogeographical patterns can be recognized on the lowland lava flows of the Piton de la Fournaise volcano: subcosmopolitan (*Bryum billardieiri* and *Polytrichum commune*) and African (*Campylopus aureonitens*) species are the first species that arrived on the lava flow. These species were mainly found in cracks on the lava flow, on the vertical wall of basaltic rocks, in mineral microhabitat.

They are followed by the endemics of Afr.3 (*Cololejeunea marginata* and *Trichosteleum debettei*), paleotropical (*Mastigophora diclados*, *Leucophanes angustifolium*...), pantropical (*Acroporium pungens*, *Lopholejeunea eulopha*...) and disjunct Am-Af (*Acrolejeunea emergens*, *Acroporium megasporum*) species in the intermediate and forest stages.

A visible succession is also noticed for spore diameters; spore diameter was classified into 4 classes (0-25, 26-50, 51-75, 76-100 μm). The young lava flows presented species having light and tiny mean spore size, with less than 25 μm , and will persist in the forest stage (Figure 50). A total of 29 species having a spore diameter inferior to 25 μm and an occurrence superior to 4 are recorded along the chronosequence (15 liverworts and 14 mosses); these species exhibit 6 phytogeographical patterns that are similar in distribution for both mosses and liverworts (Figure 51a & 51b): African > Disjunct Am-Afr > Endemic Afr.3 > Paleotropical > Pantropical > Subcosmopolitan.

Airborne spore transportation over moderately long distance within a climatological belt was proven by Van Zanten & Pócs (1981). These authors report that this is a common phenomenon for spores smaller than 25 μm . The three species that arrived first on young lava flows *Bryum billardieiri*, *Polytrichum commune* and *Campylopus aureonitens*, have spore size respectively equal to 16, 8 and 19 μm , suggesting that these species may be able to travel over long distances; their presence in open new lava flows indicates also their ability to germinate in harsh environments.

Species having a spore diameter of 26 - 50 μm (23 species), were recorded from the 1986 lava flow to the 1700 lava flow. Species with a spore diameter > 50 μm mainly occur in the intermediate and forest stages, except some Lejeuneaceae (*Acrolejeunea emergens*, *Acrolejeunea pycnoclada*, *Cheilolejeunea usambarana*, *Cheilolejeunea krakakammae*, *Cheilolejeunea trifaria*) that were already present from the 1998 lava flow. On the 1986 lava flow, young pioneer trees and ferns

are already present in the cracks of basalts, offering new substrate in humid conditions to colonize for these liverworts (Ah-Peng *et al.*, 2007). The predominance of the species having spore diameter including in the classes 51 - 75 μm and 76 - 100 μm occurs in wet and shade habitats : on the 1899 lava flow where the fern *Dicranopteris linearis* formed dense 2 m - high thickets and in the forest stage (1700).

According to Van Zanten & Pócs (1981), spores of plants of wet habitats have in general a lower drought resistance than those from dry habitats; hence spores of Hepatopsida have a lower drought resistance than those of Bryopsida. This may explain why liverworts occur mainly along the succession in sheltered or shade habitats. These recorded liverworts with a spore diameter > 26 μm were mainly originated from Africa (63.16 % for spore diameter = 26 - 50 μm , 64.71 % for spore diameter = 51 - 75 μm , Figure 51e & 51f).

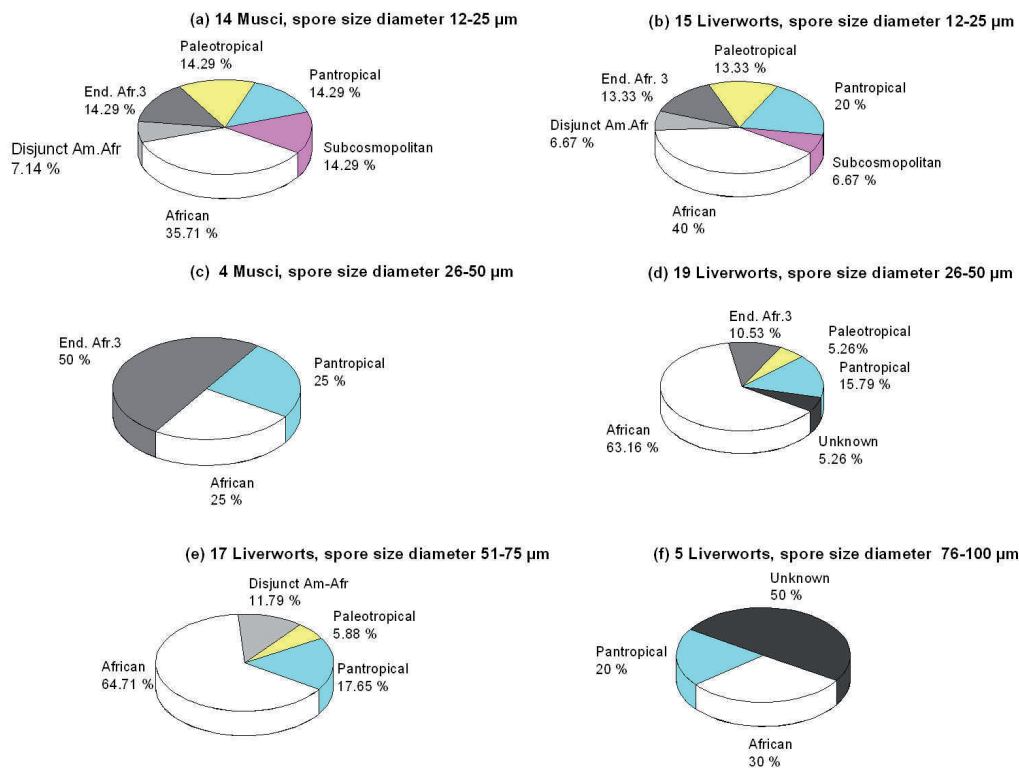


Figure 51 : Distribution of liverworts and mosses according to their spore diameter and their phytogeographical distribution along the chronosequence of 6 lava flows (304 yrs).

For the breeding system, the total number of recorded mosses and liverworts for dioicity and monoicity is similar: 25 monoicous liverworts and 7 monoicous mosses, 25 dioicous liverworts

and 8 dioicous mosses are recorded along the chronosequence (Figure 52a). Four liverworts are both monoicous and dioicous as recorded in literature (*Acrolejeunea emergens*, *Lejeunea caespitosa*, *Lejeunea tabularis*, *Radula stenocalyx*). Vegetative reproduction does not show a clear pattern along the succession of lava flows, 19 species recorded are known to use propagules to disperse, 12 of these species are dioicous, and only 3 are monoicous.

In the early stages of the succession (2002-1998), the founding populations are composed of dioicous mosses (*Polytrichum commune* and *Campylopus aureonitens*), implying that opportunities for sexual reproduction between the colonizers decrease and the opportunities for variation increase. But these disadvantages for dioicous species are overcome with the ability of *Campylopus aureonitens* to disperse asexually with branchlets and for *Polytrichum commune* to develop a colony arising from a common underground rhizome system (Leach, 1931; Corradini & Clement, 1999), in our case it is a superficial network of rhizoids that increase the chance to establish a colony. Lewis Smith (1984) reported that, following a recent volcanic activity on the Antarctic Deception Island, mosses used leaf and apical fragments to colonize the substrates as well as bulbils for *Bryum* sp, gemmae for liverworts and also sporophytes.

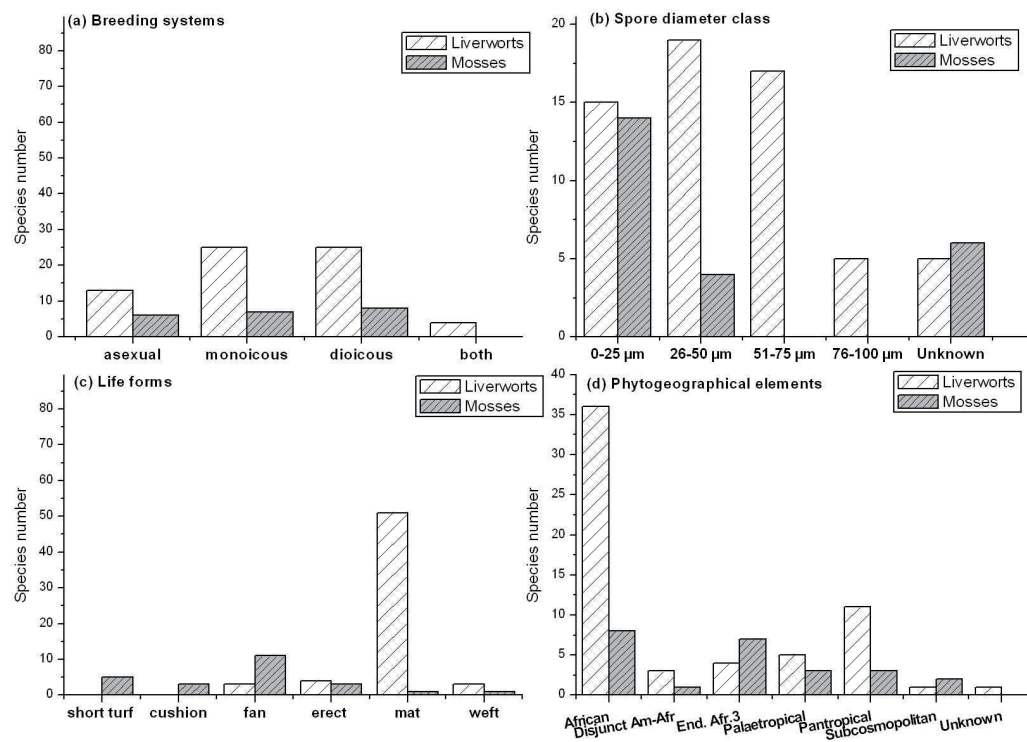


Figure 52 : Distribution of liverworts and mosses by (a) breeding systems (b) mean spore size (c) life forms (d) Phytogeographical elements for species occurring more than 4 times along the chronosequence (1-304 yrs).

On the 1986 lava flow on the Piton de la Fournaise, bryophytes species were found frequently fertile: the case of *Campylopus aureonitens* was of interest, this species, made polysety (many capsules on a sole gametophyte) and had a cygneous seta (a twisted seta as a Cygnus neck in the dry state), which rotate in wide arcs when moistened (Frahm & Frey, 1987), in the same time spores are dispersed more efficiently and on longer distances. These early colonizers were living in erect colonies which is known to reduce the loss of water, this life form persist in the later stages (1986-1700) but are representing by epiphyllous (leaf-inhabiting) and liverworts (*Drepanolejeunea madagascariensis* and *Colura* sp.), as pioneer species on leaves. The mat's life form is dominant along the chronosequence (Figure 52), accounting for 61.90 % of the 85 species, representing wholly by the liverworts. This life form is typical in tropical lowland which is distinctly correlated with water retention and morphological characters such as water lobules and water sacs of liverworts (Kürschner & Parolly, 1998).

The two pioneer species *Campylopus aureonitens* and *Polytrichum commune* are known to occur in association on the African land on wet or often inundated rocks from 1000-2000 m (Frahm & O'shea, 1996). In Réunion we recorded these plants at 250 m a.s.l., also in high hygrometric conditions (4 m.yr⁻¹ of rainfall) but not on inundated rocks as basalts are porous rocks, water is completely infiltrated (Barcelo, 1996).

The origin of the bryoflora of a tropical oceanic island

Distribution and dispersal of plants are interesting and challenging topics in Bryology (Iwatsuki 1990). Bryophytes among land plants are known to be pioneer species and, with their light diaspores, are able to disperse over long distances.

This study provides the first data on phytogeographical distribution of the bryophyte flora of different successional stages of vegetation recovery after volcanic disturbances. To assess the processes of colonisation and succession of bryophytes on lava flows we take advantage of the natural experimental model of a matrix of different aged lava flows on the slopes of the Piton de La Fournaise volcano. This study site allows scientists to redraw the initial colonisation of the island.

This study suggests that since lava flows have cooled, and are suitable for the establishment of organisms, bryophytes are able to colonize in less than 3 years after the volcanic disturbance. In the case of lowland lava flows in La Réunion, the first species to colonize are a subcosmopolitan moss (*Polytrichum commune*) and an African moss (*Campylopus aureonitens*). These pioneer mosses are able to colonize bare lowland lava flows, they have mean spore size $< 25 \mu\text{m}$, are dioicous, reproduce both sexually and asexually (branchlets) and possess an erect life-form, these characters seem to be favourable to live in xeric conditions as lava flows.

A pattern in spore size breeding system and life forms was also shown for the 85 species occurring more than 4 times in the study. A majority of species had a mean spore size including in $0 - 25 \mu\text{m}$, for $\text{msp} > 26 \mu\text{m}$, these species occur from the 1986 lava flow to the forest stage, that offer more favourable, shade and wet habitats. We report also the dominance of liverworts among the total species of bryophytes recorded; liverworts are known to be diversified in lowland areas and in regions with a high oceanicity.

The phytogeographical elements recorded on these lowland lava flows are in order of number's importance African, endemic of Afr.3, pantropical, paleotropical, disjunct Am-Af, subcosmopolitan and unknown.

It is conceivable, that a continuous spore rain over the island creates a bank of propagules on the basaltic rocks; only the species adapted to bear these harsh conditions of the young bare lava flows are able to germinate and establish on the basalts. When the edaphic conditions, microhabitats are available and favourable, other rained species will germinate which explains the strong relationship found between the number of microhabitats and the bryophyte species richness (Ah-Peng *et al.* in prep. b). Germination and subsequent development and survival are possible by only species genetically and physiologically preadapted to tolerate the prevailing conditions (Lewis Smith, 1984).

This hypothesis of a spore rain may explain the lack of important of taxonomic groups on certain oceanic islands previously described by (Grolle, 1978) as *Plagiochila* sp which are absent in the widespread wet tropical habitats of Mayotte (Pócs, 2006). These volcanic islands, as emergent habitats act much like an aerial and catch airborne propagules, process named « antenna phe-

nomenon » by Pócs (2006). The same author explains that the missing group may not have reached the island yet or have not been able to successfully fill suitable niches.

“Non standard” climatic events as tropical storms or typhoons should not be excluded as important vector of diaspores that may be explanatory power for the drastic deviations from the mean trend of the presence of some species (Nathan, 2006).

It seems, as enounced by Whittaker (1992), that early successional species are liable to be highly effective dispersers with broad environmental limits (for this study, *Polytrichum commune*, *Campylopus aureonitens*). Later successional systems are liable to contain species of weaker (and therefore more probabilistic) dispersal attributes and more specialised environmental requirements (forest ecosystem, shade environments).

It is indeed a remarkable feature of many bryophytes that populations separated in different continents often differ little, if at all, in morphological characteristics. The years coming, with an increasing knowledge on the taxonomy of bryophytes of the Indian ocean islands, allowing researchers to compare bryophyte populations on these islands, and assess molecular data to what extent morphological uniformity across limited geographical distance (- 1000 km), belies complex underlying genetic and phylogenetic patterns.

Acknowledgements

This research was supported by a collaborative grant to C. Ah-Peng from the French Ministry of Research and the Deutscher Akademischer Austauschdienst (A/07/70059). The first author wishes to thank the kind hospitality and the helpfulness of the members of the laboratory of Systematic in Göttingen, during her one month-stay to collect spore size data and phytogeographical distribution of species. Pr. Gradstein is thanked for his assistance in the distribution data of liverworts.

References

- Ah-Peng, C., Bardat, J., Descamps-Julien, B. & Strasberg, D. (in prep. a) Volcanic disturbance and temporal spatial patterns of land plants colonisation: interest in bryophyte community assembly.
- Ah-Peng, C., Bardat, J., Staménoff, P. & Strasberg, D. (in prep. b) Diversité, endémicité et distribution des bryophytes à la Réunion : synthèse. *Cryptogamie Bryologie*
- Ah-Peng, C., Chuah-Petiot, M., Descamps-Julien, B., Bardat, J., Staménoff, P. & Strasberg, D. (2007) Bryophyte diversity and distribution along an altitudinal gradient on a lava flow in La Réunion. *Diversity & Distributions*, **13**, 654-662
- Ah-Peng, C., Strasberg, D., Kessler, M. & Bardat, J. (en cours-b) Successionnal patterns of bryophytes into microhabitats along a chonosequence of lava flows (Piton de la Fournaise, Réunion). *Plant Ecology*
- Allen, B. (1994) *Moss flora of Central America Part 2. Sphagnaceae-Calymperaceae*. Missouri Botanical Garden Press, Saint-Louis, Missouri.
- Allen, B. (2002) *Moss flora of Central America Part 2. Encalyptaceae-Orthotrichaceae*. Missouri Botanical Garden Press, Saint-Louis, Missouri.
- Aryanti, N.S. & Gradstein, S.R. (2007) Wallace's line and the distribution of the liverworts of Sulawesi. *Cryptogamie Bryologie*, **28**, 3-14
- Asthana, G. & Srivastava, S.C. (2003) *Indian Cololejeunea A taxonomic study*. J.Cramer, Stuttgart.
- Barcelo, A. (1996) Analyse des mécanismes hydrologiques sur domaine volcanique insulaire tropical à relief jeune. Apports à la connaissance du bilan hydrique. Massif du Piton de la Fournaise (Ile de La Réunion). In, p. 266. Montpellier II, Montpellier
- Boros, A. & Járαι-Komlódi, M. (1975) *An Atlas of recent European moss spores*. Akademiai Kiadó, Budapest.
- Bruggeman-Nannenga, M.A. (1993) Taxonomic Results of the BRYOTROP expedition to Rwanda and Zaïre. 15. Fissidentaceae. *Tropical Bryology*, **8**, 141-148
- Buck, W.R. (1993) Taxonomic Results of the BRYTROP expedition to Rwanda and Zaïre. 24. *Leskeaeceae, Plagiotheciaceae, Entodontaceae, Sematophyllaceae, Hypnaceae* (except Hypnum). *Tropical Bryology*, **8**, 199-218
- Buck, W.R. (1998) *Pleurocarpous mosses of the West Indies*. The New York Botanical Garden, Bronx.
- Bush, M.B. & Whittaker, R.J. (1991) Krakatau: colonization patterns and hierarchies. *Journal of Biogeography*, **18**, 341-356
- Cadet, T. (1977) La végétation de l'Ile de La Réunion: étude phytoécologique et phytosociologique. In. Aix-Marseille, Aix-Marseille
- Chase, J.M. (2003) Community assembly: when should history matter? *Oecologia*, **136**, 489-498
- Chuah-Petiot, M.S. (1997) Contributions towards a bryoflora of the Aberdare Range , Kenya. *Tropical Bryology*, **13**, 57-64
- Corradini, P. & Clement, B. (1999) Growth pattern and modular reiteration of a hardy coloniser *Polytrichum commune* Hedw. *Plant Ecology*, **143**, 67-76

- Cox, C.B. (2001) The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography*, **28**, 511-523
- Dauphin, G. (2003) *Ceratolejeunea*. Organization of Flora Neotropica & The New York Garden Botanical, Bronx.
- Demaret, F. (1952) Les espèces africaines du genre *Callicostella* (C. Müll.) Jaeg. *Bull. Jard. Bot. Etat.*, **22**, 323-396
- Diamond, J.M. (1975) Assembly of species communities. *Ecology and Evolution of communities* (ed. by M.L. Cody and J.M. Diamond), pp. 342-444. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Dierßen, K. (2001) *Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of european bryophytes*, Gebrüder Borntraeger edn. Bryophytorum Bibliotheca, Berlin, Stuttgart.
- Fleischer, M. (1977) *Die Musci der Flora von Buitenzorg IV*. J.Cramer, Vaduz.
- Frahm, J.-P. (1985) Afrikanische *Campylopus*-Arten (Dicranaceae, Musci). *Bryophyterum Bibliotheca*, **31**, 1-216
- Frahm, J.-P. (1991) *Dicranaceae: Campylopofoideae, Paraleucobryoideae*. Organization for Flora Neotropica and The New York Botanical Garden.
- Frahm, J.-P. (1994) A contribution to the Bryoflora of the Chocó region, Colombia. *Tropical Bryology*, **9**, 89-110
- Frahm, J.-P. & Frey, W. (1987) The twist mechanism in the cygneous seta of the genus *Campylopus* Morphology, structure and function. *Nova Hedwigia*, **44**, 291-304
- Frahm, J.-P. & O'shea, B.J. (1996) British bryological Society Expedition to Mulange, Malawi. 4. *Dicraneaceae: Campylopodioideae (Atractylocarpus, Bryohumbertia, Campylopus, Microcampylopus)*. *Journal of Bryology*, **19**, 119-134
- Frey, W., Kürschner, H. & Seifert, U.H. (1995) Scientific results of the BRYOTROP expedition to Zaire and Rwanda. 7. Life strategies of epiphytic bryophytes from tropical lowland and montane forests, ericaceous woodlands and the Dendrosenecio subparamo of the eastern Congo Basin and the adjacent mountains (Parc National-Biega/Zaire, Forêt de Nyungwe/Rwanda). *Tropical Bryology*, **11**, 129-149
- Gradstein, S.R. (1975) A taxonomic monograph of the genus *Acrolejeunea* (Hepaticae), with an arrangement of the genera of *Ptychanthoideae*. *Bryophyterum Bibliotheca*, **4**, 1-162
- Gradstein, S.R., Churchill, S.P. & Salazar Allen, N. (2001) *Guide to the Bryophytes of Tropical America*. N.Y. Bot. Gard, New York.
- Gradstein, S.R., Pócs, T. & Vána, J. (1983) Disjunct Hepaticae in Tropical America and Africa. *Acta Botanica Hungarica*, **29**, 127-171
- Grolle, R. (1978) Die Lebermoose der Seychellen. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Friedrich-Schiller-Universität Jena, Math.- Nat. Reihe*, **27**, 7-17
- Grolle, R. & Long, D.G. (2000) An annotated check-list of the Hepaticae and Anthocerotaceae of European Macraonesia. *Journal of Bryology*, **22**, 103-140
- Gueissler, P. & Gradstein, S.R. (1981) On a small collection of living Lejeuneaceae from Peru. *Candollea*, **36**, 119-130
- Harrison, R.H., Banka, R., Thornton, I.W.B. & Shanahan, M. (2001) Colonization of an island volcano, Long Island, Papua New Guinea, and an emergent island Motmot, in its caldera lake. II. The vascular flora. *Journal of Biogeography*, **28**, 1311-1337

- Heinrichs, J. (2002) A taxonomic revision of *Plagiochila* sect. *Hylacoetes*, sec. *Adiantoideae* and sect. *Fuscolutae* in the Neotropics with a preliminary subdivision of Neotropical Plagiochilaceae into nine lineages. *Bryophyterum Bibliotheca*, **58**, 5-184
- Jones, E.W. (1972) African Hepatics XXIII. Some species of *Lejeunea*. *Journal of Bryology*, **7**, 23-45
- Kenrick, P. & Crane, P.R. (1997) The origin and early evolution of plants on land. *Nature*, **389**, 33-39
- Kessler, M., Parris, B.S. & Kessler, E. (2001) A comparison of the tropical montane pteridophyte floras of Mount Kinabalu, Borneo, and Parque Nacional Carrasco, Bolivia. *Journal of Biogeography*, **28**, 611-622
- Kruijt, R.C. (1988) A monograph of the genera *Dicranolejeunea* and *Acanthocoleus*. *Bryophyterum Bibliotheca*, **36**, 1-136
- Kürschner, H. & Parolly, G. (1998) Life forms and adaptations for water conduction and water storage of the epiphytic bryophytes of northern Peru (Amazonian Lowlands, Cordillera Oriental, Cordillera Central). *Nova Hedwigia*, **67**, 349-379
- Kuwahara, Y. (1986) The Metzgeriaceae of the Neotropics. *Bryophyterum Bibliotheca*, **28**, 1-254
- La Farge, C. (2002) *Leucoloma* I: A revision of subgenus *Leucoloma* (*Dicranaceae*, Bryopsida) in Africa and Madagascar. *Bryologist*, **105**, 509-590
- Leach, W. (1931) On the importance of some mosses as pioneer on unstable soils. *Journal of Ecology*, **19**, 97-102
- Lebart, L., Morineau, A. & Piron, M. (1995) *Statistique exploratoire multidimensionnelle* Dunod, Paris.
- Lewis Smith, R.I. (1984) Colonization by bryophytes following recent volcanic activity on an antarctic island. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, **56**, 53-63
- Mägdefrau, K. (1982) Life-forms of bryophytes. *Bryophyte Ecology* (ed. by A.J.E. Smith), pp. 45-58. Chapman & Hall, London, N-Y.
- Magill, R.E. (1981) Bryophyta Part I. Mosses. Fasc I. *Sphagnaceae-Grimmiaceae*. *Flora of Southern Africa* (ed. by O.A. Leistner), p. 204, Rep. of South Africa.
- Magill, R.E. & Van Rooy, J. (1998) *Bryophyta Part I. Mosses. Fasc 3. Erpodiaceae-Hookeriaceae*. National Botanical Institute, Pretoria.
- Miles, C.J. & Longton, R.E. (1990) The role of spores in reproduction in mosses. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **104**, 149-173
- Montaggioni, L. & Nativel, P. (1988) *La Reunion, Ile Maurice: geologie et aperçus biologiques*. Masson, Paris.
- Nathan, R. (2006) Long-distance dispersal of plants. *Science*, **313**, 786-788
- O'shea, B. (1998) Notes on Seychelles mosses. 3-4. A revision of *Papillidiopsis* (Broth.) Buck & Tan, *Rhapidostichum* Fleisch. and *Warburgiella* Müll. Hal. ex Broth. (Sematophyllaceae, Bryopsida) in Africa. *Tropical Bryology*, **15**, 75-88
- O'shea, B.J. (1999) Bryophytes of Uganda. 3. *Phyllodon truncatulus* (Müll.Hal.) is replaced in Africa by *Phyllodon truncatus* (Welw. & Duby) Buck (Hypnaceae) Bryopsida *Tropical Bryology*, **16**, 203-204
- O'shea, B.J. (2006) Checklist of the mosses of sub-Saharan Africa (version 5, 12/06). *Tropical Bryology Research Reports*, **6**, 1-252

- Ochyra, R. (1993) Taxonomic results of the BRYOTROP expedition to Rwanda and Zaïre. 20. *Grimmiaceae, Funariaceae, Bartramiaceae (philonotis), Amblystegiaceae, Plagiotheciaceae. Trop. Bryol.*, **8**, 181-188
- Orbán, S. (1993) Taxonomic results of the BRYOTROP expedition to Rwanda and Zaïre 18. *Calymperaceae. Tropical Bryology*, **8**, 171-173
- Peltier, A. (2007) Suivi, modélisation et évolution des processus d'injections magmatiques au Piton de la Fournaise (Réunion) à partir d'une analyse croisée des données de déformation, géochimiques et structurales. In: *Laboratoire Géosciences Réunion, Observatoire volcanologique du Piton de la Fournaise, Institut de Physique du Globe de Paris*, p. 345. Université de La Réunion, Saint-Denis
- Pfeiffer, T. (2003) *Terricolous bryophyte vegetation of New Zealand temperate rain forests Communities, adaptative strategies and divergence patterns*. J. Cramer, Stuttgart.
- Piipo, S. (1994) On the bryogeography of Western Melanesian Lejeuneaceae, with comments on their epiphyllous occurrence. *Tropical Bryology*, **9**, 43-58
- Piippo, S. (1985) Bryophyte flora of the Huon Peninsula, Papua New Guinea. XII. Geocalycaceae (Hepaticae). *Acta Botanici Fennica*, **131**, 129-167
- Pócs, T. (1976) Correlations between the tropical african and asian bryofloras, I. *Journal of The Hattori Botanical Laboratory*, **41**, 95-106
- Pócs, T. (1993) Taxonomic results of the BRYOTROP Expedition to Zaire and Rwanda. 12. Metzgeriaceae, Plagiochilaceae, Lejeuneaceae (the non-epiphyllous collections). *Tropical Bryology*, **8**, 105-125
- Pócs, T. (1994) Taxonomic results of the BRYOTROP Expedition to Zaïre and Rwanda. 27. Lepidoziaceae, II. *Tropical Bryology*, **9**, 123-130
- Pócs, T. (2006) Bryophyte colonization and speciation on oceanic islands: an overview. *Lindbergia*, **31**, 54-62
- R Development Core Team. (2006) R: A language and environment for statistical computing. In. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Reese, W.D. (1987) World ranges, Implications for patterns of historical Dispersal and speciation, and Comments on phylogeny of Syrrhopodon (Calymperaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden*, **45**, 426-445
- Reese, W.D. (1993) *Calymperaceae*. Organization for Flora Neotropica, New-York.
- Salazar Allen, N. (1993) A revision of the pantropical moss genus *Leucophanes* Brid. *Bryophytorum Bibliotheca*, **46**, 1-281
- Schiavone, M.M. (1997) Sobre la presencia de *Pyrrhobruym* spinoforme (Rhizogoniaceae) en el noroeste de Argentina. *Tropical Bryology*, **13**, 19-20
- Schofield, W.B. & Crum, H.A. (1972) Disjunctions in Bryophytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **50**, 174-202
- Schuster, R.M. (1956) North American Lejeuneaceae IV. Paradoxae: Cololejeunea (cont.), Diplasiolejeunea. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, **72**, 87-125
- Schuster, R.M. (1969) *The Hepaticae and Anthocerotae of North America - East of the hundredth meridian*. Columbia University Press, New-York, London.
- Sharma, D. & Srivastava, S.C. (1993) Indian Lepidoziineae (A taxonomic revision). *Bryophyterum Bibliotheca*, **47**, 1-353

- Sharp, A.J., Crum, H. & Eckel, P.M. (1994) *The Moss Flora of Mexico Part 2*. The New York Botanical Garden, Bronx, New York.
- Shaw, A.J. (2000) Population ecology, population genetics, and microevolution. *Bryophyte Biology* (ed. by A.J. Shaw and B. Goffinet), pp. 369-402. Cambridge University Press.
- Sim, T.R. (1926) The Bryophyta of South Africa. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 134
- So, M.L. & Zhu, R.-L. (1996a) Two newly recorded species of the genus *Cheilolejeunea* (Lejeuneaceae, Hepaticae) in Hong-Kong and China. *Bot. Bull. Acad. Sin.*, **37**, 275-280
- So, M.L. & Zhu, R.L. (1996b) Studies on Hong Kong Hepatics II. Notes on some newly recorded liverworts from Hong Kong. *Tropical Bryology*, **12**, 11-20
- Tan, B.C. & Pócs, T. (2000) Bryogeography and conservation of bryophytes. *Bryophyte Biology* (ed. by A.J.S.B. Goffinet), p. 476. Cambridge University Press, Cambridge, US.
- Tixier, P. (1985) *Contribution à la Connaissance des Cololejeuneoideae*. J. Cramer, Vaduz.
- Tixier, P. (1995) Résultats taxonomiques de l'expédition BRYOTROP au Zaïre et Rwanda. 30. Bryophytes épiphylls (récoltes de E. Fischer). *Tropical Bryology*, **11**, 11-76
- Van Slageren, M.W. & Berendsen, W. (1985) A scanning electron microscopic analysis of the sporophyte in the Ptychanthoideae. *Meded. Bot. Mus. Herb. Utrecht*, **544**, 243-302
- Van Zanten, B.O. & Pócs, T. (1981) Distribution and dispersal of bryophytes. *Advanced Bryology* (ed. by U. Schultze-Motel), pp. 479-562.
- Van Zanten, B.O. & Pócs, T. (1981) Distribution and dispersal of bryophytes. *Advances in Bryology* (ed. by W. Schultze-Motel), pp. 479--562. J. Cramer, Vaduz.
- Váňa, J. (1993) Taxonomic results of the BRYOTROP Expedition to Zaïre & Rwanda. 11. Cephaloziaceae, Cephaloziellaceae, Gymnomitriaceae, Jungermanniaceae and Lophoziaceae. *Tropical Bryology*, **8**, 99-103
- Vanden Berghen, C. (1976) *Frullaniaceae (Hepaticae) Africanae*. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique*, **46**, 1-220
- Warren, B. (2003) Phylogeography and Evolution of Species-rich Bird Lineages of the Western Indian Ocean Islands. In, p. 257. University of East Anglia
- Warren, B.H., Bermingham, E., Bowie, R.C.K., Prys-Jones, R.P. & Thebaud, C. (2003) Molecular phylogeography reveals island colonization history and diversification of western Indian Ocean sunbirds (Nectarinia : Nectariniidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **29**, 67-85
- Warren, B.H., Bermingham, E., Prys-Jones, R.P. & Thebaud, C. (2005) Tracking island colonization history and phenotypic shifts in Indian Ocean bulbuls (Hypsipetes : Pycnonotidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **85**, 271-287
- Weis, G. (2001) *Morphologische und anatomische Untersuchungen der Sporophyten bei den Jubulaceae Klinggr. und Lejeuneaceae Casares-Gil (Hepaticae) und deren systematische Bedeutung*. J. Cramer, Berlin. Stuttgart.
- Whittaker, R.J. (1992) Stochasticism and determinism in island ecology. *Journal of Biogeography*, **19**, 587-591
- Wigginton, M.J. (2001) British Bryological Society expedition to Mulanje Mountain, Malawi. 15. Lejeuneaceae, and the occurrence and frequency of foliicolous taxa. *Tropical Bryology*, **20**, 83-94
- Wigginton, M.J. (2004a) Checklist and distribution of the liverworts and hornworts of Sub-Saharan Africa, including the East African Islands (edition 2, September 2004). *Tropical Bryology Research Reports*, **5**, 1-102

Wigginton, M.J. (2004b) *E.W.Jones's Liverwort and Hornwort Flora of West Africa*. National Botanic Garden of Belgium, Meise.

Wijk, R.V.D., Margadant, W.D. & Florschütz, P.A. (1959-69) *Index Muscorum*. International Bureau for Plant Taxonomy and Nomenclature, Utrecht.

Yamada, K. (1993) Taxonomic results of the BRYOTROP Expedition to Zaire and Rwanda. 13. Radulaceae. *Tropical Bryology*, **8**, 127-130

Zhu, R.L. & Gradstein, S.R. (2005) Monograph of *Lopholejeunea* (Lejeuneaceae, Hepaticae) in Asia. *Systematic Botany Monographs*, **74**, 98

Annexe 1 : Definition of the factors used for reproduction strategies, breeding system, life forms, phytogeographical distribution, mean spore size, for bryophytes recorded on lowland lava flows of the Piton de la Fournaise volcano (in brackets is reported the number of factors)

	Factor	Notes	Source
Type (2)	Hepaticae/Musci		Litterature
Vegetative reproduction (2)	Yes/No	With gemmae or branchlets	Litterature
Breeding system (3)	Monoicous	Gametangia on the same plant	Litterature
	Dioicous	Gametangia on separate plant	
	Both	Gametangia observed on the same plant and on separate plant	
Mean spore size (4)	0-25 µm		Litterature
	26-50 µm		Litterature
	51-75 µm		Litterature
	76-100 µm		Litterature
Life forms (6)	Cushion	Upright shoots with considerable numbers of basal regenerative shoots, forming (ideally) hemispherical dome-shaped stands	observed
	Erect	Short ± unbranched bryophytes, pioneer bryophytes on open mineral soil	observed
	Fan	Bryophytes of creeping habit, with unbranched or only slightly branched shoots, growing away from substrates	observed
	Mat	Plagiotropic, with main and lateral shoots lying ± close to the substrate and being attached by rhizoids; mainly growing on rocks, tree bark, in tropics and in temperate regions with superoceanic conditions also on leaves	observed
	Short turf	Short erect turf (up to 2 cm), standing close together and forming more or less closed, often very spreading turfs. Turfs growing mainly on open mineral soil and rocks, seldomly lasting for more than a few years	observed
	Weft	Bryophytes with main and lateral shoots growing loosely from each other, form an interwoven loose covering on the substrates (mainly forest floor, rotten trunks). Often forming multi layered stands with new layers growing over those of the previous years	observed
Phytogeographical elements (6)	African		Litterature
	Disjunct Am-Af		Litterature
	Endemic Afr. 3		Litterature
	Palaetropical		Litterature
	Pantropical		Litterature
	Subcosmopolitan		Litterature
Lava flow (9)	2002-1998	Taxa present from 2002 to 1998	observed
	2002-1986	Taxa present from 2002 to 1986	observed
	1998-1700	Taxa present from 1998 to 1700	observed
	1998-1899	Taxa present from 1998 to 1899	observed
	1998-1986	Taxa present from 1998 to 1986	observed
	1986-1700	Taxa present from 1986 to 1700	observed
	1700	Taxa present only on 1700	observed
	1899	Taxa present only on 1899	observed
	1899-1700	Taxa present from 1899 to 1700	observed

Annexe 2 : Breeding system, spore diameter, phylogeographical elements of bryophytes of lowland lava flows of the Piton de la Fournaise volcano with associate references (NA: not available)

Species	Famille	Type (H/M/A)	Asexual reproduction	Auticous	Ditocous	Both	Spore diameter (µm)	Spore diameter (µm)	Total Occurrences	2002	1998	1986	1900	1700	African	Disjunct Am-Af	Endemic Afr.3	Endemic-Mascarenes	Paleotropical	Pantropical	Subcosmopolitan	Unknown	
<i>Acanthocolous madagascariensis</i> (Steph.) Kruijt	Lejeuneaceae	H	1	1			50-85X20-35	85	1	1				1	1							(Kruijt, 1988; Wigginton, 2004a, 2004b)	
<i>Acrolejeunea emergens</i> var. <i>emergens</i> (Mitt.) Steph.	Lejeuneaceae	H	1	1	1	1	45-60	60	13	1	1	1	10	1	1								(Gradstein, 1975; Gradstein <i>et al.</i> , 1983; Wigginton, 2004a)
<i>Acrolejeunea pycnoclada</i> (Taylor) Schiffn.	Lejeuneaceae	H	1	1			50-60	60	34	1	1	1	32				1						(Gradstein, 1975; Püpo, 1994; Wigginton, 2004a; Aryanti & Gradstein, 2007)
<i>Acroporium megasporum</i> (Duby) M.Fleisch.	Sematophyllaceae	M	1	1			18-24	24	39				11	28		1							(Fleischer, 1977; O'Shea, 2006)
<i>Acroporium pungens</i> (Hedw.) Broth	Sematophyllaceae	M	1	1			18-26	26	5				1	4					1				(Buck, 1993; Frahm, 1994; Sharp <i>et al.</i> , 1994; O'Shea, 2006)
<i>Aerobryidium subpiligerum</i> var. <i>majus</i> (Renauld & Cardot) Wijk & Margad.	Meteoriaceae	M					NA	NA	1					1							1		(O'Shea 2006)
<i>Aerobryopsis capensis</i> (Müll. Hal.) M.Fleisch.	Meteoriaceae	M	1	1			10-12	12	1					1									(O'Shea 2006)
<i>Anastrophyllum piligerum</i> (Reinw., Blume & Nees) Steph.	Lophoziaceae	H	1	1			12-17	17	1				1						1				(Schuster, 1969; Vána, 1993; Gradstein <i>et al.</i> , 2001; Wigginton, 2004a)
<i>Bazzania decrescens</i> (Lehm. & Lindenb.) Trevis.	Lepidoziaceae	H	1	1	1		15-20	20	19				10	9	1								(Frey <i>et al.</i> , 1995; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Bazzania decrescens</i> ssp. <i>molleri</i> Steph.	Lepidoziaceae	H	1	1	1		(12)13-16(18)	18	45				12	33	1								(Schuster, 1969; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Bazzania nitida</i> (F. Weber) Grolle	Lepidoziaceae	H	1	1	1		(12)13-16(18)	18	5				5						1				(Schuster, 1969; Pócs, 1994; Tixier, 1995; Wigginton, 2004a, 2004b)

to be continued

<i>Cololejeunea duvignaudii</i> var. <i>papillata</i> Tixier	Lejeuneaceae	H	1		14	14	1	1	1	1	1								(Gradstein <i>et al.</i> , 2001; Weis, 2001; Wigginton, 2004a)
<i>Cololejeunea haskarihana</i> (Lehm. & Lindenb.) Schiffn.	Lejeuneaceae	H	1	1	14	14	4			4	1								(Piipo, 1994; Tixier, 1995; Weis, 2001; Asthana & Srivastava, 2003; Wigginton, 2004a; Aryanti & Gradstein, 2007)
<i>Cololejeunea hildebrandii</i> (Austin) Steph.	Lejeuneaceae	H			14	14	1	1		0	1								(Pócs, 1993; Weis, 2001; Wigginton, 2004a)
<i>Cololejeunea marginata</i> (Lehm. et Lindenb.) Schiffn.	Lejeuneaceae	H	1	1	14	14	5			5	1								(Tixier, 1985; Weis, 2001; Wigginton, 2004a)
<i>Cololejeunea minutissima</i> (Sm.) Schiffn.	Lejeuneaceae	H	1	1	41-63X20-33	63	1			1	0								(Schuster, 1956; Tixier, 1995; Asthana & Srivastava, 2003; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Cololejeunea obliqua</i> (Nees & Mont.) Schiffn.	Lejeuneaceae	H	1	1	14	14	32			32	1								(Tixier, 1985; Weis, 2001; Wigginton, 2004a; Aryanti & Gradstein, 2007)
<i>Cololejeunea peponiformis</i> Mizut.	Lejeuneaceae	H		1	14	14	8				8								(Tixier, 1985; Weis, 2001; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Colura cf. duseunii</i> (Steph.) Steph.	Lejeuneaceae	H			40-50	50	3				3	1							(Weis, 2001; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Colura digitalis</i> (Mitt.) Steph.	Lejeuneaceae	H	1		40-50	50	2				2	1							(Tixier, 1995; Weis, 2001; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Colura heimii</i> Jov.-Ast	Lejeuneaceae	H			40-50	50	2				2	1	1						(Weis, 2001)
<i>Colura obesa</i> Ast	Lejeuneaceae	H			40-50	50	1				1	1	1						(Weis, 2001; Wigginton, 2004a)
<i>Colura</i> sp. KIPA11C12R3	Lejeuneaceae	H			40-50	50	1				1								(Weis, 2001)
<i>Colura</i> sp. Section Macrorrhampus					NA	NA	7				7								1
<i>Colura tenuicornis</i> (A.Evans) Steph.	Lejeuneaceae	H	1		40-50	50	8			3	4	1							(Piipo, 1994; Tixier, 1995; Weis, 2001; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Conoscyphus trapezioides</i> (Sandelac.) Schiffn.	Geocalyceae	H	1	1	NA	NA	2				1	1							(Pócs, 1976; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Cylindrocolea gitinsii</i> (E.W.Jones) R.M.Schuster	Cephaloziellaceae	H	1	1	NA	NA	13				8	1	4	1					(Vácha, 1993; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Dendroceros africanus</i> Steph.	Dendrocerotaceae	H			60(-70)	70	1				1	0	1						(Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Dendroceros borbonicus</i> Steph.	Dendrocerotaceae	H			60(-70)	70	2				1	1	1						(Wigginton, 2004a, 2004b)

to be continued

<i>Lejeunea papilionacea</i> Steph.	Lejeuneaceae	H	1		20-100	100	6				2	4	1				(Weis, 2001; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Lejeunea ramosissima</i> Steph.	Lejeuneaceae	H	1		20-100	100	1	1				0	1				(Weis, 2001; Wigginton, 2001, 2004a, 2004b)
<i>Lejeunea rodriguezii</i> (Steph.) Steph.	Lejeuneaceae	H			20-100	100	1					1	1				(Weis, 2001; Wigginton, 2001, 2004a)
<i>Lejeunea tabularis</i> (Spreng.) Gottsche et al.	Lejeuneaceae	H	1	1	20-100	100	11	5				6		1			(Pócs, 1993; Frey et al., 1995; Tixier, 1995; Weis, 2001; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Leptolejeunea maculata</i> (Mitt.) Schiffn.	Lejeuneaceae	H	1			27	4					4		1			(Weis, 2001; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Leptoscyphus infuscatus</i> (Mitt.) E.W.Jones	Geocalycaceae	H	1		NA	NA	2					2	1				(Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Lethocolea congesta</i> (Lehm.) S.W.Arnell	Acrobolbaceae	H			NA	NA	1					1	1				(Wigginton, 2004a)
<i>Leucoloma bifidum</i> (Brid.) Brid.	Dicranaceae	M	1	1	18-24	24	2					2	1		1		(La Farge, 2002; O'shea, 2006)
<i>Leucoloma cupillifolium</i> Renaud	Dicranaceae	M			18-31	31	22					22		1			(Magill, 1981; La Farge, 2002; O'shea, 2006)
<i>Leucoloma cf. boivinianum</i> var. <i>boivinianum</i> Besch.	Dicranaceae	M			18-31	31	1					1		1			(Magill, 1981; La Farge, 2002; O'shea, 2006)
<i>Leucoloma cf. delicatum</i> Renaud	Dicranaceae	M			18-31	31	2					2		1			(Magill, 1981; La Farge, 2002; O'shea, 2006)
<i>Leucoloma fuscifolium</i> Besch.	Dicranaceae	M			18-31	31	2					2		1			(Magill, 1981; La Farge, 2002)
<i>Leucoloma longifolium</i> (Brid.) Wijk. & Markad.. <i>CIAR2</i>	Dicranaceae	M			18-31	31	3					3		1			(Magill, 1981; La Farge, 2002; O'shea, 2006)
<i>Leucoloma rutenbergii</i> var. <i>elatum</i> Renaud	Dicranaceae	M			18-31	31	4					4		1			(Magill, 1981; La Farge, 2002; O'shea, 2006)
<i>Leucoloma seychellense</i> Besch.	Dicranaceae	M	1		18-31	31	7					7		1			(Magill, 1981; La Farge, 2002; O'shea, 2006)
<i>Leucomium strumosum</i> (Hornsch.) Mitt.	Leucomiaceae	M	1		11-18	18	21				1	20			1		(Magill, 1981; Frahm, 1994; Tixier, 1995; Buck, 1998; La Farge, 2002; O'shea, 2006)
<i>Leucophanes angustifolium</i> Renaud & Cardot	Calymperaceae	M	1	1	15-20	20	15					15			1		(Salazar Allen, 1993; Frey et al., 1995; O'shea, 2006)
<i>Leucophanes hildebrandtii</i> Müll. Hal.	Calymperaceae	M	1	1	12,5-15-17,5 (17,5)	17,5	7					7		1			(Salazar Allen, 1993; O'shea, 2006)

to-be-continued

<i>Microlejeunea africana</i> Steph.	Lejeuneaceae	H		1	NA	NA	33		6	16	11	1					(Pócs, 1993; Tixier, 1995; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Mittenothamnium bescherellei</i> (Renauld & Cardot) Cardot	Hypnaceae	M			NA	NA	3					3	1	1			(Buck, 1998)
<i>Mittenothamnium madagassum</i> (Besch.) Cardot	Hypnaceae	M			NA	NA	20					8	12	1			(Buck, 1998; O'shea, 2006)
<i>Papillidiopsis complanata</i> (Dixon) W.R. Buck & B.C. Tan	Sematophyllaceae	M	1		12-19	19	12					7	5	1			(O'shea, 1998; O'shea, 2006)
<i>Papillidiopsis mahensis</i> (Besch.) O'Shea	Sematophyllaceae	M	1		17	17	1					1	1	1			(O'shea, 1998; O'shea, 2006)
<i>Philonotis bescherellei</i> Thér.	Bartramiaceae	M				?	1					1	1	1			(O'shea, 2006)
<i>Philonotis hastata</i> (Duby) Wijk. & Margad.	Bartramiaceae	M	1		17-25	25	1	1				1	0		1		(Oelyra, 1993; Sharp <i>et al.</i> , 1994; Allen, 2002; O'shea, 2006)
<i>Phylodon truncatulus</i> (Müll. Hal.) W.R. Buck	Hypnaceae	M	1		13-17	17	1					1	1	1			(Buck, 1998; O'shea, 1999; Grads-tein <i>et al.</i> , 2001; O'shea, 2006)
<i>Plagiochila boivinii</i> Steph.	Plagiochilaceae	H	1		15-28	28	6					6	1	1			(Frey <i>et al.</i> , 1995; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Plagiochila integerrima</i> Steph.	Plagiochilaceae	H	1		12-20X15-70	70	1					1	1	1			(Pócs, 1993; Tixier, 1995; Heinrichs, 2002; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Plagiochila pectinata</i> Willd. ex Lindenb.	Plagiochilaceae	H	1		12-20X15-70	70	24					24	1				(Pócs, 1993; Heinrichs, 2002; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Plagiochila repanda</i> (Schwägr.) Lindenb.	Plagiochilaceae	H	1		12-20X15-70	70	31					31	1				(Heinrichs, 2002; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Polytrichum commune</i> var. <i>commune</i> Hedw.	Polytrichaceae	M	1		5-8	8	22	17	1	4							(Sharp <i>et al.</i> , 1994; Chuah-Petiot, 1997; Gradstein <i>et al.</i> , 2001; O'shea, 2006)
<i>Porotrichum elongatum</i> (Welw. & DuBy) A. Gepp	Neckeraceae	M	1		11-23	23	1					1	1				(Buck, 1998; Gradstein <i>et al.</i> , 2001; O'shea, 2006)
<i>Prionolejeunea grata</i> (Gottsche) Schiffn.	Lejeuneaceae	H	1		30-20	30	##					2	31	##	1		(Pócs, 1993; Tixier, 1995; Weis, 2001; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Pyrrhobryum spiniforme</i> (Hedw.) Mitt.	Rhizogoniaceae	M	1		20-25	25	19								1		(Frahm, 1994; Schiavone, 1997; McGill & Van Rooy, 1998; Allen, 2002; O'shea, 2006)

to be continued

<i>Radula appressa</i> Mitt.	Radulaceae	H	1	1	15-55	55	6											(Yamada, 1993; Frey <i>et al.</i> , 1995; Chuah-Petiot, 1997; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Radula comorensis</i> Steph.	Radulaceae	H	1		15-55	55	4											(Yamada, 1993; Frey <i>et al.</i> , 1995; Wigginton, 2004a)
<i>Radula evelynae</i> Yamada	Radulaceae	H			15-55	55	31											(Wigginton, 2004a)
<i>Radula flaccida</i> Lindenb. et Gottsche	Radulaceae	H	1	1	15-18	18	10											(Gradstein <i>et al.</i> , 1983; Yamada, 1993; Frey <i>et al.</i> , 1995; Tixier, 1995; Wigginton, 2004a)
<i>Radula madagascariensis</i> Gottsche	Radulaceae	H			15-55	55	2											(Wigginton, 2004a)
<i>Radula stenocalyx</i> Mont.	Radulaceae	H	1	1	15-55	55	12											(Gradstein <i>et al.</i> , 1983; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Radula tabularis</i> Steph.	Radulaceae	H			15-55	55	1											(Pócs, 1976; Wigginton, 2004a)
<i>Radulina borbonica</i> (Bél.) W.R. Buck	Sematophyllaceae	M			NA	NA	22											(Pócs, 1976; Buck, 1993; O'shea, 2006)
<i>Rhaphidorrhynchium cf. rubricaulis</i> (Besch.) Broth.	Sematophyllaceae	M			NA	NA	3											(O'shea, 2006)
<i>Rhaphidostichum gracile</i> Dixon	Sematophyllaceae	M	1		17-18	18	3											(O'shea, 1998; O'shea, 2006)
<i>Riccardia amazonica</i> (Spruce) Schiffn. ex Gradst.	Aneuraceae	H	1	1	12	12	15											(Gradstein <i>et al.</i> , 2001; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Riccardia cf. erosa</i> (Steph.) E.W. Jones	Aneuraceae	H	1		25-23	25	1											(Boros & Járαι-Komlódi, 1975; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Riccardia limbata</i> (Steph.) E.W. Jones	Aneuraceae	H	1	1	25-23	25	11											(Boros & Járαι-Komlódi, 1975; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Riccardia longispica</i> (Steph.) Pearson	Aneuraceae	H	1		25-23	25	36											(Boros & Járαι-Komlódi, 1975; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Riccardia nudiflora</i> (Steph.) Grolle	Aneuraceae	H			25-23	25	10											(Boros & Járαι-Komlódi, 1975; Wigginton, 2004a)
<i>Riccardia ramosissima</i> (Steph.) Grolle	Aneuraceae	H			25-23	25	1											(Boros & Járαι-Komlódi, 1975; Wigginton, 2004a)
<i>Schiffneriolejeunea cf. fragilis</i> Gradst. et E.W. Jones	Lejeuneaceae	H	1	1	28-50	50	1											(Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Schiffneriolejeunea ferruginea</i> (Steph.) Gradstein	Lejeuneaceae	H			NA	NA	1											(Wigginton, 2004a)

to be continued

<i>Schiffneriolejeunea pappeana</i> (Nees) Gradst.	Lejeuneaceae	H		1		28-50	50	28			2	23	3	1					(Van Slageren & Berendsen, 1985; Pócs, 1993; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Schiffneriolejeunea parviloba</i> (Steph.) Gradst.	Lejeuneaceae	H				28-50	50	1				1	0		1	1			(Van Slageren & Berendsen, 1985; Wigginton, 2004a)
<i>Sematophyllum schimperi</i> (Besch.) Broth.	Sematophyllaceae	M					?	1				1	0	1					
<i>Stictolejeunea balfourii</i> (Mitt.) E.W.Jones	Lejeuneaceae	H		1		40X15-25	40	1					1						(Gueissler & Gradstein, 1981; Pipo, 1994; Gradstein <i>et al.</i> , 2001; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Syrrophodon apertifolius</i> Besch.	Calymperaceae	M				NA	NA	2				2	0	1					
<i>Syrrophodon gardneri</i> (Hook.) Schwägr.	Calymperaceae	M		1		17-19	19	1					1						(Orbán, 1993; Reese, 1993; Allen, 1994; Frey <i>et al.</i> , 1995; O'shea, 2006)
<i>Syrrophodon gaudichaudii</i> Mont.	Calymperaceae	M				16	16	3							3	1			(Reese, 1987; Orbán, 1993; Reese, 1993; Frey <i>et al.</i> , 1995)
<i>Syrrophodon mahensis</i> var. <i>mahensis</i> Besch.	Calymperaceae	M				NA	NA	1					1						(Reese, 1987)
<i>Syrrophodon pottioides</i> S. Orbán	Calymperaceae	M				NA	NA	1					1			1			(O'shea, 2006)
<i>Syrrophodon prolifer</i> var. <i>hispidocostatus</i> (Renauld & Cardot in Renauld) Orbán & W.D.Reese	Calymperaceae	M	1			9.12	12	33				28	5	1					(Miles & Longton, 1990; Allen, 1994; O'shea, 2006)
<i>Taxilejeunea pulchriflora</i> Pearson	Lejeuneaceae	H		1		23-29X13-21	29	31				11	13	7	1				(Pócs, 1993; Tixier, 1995; Weis, 2001; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Taxilejeunea conformis</i> (Mont.) et Nees) Steph.	Lejeuneaceae	H		1		23-29X13-21	29	8							8	1			(Pócs, 1993; Tixier, 1995; Chuah-Petiot, 1997; Weis, 2001; Wigginton, 2004a, 2004b)
<i>Telaranea diacantha</i> (Mont.) Engel et Merr.	Lepidoziaceae	H	1	1		NA	NA	83				29	54						1
<i>Trichosteleum debettei</i> (Besch.) K.indb.	Sematophyllaceae	M		1		NA	NA	19				10	9			1			(Buck, 1998; O'shea, 2006)

Annexe 3 : List of the 85 species occurring more than 4 times along the chronosequence and data used for the MCA analysis

Species	Bryophyte group	Vegetative reproduction	Breeding system	Mean spore size (µm)	Life form	Distribution	Lava flow date
<i>Acrolejeunea emergens</i> var. <i>emergens</i> (Mitt.) Steph.	H	yes	both	51-75	mat	Disjunct Am/Af	1998-1700
<i>Acroporium megasporum</i> (Duby) M.Fleisch.	M	no	monoicous	0-25	fan	Disjunct Am/Af	1899-1700
<i>Acroporium pungens</i> (Hedw.) Broth	M	no	monoicous	26-50	fan	Pantropical	1899-1700
<i>Acrolejeunea pycnoclada</i> (Taylor) Schiffn.	H	no	monoicous	51-75	mat	Paleotropical	1998-1899
<i>Campylopus aureonitens</i> (Müll.Hal.) A. Jaeger	M	yes	dioicous	0-25	erect	African	2002-1986
<i>Cheilolejeunea usambarana</i> (Steph.) Grolle	H	no	monoicous	51-75	mat	African	1998-1700
<i>Bazzania nitida</i> (F.Weber) Grolle	H	yes	dioicous	0-25	welt	Pantropical	1700
<i>Bryum billardierei</i> var. <i>billardierei</i> Schwägr.	M	no	dioicous	0-25	erect	Subcosmopolitan	1998-1986
<i>Frullania apicalis</i> Mitt.	H	yes	dioicous	26-50	mat	African	1986-1899
<i>Cheilolejeunea krakammae</i> (Lindenb.) R.M.Schust.	H	no	dioicous	51-75	mat	African	1986-1700
<i>Calymperes hispidum</i> Renaud & Cardot	M	no	dioicous	0-25	short turf	End.Afr.3	1899-1700
<i>Cylindrocolea gittinsii</i> (E.W.Jones) R.M.Schuster	H	yes	monoicous	NA	mat	African	1986-1700
<i>Drepanolejeunea physaefolia</i> (Gottsche) Steph.	H	no	dioicous	26-50	mat	African	1986-1700
<i>Cephalozella kiaeri</i> (Austin) Douin	H	no	monoicous	NA	mat	Paleotropical	1986-1700
<i>Frullania capensis</i> Gottsche	H	no	monoicous	26-50	mat	African	1986-1700
<i>Microlejeunea africana</i> Steph.	H	no	dioicous	NA	mat	African	1986-1700
<i>Prionolejeunea grata</i> (Gottsche) Schiffn.	H	no	monoicous	26-50	mat	African	1986-1700
<i>Chiloscyphus martianus</i> (Nees) J.J.Engel et R.M.Schust.	H	no	monoicous	0-25	mat	Disjunct Am/Af	1700
<i>Riccardia amazonica</i> (Spruce) Schiffn ex Gradst.	H	yes	monoicous	0-25	mat	African	1986-1700
<i>Cheilolejeunea trifaria</i> (Reinw., Blume et Nees) Mizut.	H	no	monoicous	51-75	mat	Pantropical	1986-1700
<i>Riccardia limbata</i> (Steph.) E.W.Jones	H	yes	dioicous	0-25	mat	African	1986-1700
<i>Cololejeunea marginata</i> (Lehm. et Lindenb.) Schiffn.	H	yes	dioicous	0-25	mat	End.Afr.3	1700
Colura sp. Section Macrothampus	H	NA	NA	26-50	erect	NA	1899

to be continued

<i>Cololejeunea obliqua</i> (Nees & Mont.) Schiffn.	H	no	monoicous	0-25	mat	Pantropical	1700
<i>Cololejeunea peponiformis</i> Mizut.	H	no	dioicous	0-25	mat	Paleotropical	1700
<i>Colura tenuicornis</i> (A. Evans) Steph.	H	no	monoicous	26-50	erect	Pantropical	1986-1700
<i>Schiffneriolejeunea pappeana</i> (Nees) Gradst.	H	no	dioicous	26-50	mat	African	1986-1700
<i>Diplasiolejeunea cavifolia</i> Steph.	H	no	monoicous	51-75	mat	Pantropical	1700
<i>Taxilejeunea pulchriiflora</i> Pearson	H	no	monoicous	26-50	mat	African	1986-1700
<i>Bazzania decrescens</i> (Lehm. & Lindenb.) Trevis.	H	yes	dioicous	0-25	welt	African	1899-1700
<i>Bazzania decrescens</i> ssp. <i>molleri</i> Steph.	H	yes	dioicous	0-25	welt	African	1899-1700
<i>Ceratolejeunea calabariensis</i> Steph.	H	no	monoicous	51-75	mat	African	1899-1700
<i>Ectropothecium valentinii</i> Besch.	M	no	NA	NA	fan	End.Afr.3	1700
<i>Fissidens brevifrons</i> Mitt.	M	no	dioicous	0-25	short turf	End.Afr.3	1700
<i>Ceratolejeunea zenkeri</i> Steph.	H	no	monoicous	51-75	mat	African	1899-1700
<i>Fruillania apiculata</i> (Reinw., Blume & Nees) Nees	H	NA	NA	26-50	mat	Pantropical	1899-1700
<i>Ectropothecium regulare</i> (Brid.) A. Jaeger	M	no	NA	NA	fan	African	1899-1700
<i>Fruillania usambarana</i> Schiffn. Ex. Steph.	H	NA	NA	NA	mat	African	1899-1700
<i>Lejeunea confusa</i> E.W. Jones	H	no	dioicous	76-100	mat	African	1899-1700
<i>Lejeunea papilionacea</i> Steph.	H	no	monoicous	76-100	mat	African	1899-1700
<i>Leucophanes angustifolium</i> Renauld & Cardot	M	yes	dioicous	0-25	cushion	Paleotropical	1700
<i>Lejeunea caespitosa</i> Lindenb.	H	no	both	76-100	mat	Pantropical	1986-1700
<i>Leucoloma capillifolium</i> Renauld	M	no	NA	26-50	short turf	End.Afr.3	1700
<i>Lopholejeunea subfusca</i> (Nees) Schiffn.	H	no	monoicous	26-50	mat	African	1899-1700
<i>Macromitrium mauritianum</i> Schwägr.	M	no	NA	26-50	fan	African	1899-1700
<i>Lejeunea flava</i> (Sw.) Nees subsp. <i>flava</i> Schuster	H	no	monoicous	0-25	mat	Pantropical	1986-1700
<i>Riccardia longispica</i> (Steph.) Pearson	H	no	dioicous	0-25	mat	African	1899-1700
<i>Syrhobodon prolifer</i> var. <i>hispidocostatus</i> (Renauld & Cardot in Renauld) Orbán & W.D.Reese	M	yes	NA	0-25	short turf	African	1899-1700
<i>Telaranea diacantha</i> (Mont.) Engel et Merr.	H	yes	monoicous	NA	mat	African	1899-1700

to be continued

<i>Leucoloma seychellense</i> Besch.	M	yes	NA	26-50	short turf	End.Afr.3	1700
<i>Leucomium strumosum</i> (Hornsch.) Mitt.	M	no	monoicous	0-25	fan	Pantropical	1899-1700
<i>Lejeunea tabularis</i> (Spreng.) Gottsche <i>et al.</i>	H	no	both	76-100	mat	Pantropical	1986-1700
<i>Lopholejeunea eulopha</i> (Taylor) Schiffn.	H	no	dioicous	26-50	mat	Pantropical	1899-1700
<i>Lopholejeunea minima</i> Vanden Berghen	H	no	monoicous	26-50	mat	End.Afr.3	1899-1700
<i>Lopholejeunea nigricans</i> (Lindenb.) Schiffn.	H	no	monoicous	51-75	mat	Pantropical	1700
<i>Drepanolejeunea cambouena</i> Steph.	H	NA	NA	26-50	mat	African	1899
<i>Frullania grossiclava</i> Steph.	H	no	dioicous	26-50	mat	African	1899
<i>Mastigophora dicladus</i> (Brid. ex F.Weber) Nees	H	no	dioicous	0-25	erect	Paleotropical	1899-1700
<i>Callicostella fissidentella</i> (Besch.) Kindb.	M	no	NA	0-25	fan	African	1700
<i>Metzgeria furcata</i> (L.) Dumort.	H	yes	dioicous	0-25	mat	Subcosmopolitan	1700
<i>Metzgeria madagassa</i> Steph.	H	yes	dioicous	26-50	mat	Paleotropical	1700
<i>Ceratolejeunea diversicornua</i> Steph.	H	no	monoicous	51-75	mat	African	1700
<i>Mittenothamnium madagassum</i> (Besch.) Cardot	M	no	NA	NA	fan	End.Afr.3	1899-1700
<i>Papillidiopsis complanata</i> (Dixon) W.R.Buck & B.C.Tan	M	no	monoicous	0-25	fan	Paleotropical	1899-1700
<i>Plagiochila boivinii</i> Steph.	H	no	dioicous	26-50	fan	End.Afr.3	1700
<i>Ceratolejeunea stictophylla</i> Herzog ex. Vanden Berghen	H	no	monoicous	51-75	mat	African	1700
<i>Cheilolejeunea surrepens</i> (Mitt.) E.W.Jones	H	no	monoicous	51-75	mat	African	1700
<i>Polytrichum commune</i> var. <i>commune</i> Hedw.	M	no	dioicous	0-25	erect	Subcosmopolitan	2002-1986
<i>Drepanolejeunea madagascariensis</i> (Steph.) Grolle	H	NA	NA	26-50	erect	African	1700
<i>Pyrrhobryum spiniforme</i> (Hedw.) Mitt.	M	no	monoicous	0-25	weft	Pantropical	1700
<i>Heteroscyphus dubius</i> (Gottsche) Schiffn.	H	no	dioicous	NA	mat	African	1700
<i>Radulina borbonica</i> (Bél.) W.R.Buck	M	no	NA	NA	fan	Paleotropical	1899-1700
<i>Lejeunea camerunensis</i> (Steph.) E.W.Jones	H	no	dioicous	76-100	mat	African	1700
<i>Leucophanes hildebrandtii</i> Müll.Hal.	M	yes	dioicous	0-25	cushion	African	1700

to be continued

322	<i>Radula stenocalyx</i> Mont.	H	yes	both	51-75	mat	Disjunct Am/Af	1700
	<i>Leucophanes rodriguezii</i> Müll.Hal.	M	no	dioicous	0-25	cushion	African	1700
	<i>Lopholejeunea obtusilacera</i> Herzog	H	no	monoicous	26-50	mat	African	1700
	<i>Plagiochila pectinata</i> Willd. ex Lindenb.	H	no	dioicous	51-75	fan	African	1700
	<i>Riccardia nudiflora</i> (Steph.) Grolle	H	no	NA	0-25	mat	End.Afr.3	1899-1700
	<i>Plagiochila repanda</i> (Schwägr.) Lindenb.	H	no	dioicous	51-75	fan	African	1700
	<i>Radula appressa</i> Mitt.	H	no	dioicous	51-75	mat	African	1700
	<i>Radula evelynae</i> Yamada	H	no	NA	51-75	mat	African	1700
	<i>Radula flaccida</i> Lindeb.et Gottsche	H	yes	dioicous	0-25	mat	African	1700
	<i>Taxilejeunea conformis</i> (Mont. et Nees) Steph.	H	no	monoicous	26-50	mat	African	1700
	<i>Trichosteleum debettei</i> (Besch.) Kindb.	M	no	monoicous	NA	fan	End.Afr.3	1899-1700

CHAPITRE VII

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE

1. Biodiversité à l'échelle locale (alpha-diversité)

Ce premier travail de thèse sur les plantes terrestres non vasculaires de La Réunion visait à mesurer et à expliquer la diversité des communautés de bryophytes à différentes échelles de perception. Les résultats ont confirmé que les bryophytes constituent un compartiment majeur de la biodiversité à La Réunion ; leur diversité et leur distribution ont été plus particulièrement analysées dans les écosystèmes forestiers, à différents stades de la succession sur les pentes du Piton de la Fournaise.

En effet, concernant la diversité biologique à l'échelle de l'île, nous pouvons dénombrer à l'heure actuelle **753 espèces** (449 mousses, 302 hépatiques et 3 anthocérotes) présentant un taux de **10.8 % d'endémicité** (Chapitre II).

Cette première synthèse sur la diversité et la distribution des espèces sur l'île a été possible par l'inventaire minutieux des échantillons d'herbier, par la comparaison des références bibliographiques et plus récemment par le développement d'un Système d'Information Géographique S.I.G. BRYO à partir de ces données dans le cadre d'une collaboration avec le Conservatoire Botanique National de Mascarin.

Cette étude en trois ans a mis en évidence la présence d'environ **100 taxons nouveaux** pour l'île et **une espèce nouvelle pour la Science** ce qui souligne le besoin d'échantillonnage d'un tel groupe biologique.

Néanmoins de nombreux secteurs de La Réunion manquent totalement de données (Chapitre II.5), et la connaissance de la distribution spatiale des espèces demeure parcellaire et qu'un effort de prospection et d'échantillonnage sur l'île est à poursuivre non seulement dans les secteurs reconnus comme de haut intérêt biologique mais aussi dans les zones dites marginales ou délaissées du fait de leur apparente moindre qualité. Il est fort probable que les chiffres de diversité bryologique soient dans un avenir proche, de nouveau revus à la hausse compte tenu de l'absence de prospection dans de nombreuses zones dont certaines sont difficiles d'accès.

L'île de La Réunion constitue un lieu particulièrement original au plan biogéographique, île volcanique océanique, elle n'a jamais été connectée aux continents, elle se situe à un carrefour, à proximité de l'Afrique, mais recevant les vents de la région orientale, l'Asie et l'Australie. Durant cette étude, nous nous sommes intéressés au patron phytogéographique des espèces de bryophytes recensées sur les coulées de laves (< 304 ans).

A l'échelle des coulées de lave de basse altitude localisées dans le Sud-est de l'île au Grand Brûlé, la flore représente environ 20 % de la diversité totale connue pour l'île. En comparant l'origine biogéographique des mousses et des hépatiques de ces coulées de lave, nous avons montré que la distribution géographique des espèces était fortement corrélée entre les *Musci* et *Hepaticae* qui s'explique par des voies de migration communes (Chapitre VI.1), que sont les vents pour ces végétaux aux diaspores légères (spores et propagules).

La bryoflore de ces coulées de laves montre principalement une **origine africaine** (66.5 % des espèces), incluant 21.6 % d'espèces endémiques de l'Afr.3, suivi par des espèces à large distribution, des espèces **pantropicales, paléotropicales, subcosmopolites et disjonctes entre l'Amérique et l'Afrique** (Chapitre VI.2).

Nous avons montré qu'en plus de leur potentiel de dispersion sur des moyennes et grandes distances, les traits biologiques de ces espèces influencent leur établissement sur les coulées. Nous avons mis en évidence à partir d'une analyse en correspondances multiples un **patron de colo-**

nisation des bryophytes en fonction de leurs traits de vie et de leur distribution phytogéographique. Ainsi, les espèces dioïques, principalement des muscinées acrocarpes érigées¹ avec un diamètre de spore < 25 µm arrivent les premières, elles sont africaines ou subcosmopolites, les espèces à spores plus larges (26 - 100 µm) arrivent dans les stades où la végétation est déjà installée (1986 - 1700) et les conditions sont plus favorables (humidité, ombrage, augmentation du nombre de microhabitats disponibles).

Ainsi environ 300 années auront été nécessaires pour l'assemblage d'une bryoflore riche en espèces à basse altitude sur une île récente de 3 Ma et régulièrement soumise à des perturbations volcaniques et cycloniques.

2. Gradient spatio-temporel et altitudinal sur les coulées de lave

L'utilisation du site naturel expérimental que sont les coulées de lave du Piton de la Fournaise a permis de mettre en évidence une forte diversité en bryophytes (**176** espèces pour la chronoséquence de coulées de laves de basse altitude, **70** espèces pour le gradient altitudinal sur la coulée 1986) ; cette diversité est principalement expliquée par les hépatiques, plus particulièrement la famille des Lejeuneaceae.

Il était admis dans la littérature que les cryptogames (algue, lichens, bryophytes) étaient les premiers organismes à coloniser les substrats vierges sur les coulées de lave, mais aucune étude ne précisait pour ces petits organismes la dynamique de succession des espèces. Dans le cadre de la **chronoséquence** de six coulées de laves de basse altitude (2004, 2002, 1998, 1986, 1899 et 1700), nous avons montré que la richesse spécifique des bryophytes était la **plus importante comparée aux autres plantes terrestres** et constitue par conséquent un compartiment majeur de ce système de coulées de lave (Chapitre IV.1). Les résultats de ces études ont montré un caractère déterministe dans les premiers stades de succession fortement liés aux stratégies de vie des espèces principalement représentées par : *Campylopus aureonitens*, *Polytrichum commune* et *Bryum billardieiri*.

¹ bryophytes peu ramifiées, espèces pionnières sur le sol ou rochers dans des environnements ouverts

Un des objectifs de cette étude consistait à décrire les communautés bryophytiques des coulées de lave, à analyser leurs distributions spatiales dans des microhabitats au sein de trois compartiments écologiques (minéral, organique et végétal) le long d'une chronoséquence (Chapitre IV.2 et IV.3). De cette étude, nous avons mis en évidence que :

- la diversité et la distribution des bryophytes étaient fortement liées à la présence et la disponibilité de ces microhabitats
- il existe un *turn over* de ces microhabitats et de leur bryoflore associée accumulant le plus de richesse spécifique en bryophytes chronologiquement avec l'ancienneté des coulées. Dans les stades jeunes, on a observé une dominance des microhabitats minéraux en terme de richesse spécifique, dans le stade intermédiaire, une dominance des microhabitats organiques et végétaux puis en stade forestier les microhabitats végétaux accueillait la plus grande richesse spécifique en bryophytes
- cette bryoflore pouvait être caractérisée en **vingt six groupements de bryophytes** le long de cette chronoséquence en fonction des différents microhabitats (Chapitre IV.3).

L'étude de l'effet de l'altitude a été testée sur un substrat homogène (âge, composition chimique, type de lave) entre 250 et 850 m sur la coulée hors enclos de 1986 (Chapitre V); cette coulée est issue d'une fissure à 900 m et s'est arrêtée à 200 m de l'océan. Une richesse élevée en bryophytes a été identifiée pour cette coulée de lave de 19 ans : 70 espèces dont 9 espèces étaient nouvelles pour l'île. Cette richesse spécifique augmente avec l'altitude ; elle est également contrôlée par les microhabitats (sur le basalte et à la base de rachis de 2 fougères). Entre *Nephrolepis abrupta* et *Blechnum tabulare*, la diversité et l'abondance des espèces étaient significativement différentes. Nous avons mis en évidence que les communautés aux extrémités du gradient possèdent des espèces aux gammes altitudinales étroites (Annexe E).

Il apparaît aussi que les espèces d'altitude basse et intermédiaire (250 - 650 m, source) enrichissent les communautés de haute altitude (850 m, puit), selon le modèle proposé par Rapoport (Stevens 1992). Le fait que les espèces sources occupent une grande partie du gradient indique que les espèces à haute altitude sont composées à la fois d'espèces généralistes et spécialistes (Descamps-Julien *et al.* en prep).

L'étude de succession des bryophytes a montré également que le plateau de saturation en espèces attendu n'était pas atteint dans les stades de « kipukas ». Afin d'estimer ce plateau nous avons établis des relevés dans la Réserve naturelle de Mare Longue, à l'extérieur de l'Enclos Fouqué, qui représente une forêt plus mature sur des laves de ~ 500 ans ; les échantillons ont été récoltés selon le même protocole mais ne sont pas encore identifiés.

L'analyse préliminaire de ces données suggère que les kipukas constituent des phases transitoires où l'accumulation d'espèces est plus importante qu'en forêt complexe, plus âgée. Sur la Figure 27 (Chap III.2.1.), on observe en effet que le nombre d'échantillons et par conséquent la présence de microhabitats récoltés était moins élevée à Mare-Longue que dans les kipukas. D'autre part, les études de l'arthropofaune, menées par Dr. F. Blard sur les fourmis ont été réalisées sur nos mêmes placettes d'étude le long de la chronoséquence ; il serait intéressant de comparer à l'avenir, les patrons de diversité pour ces organismes dépendants des microhabitats disponibles ; il a déjà été observé que les fourmis utilisent les groupements corticoles de bryophytes comme abri/nid sur ces coulées.

De même, l'étude du gradient altitudinal limité entre 250 et 850 m a mis en évidence une augmentation de la diversité avec l'altitude. Il est probable qu'en raison du milieu physique (conditions de haute montagne, variations de température, luminosité et humidité) à La Réunion nous ayons pour les bryophytes une relation unimodale avec un pic de richesse spécifique à une altitude intermédiaire communément reporté pour d'autres organismes dans d'autres zones géographiques (Rahbek 1995). Afin de découvrir le patron de distribution des espèces avec l'altitude, une étude est prévue en mars 2008 sur l'ensemble du gradient altitudinal jusqu'au sommet du Piton des Neiges, avec Pr. M. Kessler (Université de Göttingen) ; nous avons prévu d'analyser la diversité des bryophytes et des ptéridophytes le long de ce gradient altitudinal complet afin de mieux comprendre la diversité des espèces en fonction de l'altitude sur une île océanique.

Par ailleurs un des désagréments majeurs que pose l'étude en site expérimental naturel est de voir disparaître ces placettes d'étude. Dans notre cas nous avons subi à la fois une destruction anthropique et naturelle. En effet pour l'étude de la bryodiversité le long de la coulée 1986 (250 - 850 m), en revenant sur la coulée quelques mois plus tard, la placette avait été détruite et remplacée par la culture de la canne à sucre, or une forte diversité bryophytique avait été notée pour cette placette avec la localisation notamment d'un groupement d'espèces nouvelles pour La Réunion (cf. Chapitre V), ayant un habitat inhabituel et remarquable, sous les blocs en graton de basalte (*Cylindrocolea gittinsii* et *Cephaloziella kiaeri*). L'autre destruction majeure a concerné les placettes étudiées de kipukas et de la coulée 1899, qui ont disparu sous les coulées de lave de l'éruption du 2 avril au 1^{er} mai 2007. La Figure 53 illustre le caractère perturbateur et destructeur des coulées pour la végétation indigène et indique la coulée qui a détruite ces placettes d'étude. Par conséquent les collections de bryophytes échantillonnées et les données recueillies demeurent originales et inédites. Ce qui place ce travail de succession de la végétation bryophytique dans un cadre temporel important, car il nous a permis d'étudier une succession sur un pas de temps important de 300 ans face à des évolutions rapides et destructrices.



Figure 53 : Images et localisation de l'éruption majeure de mai-avril 2007, qui a détruite les placettes d'étude (1899 et 1700)

3. Perspectives

Après avoir mis en évidence plusieurs grands patrons de diversité des bryophytes à La Réunion, nous envisageons des programmes de recherches, en changeant d'échelle, afin de mieux cerner les mécanismes qui sous-tendent cette diversité.

Avec un fort gradient altitudinal, des variations topographiques et climatiques marquées, combinés à une couverture de végétation indigène encore non perturbée, l'île de La Réunion offre une incroyable diversité d'habitats ou d'écosystèmes sur un petit territoire. A cette échelle il serait pertinent de mesurer comment varie la composition spécifique en bryophytes avec la distance et de relier ces changements de la bêta-diversité aux variables physiques (climatiques, topographiques...).

Durant cette thèse nous avons pu constater que plusieurs grands types de forêts tropicales à La Réunion demeurent très peu étudiés. A l'heure actuelle, ces habitats mériteraient des études fonctionnelles plus approfondies notamment sur le rôle des bryophytes dans le stockage et les cycles en eau et en éléments nutritifs.

Travailler à l'échelle des populations, notamment en laboratoire, permettrait de tester expérimentalement les facteurs explicatifs qui contrôlent, la diversité et la distribution d'une espèce. Lorsque que l'on travaille à l'échelle des communautés, en milieu naturel, une multitude de facteurs co-agissent, et l'approche classique déterministe ne permet d'appréhender cette complexité. Afin de confirmer ou d'infirmer des patrons mis en évidence au cours de ces études initiales, une des voies de recherche prometteuse consiste à réaliser des études comparatives.

Dans notre cas il est difficile de déterminer si la diversité, la coexistence et la distribution des espèces sur les coulées de lave en fonction des microhabitats et de l'altitude sont des faits reproductibles, en raison de l'absence d'étude similaire.

En effet, il n'existe à l'heure actuelle aucune étude détaillée sur les bryophytes dans un contexte volcanique de type effusif, et aucune analyse comparative n'est possible à partir de la littérature. Ainsi, dans un futur proche, il serait envisageable, de réaliser une autre étude sur un volcan situé dans la même zone géographique afin d'estimer si il existe des similarités tant en matière de richesse spécifique que dans la nature et l'autoécologie des espèces.

Sur l'île de Grande Comores, le massif du volcan Karthala qui occupe les $\frac{3}{4}$ de l'île et culmine à 2360 m, offre un gradient altitudinal marqué. Le Karthala est un volcan bouclier basaltique aux éruptions fréquentes, avec quatre éruptions en moins de deux ans (Avril 2005, Novembre 2005, Mai 2006 et Janvier 2007). Ainsi un financement *via* la Fédération des Recherches Réunion – Océan Indien (COopération en matière de Recherches Environnementales aux COMores : CORECOM) en partenariat avec le Laboratoire de Géosciences de l'Université de La Réunion a été récemment obtenu, qui prendra en charge une étude de terrain prévue en début 2008. Celle-ci s'intéressera à la distribution des bryophytes le long d'un gradient altitudinal (500 à 2000 m) sur les pentes du Karthala selon un protocole précis et déjà éprouvé sur le Piton de la Fournaise à La Réunion.

Sur le long terme, ces recherches pourraient s'inscrire dans un programme élargi visant à obtenir une meilleure connaissance de la diversité bryophytique et de l'écologie des espèces pour la zone ouest de l'océan Indien (Réunion, Comores, Seychelles, Maurice, Madagascar) en vue d'une meilleure stratégie de conservation et de gestion du patrimoine naturel.

Ce premier volet aux Comores s'insérera dans un projet de recherche pluridisciplinaire (taxonomie, utilisation des outils moléculaires, macroécologie, biogéographie) visant à comprendre l'influence croisée de l'altitude et de la latitude sur la biodiversité et l'effet éventuel lié à la continentalité et à l'insularité (Projet Bryolat « Gradients altitudinaux et latitudinaux des communautés de bryophytes de l'Ouest de l'océan Indien », Institut Français de la Biodiversité, obtenu en octobre 2007). En effet, les systèmes insulaires constituent de véritables laboratoires grandeur nature pour aborder la question des variations spatiales de la diversité biologique suivant des gradients environnementaux : latitudinaux, longitudinaux et altitudinaux. La comparaison des flores et des faunes, appartenant à des systèmes isolés, permet de comprendre l'effet des variations géographiques, géologiques et climatiques sur la biodiversité régionale.

Des transects de même envergure seront réalisés à Madagascar, à La Réunion (Ah-Peng *et al.* 2007), au Kenya et en Afrique du Sud. *Via* les outils moléculaires, ces transects permettront l'étude des événements de migrations passées et actuelles pour les espèces de bryophytes en Afrique tropicale.

Notre faible connaissance sur le nombre et les distributions des espèces limite à la fois la compréhension des processus écologiques et d'évolution et notre capacité à utiliser cette connaissance pour informer les acteurs de la conservation (Graham *et al.* 2004). La réalisation d'inventaires, de révisions taxonomiques et de flores induit également la réalisation d'atlas, donc de localiser de manière plus précise des organismes à l'échelle de l'aire étudiée, ce qui par des systèmes d'information géographique (S.I.G.) permet de caractériser un lieu par rapport à un autre, ainsi de contribuer à enrichir et partager la connaissance sur un espace géographique. Cette information géographique constitue un outil stratégique d'aide à la décision en matière de gestion du territoire et de l'environnement. Les travaux réalisés à ce jour sur l'utilisation d'un SIG appliqué aux bryophytes en milieu tropical sont à notre connaissance inexistantes et portent principalement sur la bryoflore des milieux tempérés. Un S.I.G. permet de donner une dimension spatiale à la transformation des habitats (actuelles et futures), ce qui a un impact fort pour la mise en place de stratégies de conservation (Rouget *et al.* 2003). A La Réunion, en collaboration avec Dr. E. Lagabriele nous allons pouvoir combiner des approches spatialisées et modélisatrices pour identifier des aires potentielles de distribution des bryophytes et identifier l'effet des aléas naturels et anthropiques sur ces espèces.

Par ailleurs, une nouvelle ère dans le domaine de la biogéographie des îles est ouverte à l'aide du séquençage d'ADN et de méthodes d'analyses moléculaires (Pócs 2006) et dans l'évaluation de la biodiversité avec les méthodes de *barcoding*² (Hebert *et al.* 2004; Smith *et al.* 2005; Witt *et al.* 2006).

La phylogéographie qui combine les méthodes phylogénétiques utilisant des données moléculaires sur les espèces en parallèle à la biogéographie permettent désormais d'obtenir des informations sur l'origine, l'évolution et l'histoire des migrations des organismes vivants.

Les bryophytes sont des candidats idéaux pour répondre à la fois à des questions d'écologie et d'évolution, lié au fait de leur ubiquité, des temps de génération rapide, d'une spécificité de substrats et ainsi que de leur phase haploïde dominante (Pharo & Zartman 2007) et d'une grande capacité de dispersion par des spores légères.

² utilisation des marqueurs d'ADN mitochondrial pour évaluer la diversité intra et interspécifique

Plusieurs études phylogéographiques ont porté sur les bryophytes, notamment (Pfeiffer *et al.* 2000; Heinrichs *et al.* 2004; Stech & Dohrmann 2004; Hedderson & Nowell 2006; Stech *et al.* 2006; Hedderson & Zander 2007) mais aucune n'a encore particulièrement concerné les îles de l'océan Indien, et n'a tenté de dater la spéciation et les événements de migration de ces organismes au sein de ces îles océaniques, comme cela a été déjà réalisé notamment pour les oiseaux (Warren *et al.* 2003). Il s'agira, pour notre part, d'envisager de collecter les bryophytes endémiques de ces zones, de vérifier leur statut d'endémique par des études morphologiques et moléculaires et d'estimer leur lien de parenté avec les taxons voisins et par conséquent avec l'horloge moléculaire et l'âge connu des îles, de pouvoir indiquer une date de spéciation des espèces.

Ainsi, l'avènement de ces nouvelles méthodes offre des perspectives intéressantes et stimulantes dans la compréhension des mécanismes et processus globaux de distribution de la biodiversité qui permettront peut être d'expliquer les événements de migration, de colonisation, de spéciation et de distribution des espèces dans ces îles océaniques et continentales.

4. Références bibliographiques

- Ah-Peng, C., M. Chuah-Petiot, B. Descamps-Julien, J. Bardat, P. Staménoff & D. Strasberg** (2007). Bryophyte diversity and distribution along an altitudinal gradient on a lava flow in La Réunion. *Diversity & Distributions* **13**: 654-662.
- Descamps-Julien, B., C. Ah-Peng, M. Chuah-Petiot, J. Bardat & D. Strasberg** (en prep). Bryophyte species distribution along a tropical elevational gradient: are general patterns relevant for pioneer species?
- Graham, C. H., S. Ferrier, F. Huettman, C. Moritz & A. T. Peterson** (2004). New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in Ecology & Evolution* **19**(9): 497-503.
- Hebert, P. D. N., M. Y. Stoeckle, T. S. Zemlak & C. M. Francis** (2004). Identification of birds through DNA barcodes. *Plos Biology* **2**(10): 1657-1663.
- Hedderson, T. A. & T. L. Nowell** (2006). Phylogeography of *Homalothecium sericeum* (Hedw.) Br.Eur.; toward a reconstruction of glacial survival and post-glacial migration. *Journal of Bryology* **28**(4): 283-292.
- Hedderson, T. A. & R. H. Zander** (2007). *Triquetrella mxinwana* sp. nov. from South Africa, with a phylogenetic and biogeographic hypothesis for the genus. *Journal of Bryology* **29**: 151-160.
- Heinrichs, J., H. Groth, M. Lindner, C. Renker, T. Pocs & T. Proschold** (2004). Intercontinental distribution of *Plagiochila corrugata* (Plagiochilaceae, Hepaticae) inferred from nrDNA ITS sequences and morphology. *Botanical Journal of the Linnean Society* **146**(4): 469-481.
- Pfeiffer, T., H. J. D. Kruijer, W. Frey & M. Stech** (2000). Systematics of the *Hypopterygium tamarisci* complex (Hypopterygiaceae, Bryopsida): implications of molecular and morphological data- Studies in austral temperate rainforest bryophytes 9. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* **89**: 55-70.
- Pharo, E. J. & C. E. Zartman** (2007). Bryophytes in a changing landscape: The hierarchical effects of habitat fragmentation on ecological and evolutionary processes. *Biological Conservation* **135**(3): 315-325.
- Pócs, T.** (2006). Bryophyte colonization and speciation on oceanic islands: an overview. *Lindbergia* **31**(1-2): 54-62.
- Rahbek, C.** (1995). The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* **18**: 200-205.
- Smith, M. A., B. L. Fisher & P. D. N. Hebert** (2005). DNA barcoding for effective biodiversity assessment of a hyperdiverse arthropod group: the ants of Madagascar. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B* **360**: 1825-1834.
- Stech, M. & J. Dohrmann** (2004). Molecular relationships and biogeography of two Gwondanan *Campylopus* species, *C. pilifer* and *C. introflexus* (Dicranaceae). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* **90**: 415-431.
- Stech, M., S. Osman, M. Sim-Sim & W. Frey** (2006). Molecular systematics and biogeography of the liverwort genus *Tylimanthus* (Acrobolbaceae) Studies in austral temperate rain forest bryophytes 33. *Nova Hedwigia* **83**(1-2): 17-30.
- Stevens, G. C.** (1992). The elevational gradient in altitudinal range an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist* **140**: 893-911.

Warren, B. H., E. Bermingham, R. C. K. Bowie, R. P. Prys-Jones & C. Thebaud (2003). Molecular phylogeography reveals island colonization history and diversification of western Indian Ocean sunbirds (Nectarinia : Nectariniidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **29**(1): 67-85.

Witt, J. D. S., G. L. Threlloff & P. D. Hebert (2006). DNA barcoding reveals extraordinary cryptic diversity in an amphipod genus: implications for desert spring conservation. *Molecular Ecology* **15**: 3073-3082.

ANNEXES

Annexe A : Liste des récolteurs de bryophytes à La Réunion

Récolteurs	Dates/ Périodes	Remarque
Ah-Peng C.	2004-	
Arts T.	1997-2000	
Bélangier C.	de 1827 à 1829	MISSION Voy. aux Indes sur la Chevrette
Bernier		
Billiet F. et Jadin B.	1977-1980	
Bizot M.	1969	
Bizot M. et Onraedt M.		
Boivin L.H.		
Borgen		
Bory de St. Vincent J. B. G. M.		
Bosser J.	juin-57	
Busseuil F.L.		
Cadet T.	1969-1971	
Cailleux R.	1969	
Camus		
Cardot	1972	
Carol A.	1972	
Chase	2005	
Chauvet M.	1891-1895	
Chuah Petiot	1994-2005	
Commerson P.		
Cremers	1974	
Crosby M.R.	1972	
Crosby M.R., Carol A.	1972	
de Cordemoy H. J.		
de l'Isle M. G.		
de Sloover J.L	1973	
Debette		Ingénieur
Delessert	1854	
Desvaux A.N.		
Dunel	1954	
Echernier		
Een K.G.	1962	
Ertz D.	2003	
Fournel J.	2004-2006	
Frappier		
Gaudichaud-Beaupré C.		MISSION Voyage de la «Bonite»
Gimalac A.	1962-1990	
Gimalac A., Onraedt M.	nov-70	
Girandy	1870	
Hebrard J.P.	1969	
Hedderson T.A.J.	2006	
Kis G.	1994	
Le Corre	2006	
Lenormand S.R.	1850	
Lepervanche B.	1876	La fille
Lepervanche P.	1877	Le père
Mannet	1891	
Michaud		

Montagne		
Onraedt M.	1969-1979	
Onraedt M., Gimalac A.	1970	
Orban	1994	
Perrottet	1819	sur le Rhin
Peteuil	1892	
Petit	1926	
Pollen et van Dam		
Potier		
P□cs T.	1994	
Richard A.	1837	Directeur jardin Botanique de l'île
Robert	1904-1905	
Robillard		
Rodriguez	1824-1901	FRERE RODRIGUEZ
Schäfer-Verwimp et Verwimp	1998	
Szabo A.	1994	
Valentin	1876	Garde général
van Dam		
Vojtko A.	1994	
Weber		

Annexe B : Utilisation d'un arbre indigène pionnier comme indicateur de l'âge des coulées

Dating lava flows of the Piton de la Fournaise volcano (La Réunion) using an indicator tree *Agarista salicifolia*

Claudine Ah-Peng & Dominique Strasberg

Université de La Réunion, UMR C_53, 15 avenue René Cassin – BP 7151, 97715 Saint-Denis France ; claudine.ahpeng@univ-reunion.fr

Introduction

Volcanic substrates present an opportunity for ecologists to reduce the variability in the study of primary succession and offer the possibility to understand the underlying processes of the development of a primary lowland forest.

Many studies aiming at understanding the vegetation dynamics have used the chronosequence approach (space-for-time substitution (Pickett 1989)) which consists in using lava flows of different age to examine the successional trend of dynamics in plant communities. This approach represents a powerful conceptual tool and it has been applied widely by soil scientists and ecologists to assess community and ecosystems changes during primary and secondary succession (Aplet & Vitousek 1994). But attempts to examine primary or long term succession have been hampered (lumped) by lack of knowledge of flow age. In Hawaii, which the estimated age of first eruption is 600 000 yrs before, present a matrix of prehistoric lava flows have been mapped, allowing the examination of old and young lava flow for ecological studies. Locations and date of the oldest flows (thousand years) were determined using a combination of aerial reconnaissance, ground mapping and ¹⁴C analysis of buried charcoal (Lockwood *et al.* 1988).

Piton de la Fournaise volcano, one of the world's most active volcanos, located in the eastern part of La Réunion, is also an effusive volcano. Most eruptions are relatively gentle sending lava flows from fountains to rivers reaching sometimes the sea and restricted mostly inside the caldeira named "Enclos Fouqué". In the uplands, the ground is formed by a superposition of flows; lowland

areas present generally large tracts of preserved rainforest called kipukas (Hawaiian name). In La Réunion, due to the local tropical climate (high precipitation, irradiance and cool temperature) less than 400 years are necessary to create a mature lowland forest. As these remnant forests are geologically young to possess natural charcoal, dating the lava flow with an age superior to 1900 remains difficult.

The aim of this short communication is to propose the use of the tree *Agarista salicifolia* (Comm.ex Lam.) G. Don as an indicator tree for the age of the lava flow by using its diameter. To our knowledge, no previous study in literature has been recorded about this type of methodology.

Study area

La Réunion, a French overseas department located in the South Western part of the Indian Ocean and forms with Mauritius and Rodrigues the Mascarene archipelago. Piton de la Fournaise, culminating at 2631 m, produces regularly olivine basalts. Since 1981, a volcanic observatory has been created that surveyed constantly the activity of the volcano, and eruptions of the last decades are well recorded and dated.

Material and Methods

Agarista salicifolia, part of the family of *Ericaceae*, is an African plant that constitutes a pioneer plant on the continent after fire in savannas. In La Réunion, this plant occurs as a pioneer tree in the early stages of the colonisation of vegetation on lava flows, and persists in the mature forest.

During June 2005, 3 plots of 10 X 10 m were settled on five different lava flows from 1998 to 1500 at a same altitude 250 m. In each plot the diameter of all the trees of *Agarista salicifolia* were measured. For the mature forest, all the diameters of the trees of *Agarista salicifolia* were measured breast height (dbh).

The 1500 lava flow concerns a preserved lowland forests located South of the Enclos Fouqué, the forest of Mare-Longue, which is 500 yrs old (Bachelery, 1981), known as the oldest forest system for this geographical area.

Linear regression between current data measured for these 5 lava flows was used to obtain the equation linking the diameter of trees and the age of the flow with the software Origin 7.5.

Results

The equation obtained is: diameter = 230.8429 - 0.11611 * date of the flow

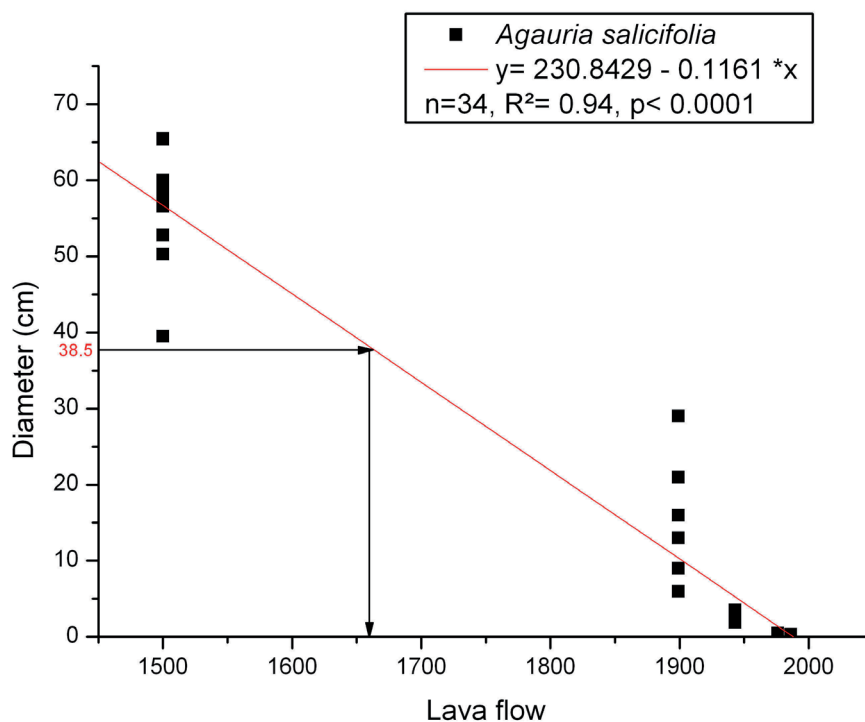


Figure 54 : Linear regression between diameter and date of lava flow.

Study Case of Kipukas

Based on this methodology and measures of the diameter of *Agarista salicifolia* (average diameter= 38.5, SD= 7.8) we calculated the age of the kipukas (Figure 1), remnants of forests in lowland areas and found that this lowland kipukas dated from a lava flow of **1657** (1656, 557), which is consistent with the descriptions recorded in the literature. En 1801, Bory de Saint-Vincent reported the presence of these kipukas on a map he drew (Figure 2), when he visited the “Enclos Fouqué” (Bory de Saint Vincent 1804).

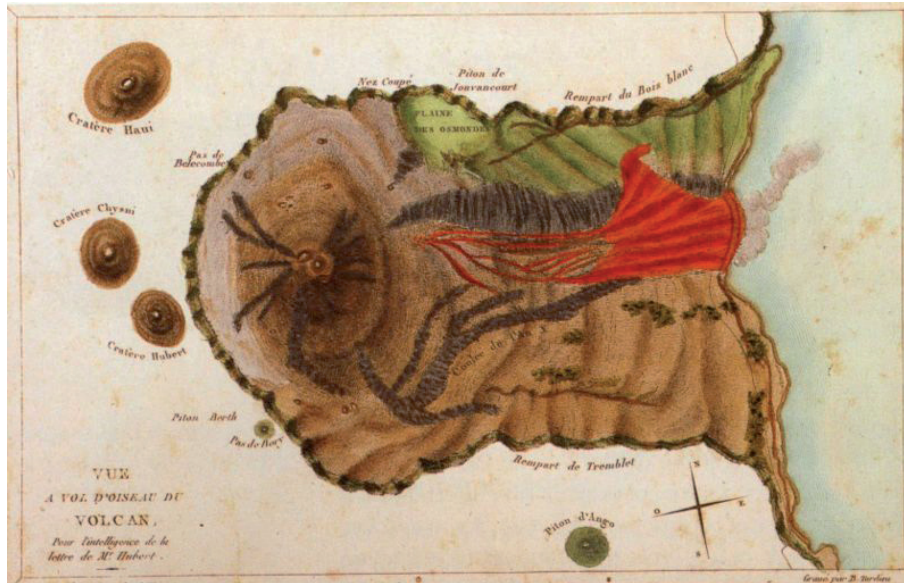


Figure 55 : Piton de la Fournaise, drawn by Bory de St-Vincent in 1801 during his expedition in the island

Conclusion

Our method is not precise as these datation methods, and should be calibrated and validated with others measurements of diameters on other lava flows but presently will allow people working on ecology and conservation of plants to obtain easily and at a lower cost an approximated age of old lava flows and the associate vegetation they would like to study.

References

- Aplet, G. H. and P. M. Vitousek** (1994). An age-altitude matrix analysis of Hawaiian rain-forest succession. *The Journal of Ecology* **82**: 137-147.
- Bory de Saint Vincent, J. B. G. N.** (1804). *Voyage dans les quatre principales îles des mers de l'Afrique*. 2. Paris, Buisson.
- Lockwood, J. P., P. W. Lipman and F. R. Warshauer** (1988). Generalized ages of surface lava flows of Mauna Loa Volcano, Hawaii. U. G. P. Office. Washington DC, U.S. Geological Survey Miscellaneous Publications Map 1-1908.
- Pickett, S. T. A.** (1989). Space for time substitution as an alternative to long-term studies. *Long-term studies in Ecology*. G. E. Likens. Wiley, Chichester.

Annexe C : Clés d'identification d'hépatiques

Clé provisoire du genre *Ceratolejeunea* (Spruce) Schiffn. 1893 (Bardat 24/01/2007)

- 1-Ocelles dispersées dans le grand lobe foliaire en plus des 1-3 ocelles de la base de la feuille.-- 2
1-Ocelles en groupes isolés près de la base du grand lobe, pouvant former parfois une vitta rarement sans ocelles----- 3
- 2-Périanthe non papilleux, cornes conique allongées (300µm) pointues. Bractéole elliptique bilobe à sinus profond de 1/3.Faisceaux rhizoïdiens fréquents à la base des amphigastres. Feuilles asymétriques à marge ventrale droite apex arrondi obtus voir un peu apiculé. Ocelles souvent assez nombreux disposés en petits groupes épar- ses.----- *C. stictophylla*
- 2- Périanthe papilleux sur toute sa surface à cornes très longues (650-700µm) cylindriques étroites légèrement renflées au sommet presque aussi longues que le corps du périanthe. Bractéole lancéo- lée à sinus très profond ½ à 2/3. Feuilles asymétriques à marge ventrale concave et apex très arron- di non obtus ni apiculé. Pas de faisceau rhizoïdien à la base des amphigastres. Ocelles rares dans le lobe foliaire parfois absentes. ----- *C. papuliflora*
- 3-Périanthe à légères bosses-----*C. umbonata*
- 3-Périanthe à cornes proéminentes-----4
- 4-Périanthe à cornes compressées plates. Ocelles formant une vitta nettes souvent à deux rangs de cellules un peu allongées-----*C. beninensis*
- 4-Périanthe à cornes non compressés ou seulement les deux cornes dorsale aplaties. Ocelles ne formant pas de vitta ou bien courte et à un seul rang.-----4
- 5-Périanthe à cornes claviformes (renflées à la partie distale)-----*C. diversicornua*
- 5-Périanthe à cornes amincies à l'apex et pointues-----6
- 6-Bractées femelles très étroites 140-200µm de large et lancéolées (3/1)-----*C. floribunda*
- 6-Bractées femelles plus larges (240)250-450µm et plus elliptiques (2/1)-----7
- 7-Périanthe à cornes souvent plus de 300µm de long et représentant souvent plus du 1/3 de sa longueur. Ocelles de la base foliaires formant parfois une courte vitta sur des feuilles des rameaux. Lobule foliaire à dent apicale longue et arquée.-----*C. zenkeri*
- 7-Cornes du périanthe de moins de 300µm de long représentant en général moins du ¼ de sa longueur. Ocelles ne formant pas de vitta. Lobule foliaire à dent plus courte non arquée.-----8
- 8-Feuilles à apex nettement incurvé, marge ventrale convexe. Zone apicale entière rarement avec quelques dents obtuses Bractéole elliptique bilobée à sinus court (1/6 de la longueur)-----9

8-Feuilles à apex non incurvé, marge ventrale droite à faibleent convexe. Zone apicale obtuse à apiculée parfois munie de quelques dents. Bractéole elliptique bilobée à sinus plus profond 1/3 de la longueur)-----*C. calabariensis*

9-Lobules des bractées étroits 1/3 de la largeur de la bractée. Périanthe dont les cornes représentent 1/3 de la longueur. Amphigastres très larges (6-7/1) réniformes presque aussi grands que les feuilles. -----(taxon du complexe *C. cornuta*) *C. variabilis*

9-lobules des bractées très étroits 1/4 de la largeur de la bractée. Cornes du périanthe représentant 1/4 de la longueur. Amphigastres aussi longs que larges à légèrement plus larges que longs non réniformes nettement plus petits que les feuilles-----*C. belangeriana*

**Clé provisoire du genre *Radula* pour La Réunion
(J. Bardat, 02-2007)**

1-Section transversale de la tige présentant des cellules à épaississements nets dans les angles. Cellules corticales non ou peu différenciées des cellules médullaires (type a, b, c selon Jones (1977) or type IA-IB et V selon notre typologie voir fig. p.). Stem cross section with cells greatly thickened at the angle; cortical cells not or only slightly differentiated from medullary cells (type a, b, c according to Jones (1977) or type IA-IB et V according to our typology see fig.)-----**2**

1-Section transversale de la tige sans cellules à épaississements marqués dans les angles. Cellules corticales différenciées ou non des cellules médullaires (types : d, e, f, g, h, j & h selon Jones 1977, ou types : II, III, IV, VI, selon notre typologie, voir fig. p.); Stem crossing section not with all cells greatly thickened at the angles (d, e, f, g, h j & h-type according to Jones 1977 or II, III, IV, VI-type according to our typology see fig. p.); cortical cells differentiated from medullary cells or not.-----**3**

2-Cuticule des lobes foliaires lisse. Leafy lobes with cuticle smooth.-----**4**

2-Cuticule des lobes foliaires finement papilleuse. Leafy lobes with cuticle finely papillose.-----**5**
(lobes foliaires souvent caduques)

3-Plante robuste. Tige à cortex très foncé de section de type j (III). Robust plant, stem with dark cortex and crossing section j (III)-type.----- ***Radula boryana***

3-Plantes plus graciles; Tige de section d, e, f (II) ou g, h (IV). Plants more slender, stem more pale and crossing section d, e, f (II) or g, h (IV)-type.-----**8**

4-Plante à aspect plumeux. Lobule allongé en général plus de 2 fois plus long que large à apex obtus arrondi. Cellules foliaires à trigones nets un peu renflés. Plant with feathery aspect. Lobule elongate usually 2 times as long than wide, apex obtuse rounded. Leafy cells with trigones a little bulding.-----***Radula tabularis***

4-Plante sans aspect plumeux. Lobule à peu près aussi long que large voir plus large que long. Cellules foliaires à parois fines sans trigones ou petits trigone non renflés. Plant not feathery aspect. Lobule nearly as long than wide or larger than long. Leafy cells with thin-walled without trigones ou small not bulging.-----**6**

5-Lobule allongé souvent 1,5-1,8 (2/1) plus long que large à apex tronqué partie médiane de la carène un peu enflée, convexe. Insertion dorsale très courte sur la tige. Tige à section de type c (V). Feuilles à lobes caduques fréquents dans les petites formes stériles plus rares dans les formes plus robuste et fertiles. Lobule elongate usually 1,5-1,8 (2/1) as long than wide, apex truncate, median part of keel swollen, convex. Abaxial insertion very short on the stem. Stem with crossing section c (V) -type. Leaves with frequent caducous lobes to small sterile forms, more rare to hardy fertile forms. ----- ***Radula madagascariensis***

5-Lobule ogival à peu près aussi long que large à bords libres convexes. Insertion du lobule débordant un peu sur la tige. Lobule parfois à zone apicale un peu réfléchi. Tige à section de type c (IB). Lobule ogival (obtuse) nearly as long than wide with free margin convex. Abaxial insertion little cov-

ering the stem. Lobule sometimes apical part a little incurved. Stem with crossing section c(1B)-type.----- ***Radula appressa***

6-Feuilles nettement imbriquées à lobule large plus ou moins quadrangulaire occupant plus du tiers de la surface du lobe, à marge abaxiale (dorsale) recouvrant nettement la tige sur toute sa largeur voire plus. Tige à section de type a (V). Cellules foliaires à parois fines trigones absents ou très petits. Leaves clearly imbricate, lobule large quadrate occupying more of the third of the lobe surface, abaxial margin covering the stem over all its width. Stem with crossing section a (V)-type. Leafy cells with thin-walls, without trigones or very small.-----***Radula quadrata***

6-Feuilles nettement moins imbriquées parfois distantes. Lobule nettement plus petit occupant au plus un quart de la surface du lobe. Leaves clearly less imbricate sometimes distant. Lobule smaller occupying more the one quarter of the lobe surface.----**7**

7-Cellules foliaires médianes petites ;10-13 x 9-10µm à parois sans trigones ou à tous petits. Tige à section de type a (V). Lobule à marges un peu convexe apex large. Leafy median cells small 10-13 x 9-10µm, cells-walls without trigones or very small. Stem with crossing section a (V)-type. Margins of lobule a little convex , apex broad.----- ***Radula evelynae****
* plante proche de *R. carringtonii*

7-Cellules foliaires médianes plus grandes 24(27) x (12)16 µm, à parois variable mais trigones souvent nets ±convexes. Tige à section de type b-c (IA-IB). Lobule a marge plus droite et à apex plus pointu. Leafy median cells larger; 24(27) x (12)16 µm, cell-walls variable with trigones usually larger ± convex. Stem with crossing section b-c (5IA-IB)-type. Lobule with margin straight, apex more acute.-----***Radula carringtonii***

8- Tige à section de type VI (cellules toutes de même taille et à parois fines y compris les cellules corticales). Stem crossing section VI-type (all cells with same size and with thin-walled including the cortical cells).-----**9**

8- Tige à section de type d, e, f (II) ou g, h (IV).Stem with crossing section d, e, f (II) or g, h (IV)-type.-----**10**

9-Cellules foliaires à parois uniformes non poreuses. Plante souvent à lobes caduques. Lobule à peu près aussi long que large, à insertion courte sur la tige, marge abaxiale(dorsale) recouvrant nettement la tige sur les 2/3., apex à bec court et marge adaxiale (ventrale) souvent fortement renflée. Leafy cells with regular walls not porose. Plant usually with caduceus lobes. Lobule nearly as long than wide, insertion short on the stem, abaxial (dorsal) margin covering clearly on 2/3 the stem, apex with short beak and adaxiale(dorsal) margin usually strongly bulging.-----***Radula fulvifolia***

9-Cellules foliaires à parois minces mais poreuses (1-2 pores par cloison). Plante ne produisant pas de lobes caduques. Lobule plus long que large à insertion longue sur la tige, marge abaxiale recouvrant peu la tige apex en bec long plus ou moins vertical (parallèle à la tige). leafy cells with thin-walled but clearly porose (1-2 pore per wall); Plant without caducous lobes. Lobule more long than wide, long insertion at the stem, abaxial margin covering hardly the stem, apex with long vertical beak (parallel from the stem). ----- ***Radula retroflexa***

10-Tige étroite(60-80µm dediamètre)à section de type g,h(IV:3 cellules médullaire d'épaisseur).Stem

narrow 60-80µm in diameter, crossing section g, h (IV)-type with only 3 medullar cells across. ---**11**

10- Tige plus épaisse [(100) 180-300µm] à section de type d, e, f (II), 6-10 (15) cellules médullaires d'épaisseur. Stem larger [(100) 180-300µm], crossing section d ; e , f (II)-type with 6-10(15) medullar cells across.-----**12**

11-Lobule rhombic à apex en forme de museau court. Propagules discoïdes réniformes fixées par un petit pédoncule canaliculé sur la partie dorsale de la marge foliaire. Lobule rhombic, apex prolonged to form a short « snout ». Lobe margin with reniform gemmae attached by a funnel-like base on the dorsal margin of lobe. -----**Radula flaccida**

11- Lobule plus quadrangulaire à apex possédant un bec nettement plus court ne formant pas un museau. Propagule discoïdes non réniformes fixée sur la marge. Lobule more quadrate, apex not prolonged to form a short « snout ». Lobe margin with discoid gemmae not reniform attached on margin.-----**Radula stenocalyx**

12-Lobule à marge abaxiale fortement élargie renflée auriculée dépassant la tige. Lobule margin strongly ampliate, auriculate, crossing stem.-----**Radula voluta**

12-Lobule à marge moins élargie renflée non largement auriculée ne dépassant pas la moitié de la tige. Lobule margin less ampliate, not auriculate, not crossing stem or half part only.-----**13**

13-Plante autoïque ou paroïque. Lobule sub rhombique petit un peu plus large que long occupant 1/4 de la longueur du lobe, à marge abaxiale atteignant 1/2 au 2/3 de la tige apex subaigu à bec, ligne d'insertion longue sur la tige. Autoicous or paroicous. Lobule sub rhombic small, hardly more large than wide occupying quart of leafy length, abaxial margin covering 1/2-2/3 to the stem, apex subacute with beak, insertion line long at the stem.----- **Radula ankefinensis**

13-Plante dioïque. Lobule quadrangulaire occupant 1/3 de la longueur du lobe apex court un peu obtus arrondi, à marge abaxiale débordant sur la moitié de la largeur de la tige, parfois un peu réfléchi. Dioicous. Lobule quadrate occupying the third of the leafy length, apex short hardly obtuse rounded, abaxial margin crossing on half of the width of the stem, sometimes a little incurved --- **Radula comorensis**

**Le Genre *Riccardia* en Afrique et les îles de l'océan indien occidental
(J. Bardat 8/02/2006)**

- 1 - Thalle étroit (0,15 à 0,9 mm) à formes variées : palmé, penné ou irrégulièrement rameau-----2
 1 - Thalle large (0,8 à 1,4 mm), penné à bi-penné-----5
- 2 - Thalle non ailé ni sur la partie primaire ni sur les bifurcations (« branches du thalle »). Section transversale un peu concave en face supérieure et un peu convexe en face inférieure. Plante souvent plus ou moins gemmifère-----*Riccardia sp.*
 2 - Thalle ailé, au moins sur les bifurcations secondaire. Parfois presque uniquement dans les dernières divisions du thalle. Plante peu ou pas gemmifère. Sections souvent biconvexe parfois très plate-----3
- 3 - Thalle primaire ailé souvent à bifurcations pennées-----4
 3 - Thalle primaire ailé souvent à bifurcations bipennées-----*Riccardia holstii*
- 4A - Lobes terminaux à apex arrondi, à marge ailée bien marquée. Pseudonervure large (2/3 de la largeur du lobe). Section du thalle à 3 couches de cellule dont une centrale à cellule très hautes. Cellules épidermiques formant l'aile en série de (2) 3 (4)-----*Riccardia limbata*
 4B - Lobes terminaux à apex atténué à marge ailée très étroite. Section du thalle à 4 couches de cellules. Cellules épidermiques souvent longues et étroites (35 µm de long) . Thalle très étroit (0,3-0,5 mm)-----*Riccardia nudiflora*
 4C - Lobes terminaux à marge ailée très étroite voir absente. Apex arrondi. Thalle à section un peu concave en face supérieure et un peu plus large (0,3-0,6 mm)-----*Riccardia ramosissima*
- 5 - Thalle primaire non ailé souvent à bifurcations palmées (ou pennées)-----6
- 6 - Thalle biconvexe penné de 0,6-0,7 mm ou bien (0,8)-1-1,1 (1,3 mm) de large-----8
 6 - Thalle biconvexe plus ou moins palmé-----7
- 7 - Lobes terminaux étroits (0,2-0,6 mm) à pseudonervure étroite 1/3 de la largeur du thalle. limbe très large et thalle très plat-----*Riccardia amazonica*
 7 - Lobes terminaux très étroits (0,15-0,3 mm)-----*Riccardia arosa*
- 8 - Thalle primaire, rameaux et lobes terminaux non ailés ni élargis-----9
 8 - Thalle à lobes terminaux un peu ailé et élargis-----*Riccardia longispica*
- 9 - Thalle (monoïque) penné simple à rameaux courts rarement un peu bifurqués. Section du thalle épais à couches cellulaires centrales plus larges que les couches sous épidermique-----*Riccardia saccatiflora*
- 9 - Thalle penné à rameaux secondaires plus ou moins longs souvent bifurqués aux extrémités-----*Riccardia fastigiata*

Annexe D : Tableaux des relevés phytosociologiques

Tableau 1 : Synthèse des groupements bryophytiques des laves de basse altitude du Piton de la Fournaise

Rb	Gropt	G1	G2+G3	G4	G5	G7	G6	G13	G10	G9	G8	G15	G11	G14	G12	G23	G24	G25	G22	G28	G27	G20	G16	G26	G19	G18									
	Nombre de relevés	6	16	43	22	18	11	6	11	27	7	11	8	14	29	12	11	12	18	9	4	11	5	26	23	16	18								
Espèces de la classe A																																			
POCO	<i>Polytrichum commune</i> var. <i>commune</i> Hedw.	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V							
CAAU	<i>Campylopus aureonitens</i> (Müll.Hal.) A. Jaeger	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V							
BRBI	<i>Bryum billardierei</i> var. <i>billardierei</i> Schwägr.	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I							
CEKI	<i>Cephaloziella kiaeri</i> (Austin) Douin	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+						
RIER	<i>Riccardia amazonica</i> (Spruce) Schiffn ex Gradst																																		
CYGI	<i>Cylindrocolea</i> ssp. (E.W.Jones) R.M.Schuster	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV					
Espèces de la classe B																																			
CHKR	<i>Cheilolejeunea krakammae</i> (Lindenb.) R.M.Schust.																																		
FRGR	<i>Frullania grossiclava</i> Steph.																																		
TAPU	<i>Taxilejeunea pulchriflora</i> Pearson																																		
ACEM	<i>Acrolejeunea emergens</i> var. <i>emergens</i> (Mitt.) Steph.																																		
FRAP	<i>Frullania apicalis</i> Mitt.																																		
DRPH	<i>Drepanolejeunea physaefolia</i> (Gottsche) Steph.																																		
FRUS	<i>Frullania usambarana</i> Schiffn. ex Steph.																																		
ACPY	<i>Acrolejeunea pycnoclada</i> (Taylor) Schiffn.																																		
CHTR	<i>Cheilolejeunea trifaria</i> (Reinw., Blume et Nees) Mizut.																																		
MIAF	<i>Microlejeunea africana</i> Steph.																																		
SCPA	<i>Schiffneriolejeunea pappeana</i> (Nees) Gradst.																																		
FRCA	<i>Frullania capensis</i> Gottsche																																		

à suivre

CHUS	<i>Cheilolejeunea usambarana</i> (Steph.) Grolle	I	V	III	I	IV	I	I	
LECA	<i>Lejeunea caespitosa</i> Lindenb.	I	IV	I	I	I	I	I	I
LETA	<i>Lejeunea tabularis</i> (Spreng.) Gottsche et al.	I	III	I	I	I	I	I	I
COTE	<i>Colura tenuicornis</i> (A.Evans) Steph.	I	II	I	I	I	I	I	I
MAMA	<i>Macromitrium mauritianum</i> Schwägr.	I	+	V	II	I	II	I	+
LOSU	<i>Lopholejeunea subfusca</i> (Nees) Schiffn.	II	I	IV	I	I	I	II	I
LEFL	<i>Lejeunea flava</i> (Sw.) Nees <i>subsp. flava</i> Schuster	+	I	II	I	I	I	I	+
MAAC	<i>Macrohymenium acidodon</i> (Mont.) Dozy & Molk.								
DEBO	<i>Dendroceros borbonicus</i> Steph.								
COTR	<i>Conoscyphus trapezioides</i> (Sande Lac.) Schiffn.								
DRCA	<i>Drepanolejeunea cambouena</i> Steph.		V	I	II				
COMa	<i>Colura sp. Section Macrorhampus</i>	+	III	I	+				
SYPR	<i>Syrrophodon hispidocostatus</i> Renault Cardot in Renault	I	I	III	IV	I			I
LOEU	<i>Lopholejeunea eulopha</i> (Taylor) Schiffn.	I	I	I	I	II	I	+	
TRDE	<i>Trichosteleum debettei</i> (Besch.) Kindb.	I	I	I	II	I	I	I	I

Espèces de la classe C

CEZE	<i>Ceratolejeunea zenkeri</i> Steph.	I	II	IV	II	III	IV	III	+	I
PRGR	<i>Prionolejeunea grata</i> (Gottsche) Schiffn.	II	I	II	II	V	V	V	III	V
ARDI	<i>Telaranea diacantha</i> (Mont.) Engel et Merr.	+	I	I	II	V	II	II	+	IV
CECA	<i>Ceratolejeunea calabariensis</i> Steph.	I	I	I	+	III	II	III	II	+
BADEM	<i>Bazzania decrescens</i> ssp. <i>molleri</i> Steph.				II	III	III	I	2	I
BADE	<i>Bazzania decrescens</i> (Lehm. & Lindenb.) Trevis.	I	I	I	I	I	1	II	I	+
ACPU	<i>Acroporium pungens</i> (Hedw.) Broth		+	I	I	I	I	I		+
RINU	<i>Riccardia nudiflora</i> (Steph.) Grolle	I	+	I	I	I	I			+
LONI	<i>Lopholejeunea nigricans</i> (Lindenb.) Schiffn.		I	I	III	I	I	I	I	II
RILO	<i>Riccardia longispica</i> (Steph.) Pearson		V	II	I		1		+	II
PACO	<i>Papillidiopsis complanata</i> (Dixon) W.R Buck & B.C.Tan	+	I	I	I	I	I	I	+	I
LECA	<i>Leucoloma capillifolium</i> Renault		V	II	I	II	1		+	+

à suivre

RAEV	<i>Radula evelynae</i> Yamada		I	I	II	III	II	I	+	+	III	+
RILI	<i>Riccardia limbata</i> (Steph.) E.W.Jones	I	II	I							II	
LOOB	<i>Lopholejeunea obtusilacera</i> Herzog		I	I	III	I	I	III	I	+	I	
LECO	<i>Lejeunea confusa</i> E.W. Jones	+	II	II	I	II	III	IV	+	I	I	+
PLPE	<i>Plagiochila pectinata</i> Willd. ex Lindenb.			V	IV	I	I	+				+
LETU	<i>Lejeunea camerunensis</i> (Steph.) E.W.Jones		I	III	III	III	+				II	I
CAHI	<i>Calypperes hispidum</i> Renault & Cardot	II	I	V	IV	III	I	V	+		I	
MIMA	<i>Mittenothamnium madagassum</i> (Besch.) Cardot	I	I	I		V					I	
ECVA	<i>Ectropothecium valentinii</i> Besch.			I		1					I	I
LOGR	<i>Lopholejeunea grandicrista</i> Steph.			I	I			+				
LERO	<i>Leucophanes rodriguezii</i> Müll.Hal.			I	I	II					+	II
PLBO	<i>Plagiochila boivinii</i> Steph.			I	I		I	II				
TACO	<i>Taxilejeunea conformis</i> (Mont. et Nees) Steph.			I			I		+	I		+
RAAP	<i>Radula appressa</i> Mitt.			I	I		I					
RAFL	<i>Radula flaccida</i> Lindeb.et Gottsche			I	I		I					
COPE	<i>Cololejeunea peponiformis</i> Mizut.			I	II							
LOMI	<i>Lopholejeunea minima</i> Vanden Berghen		+	V	I		I	I				
LESE	<i>Leucoloma seychellense</i> Besch.			II								
CHSU	<i>Cheilolejeunea surrepens</i> (Mitt.) E.W.Jones		II	V			I	+	I			
MEFU	<i>Metzgeria fircata</i> (L.) Dumort.			III			I					I
LEAN	<i>Leucophanes angustifolium</i> Renault & Cardot			I			III	I				
COOB	<i>Cololejeunea obliqua</i> (Nees & Mont.) Schiffn.		+	I			II		V	I		
RABO	<i>Radulina borbonica</i> (Bél.) W.R.Buck	+	I	I	II		II			IV		I

Espèces de la sous-classe C1

MADI	<i>Mastigophora diclados</i> (Brid. ex F.Weber) Nees	I		3	I	I						
ACME	<i>Acroporium megasporum</i> (Duby) M.Fleisch.		I	II	IV	II	II		+			I
PLRE	<i>Plagiochila repanda</i> (Schwägr.) Lindenb.			I	III	II	IV	II	+			+

Espèces de la sous-classe C2

HEDU	<i>Heteroscyphus dubius</i> (Gottsche) Schiffn.		III	I	I	2	III	I	IV	II	III	
-------------	---	--	-----	---	---	---	-----	---	----	----	-----	--

à suivre

Tableau 5 : Groupement à *Campylopus aureonitens* (Müll.Hal.) A. Jaeger et *Bryum billardierei* var. *billardierei* Schwägr.

relevé n° d'ordre	24	25	28	29	37	41	42	46	48	49	51	33	70	74	59	92	97	103	113	114	115	125	
référence relevé terrain	98A2A3R1	98A2A7R1	98A16A7R3	98A20A3R1	98B5A2R1	98B25A2R1	98B25A3R1	98C8A3R1	98C15A2R1	98C15A2R2	98C15A3R1	98B3A3R1	86A19A6R2	86B5A2R3	86A6A6R1	86B20A1R1	86B20A5R1	86C9A2R1	86C20A2R1	86C20A2R2	86C20A2R3	86C23A2R1	
date d'émission de la coulée	1998	1998	1998	1998	1998	1998	1998	1998	1998	1998	1998	1998	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	
référence groupement	G5 G5	G5 G5	G5 G5	G5 G5	G5 G5	G5 G5	G5 G5	G5 G5	G5 G5	G5 G5	G5 G5	G5 G5	G5 G5	G5 G5	G5 G5	G5 G5	G5 G5	G5 G5	G5 G5	G5 G5	G5 G5	G5 G5	
n° relevé du groupement	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
microhabitat	A3 A7	A7 A3	A3 A2	A2 A3	A3 A2	A2 A3	A3 A2	A3 A2	A2 A3	A2 A3	A3 A2	A3 A2	A6 A6	A2 A6	A6 A1	A2 A2	A5 A2	A2 A2	A2 A2	A2 A2	A2 A2	A2 A2	A2 A2
recouvrement bryologique (%)	10	20	60	5	5	5	1	1	1	5	1	1	75	75	2	40	95	80	100	100	70	60	
surface du relevé (cm ²)	50	50	6	25	50	30	28	25	50	6	50	50	35	50	50	40	77	50	50	50	28	24	
nombre d'espèces	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	1	2	2	2	1	2	2	2	

Combinaison caractéristique*Bryum billardierei* var. *billardierei* Schwägr.*Campylopus aureonitens* (Müll.Hal.) A. Jaeger

1	3	+	2	+	+	+	1	+	+	+	+	1	2	1	+	4	4	1	5	4	4	1
2	2	3	2	+	+	+	+	+	+	+	i		3	4		1	2	4		+	2	3

Tableau 6 : Groupement à *Cephaloziaella kiaeri* (Austin) Douin et *Riccardia amazonica* (Spruce) Schiffn ex Gradst

relevé n° d'ordre	60	61	62	116	69	71	94	104	105	106	127	128	129	130	118	73	95	76	53	54	55	117	84	85	100	83	96	101	75	
référence relevé terrain	86A8A3R1	86A8A3R2	86A8A3R3	86C20A3R1	86A19A6R1	86A19A6R3	86B20A3R1	86C9A3R1	86C9A3R2	86C9A3R3	86C23A2R3	86C23A3R1	86C23A3R2	86C23A3R3	86C20A3R3	86B5A2R2	86B20A3R2	86B5A3R2	86A6A3R1	86A6A3R2	86A6A3R3	86C20A3R2	86B11A3R2	86B11A3R3	86B20A6R1	86B11A3R1	86B20A3R3	86B20B2R1	86B5A3R1	
date d'émission de la coulée	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986	
référence groupement	G7	G7	G7	G7	G7	G7	G7	G7	G7	G7	G7	G7	G7	G7	G7	G7	G7	G7	G6	G6	G6	G6	G6	G6	G6	G6	G6	G6	G6	
n° relevé du groupement	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
microhabitat	A3	A3	A3	A3	A6	A6	A3	A3	A3	A3	A2	A3	A3	A3	A3	A2	A3	A3	A3	A3	A3	A3	A3	A3	A6	A3	A3	B2	A3	
recouvrement bryologique (%)	5	10	60	5	70	80	80	30	1	10	95	5	25	15	10	25	15	30	90	80	25	5	80	90	40	60	95	80	60	
surface du relevé (cm²)	50	15	49	60	16	50	50	50	50	50	28	50	35	70	121	40	24	50	70	49	49	50	50	50	49	49	20	12	40	
nombre d'espèces	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	2	2	2	4	4	4	4	4	4	4	4	2	3	5	
Combinaison caractéristique																														
<i>Cephaloziaella kiaeri</i> (Austin) Douin	+	1	3	1	1	1	3	2	+	1	+	+	3	+	+	2	1	+	4	4	1		i	+	3					
<i>Cylindrocolea</i> ssp																			3	2	i	+	2	1	3	2				
<i>Riccardia amazonica</i> (Spruce) Schiffn ex Gradst																							3	4	4	3	2	4	2	
Espèces différentielles de classe A																														
<i>Campylopus aureonitens</i> (Müll.Hal.) A. Jaeger	+	1	+	1	3	3	1	4	+	1	3	+	2	2	1				1	1	3	i					i			
<i>Bryum billardieri</i> var. <i>billardieri</i> Schwägr.							3	4	1	3	i	+	1	i	1	1	1	i	1	2	1	2	i	1	2	1	2	4	2	+
Espèces accidentelles																														
<i>Taxilejeuna pulchriflora</i> Pearson																			3										1	
<i>Lejeunea caespitosa</i> Lindenb.																													2	
<i>Philonotis hastata</i> (Duby) Wijk & Margad.																													+	

Tableau 7 : Groupement à *Lejeunea caespitosa* Lindenb.

relevé n° d'ordre	102	89	90	122	110	81	111
référence relevé terrain	86B20C10R1	86B11C10R1	86B11C10R2	86C20C10R1	86C9C10R1	86B5C10R1	86C9C10R2
date d'émission de la coulée	1986	1986	1986	1986	1986	1986	1986
référence groupement	G8	G8	G8	G8	G8	G8	G8
n° relevé du groupement	1	2	3	4	5	6	7
microhabitat	C10	C10	C10	C10	C10	C10	C10
recouvrement bryologique (%)	10	50	40	60	50	10	25
surface du relevé (cm ²)	60	28	40	10	84	42	20
nombre d'espèces	6	8	9	6	5	4	5
Combinaison caractéristique							
<i>Lejeunea caespitosa</i> Lindenb.	2		1	+		+	3
<i>Lejeunea tabularis</i> (Spreng.) Gottsche et al.			3		3	2	1
<i>Cotula tenuicornis</i> (A.Evans) Steph.		+		1			
Espèces différentielles de classe A							
<i>Bryum billardierei</i> var. <i>billardierei</i> Schwägr.	+	+	2	+			
Espèces différentielles de classe B							
<i>Microlejeunea africana</i> Steph.	1	+	2		2	2	1
<i>Cheilolejeunea krakammae</i> (Lindenb.) R.M.Schust.	5	1	2				
<i>Taxilejeunea pulchriflora</i> Pearson			1	+	2		
<i>Cheilolejeunea usambarana</i> (Steph.) Grolle					+	+	+
<i>Cheilolejeunea trifaria</i> (Reinw., Blume et Nees) Mizut.				+			
<i>Schiffneriolejeunea pappiana</i> (Nees) Gradst.				+			
<i>Acrolejeunea pycnoclada</i> (Taylor) Schiffn.					1		
Espèces accidentelles							
<i>Acrolejeunea emergens</i> var. <i>emergens</i> (Mitt.) Steph.	2						
<i>Frullania apicalis</i> Mitt.	i						
<i>Calymperes palisotii</i> Schwägr.		+					
<i>Riccardia limbata</i> (Steph.) E.W.Jones		+					
<i>Drepanolejeunea physaeifolia</i> (Gottsche) Steph.		+					
<i>Campylopus aureonitens</i> (Müll.Hal.) A. Jaeger		+					
<i>Frullania capensis</i> Gottsche			1				
<i>Prionolejeunea grata</i> (Gottsche) Schiffn.			2				
<i>Lejeunea flava</i> (Sw.) Nees <i>subsp. flava</i> Schuster			1				
<i>Cololejeunea hildebrandtii</i> (Austin) Steph.							2

Tableau 8 : Groupement à *Cheilolejeunea usambarana* (Steph.) Grolle et *Acrolejeunea pycnoclada* (Taylor) Schiffn.

relevé n° d'ordre	32	225	209	144	145	142	154	223	140	141	193	143	139	201	211	202	155	226	168	197	192	189	158	229	210	196	45
référence relevé terrain	98A20C1R1	1900C25C3R1	1900C23C2R2	1900A1C10R3	1900A1C13R1	1900A1C10R1	1900A1C10R1	1900A1C2R1	1900C25C2R1	1900A1C2R1	1900B24C10R3	1900A1C10R2	1900A1C1R2	1900C23C3R2	1900C21C13R1	1900A17C3R1	1900C25C3R2	1900B1C14R2	1900C21C3R1	1900B24C10R2	1900B24C3R1	1900A17C14R1	1900C25C10R3	1900C23C3R1	1900C22C3R1	1900C21C2R1	98B25C1R1
date d'émission de la coulée	1998	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1998
référence groupement	G9	G9	G9	G9	G9	G9	G9	G9	G9	G9	G9	G9	G9	G9	G9	G9	G9	G9	G9	G9	G9	G9	G9	G9	G9	G9	G9
n° relevé du groupement	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
microhabitat	C1	C3	C2	C10	C13	C10	C2	C2	C2	C3	C10	C10	C1	C10	C3	C13	C3	C3	C14	C3	C10	C3	C14	C10	C3	C2	C1
recouvrement bryologique (%)	2	50	90	45	45	20	95	90	95	100	25	15	30	25	45	5	95	40	50	70	30	90	60	40	75	100	80
surface du relevé (cm²)	50	30	56	50	24	48	50	28	50	40	50	20	22	10	50	7	50	24	40	21	50	40	50	50	50	30	36
nombre d'espèces	1	2	3	4	7	6	5	5	8	9	5	3	6	4	8	5	3	4	3	2	5	8	5	9	3	6	4

Combinaison caractéristique*Cheilolejeunea usambarana* (Steph.) Grolle*Acrolejeunea pycnoclada* (Taylor) Schiffn.**Espèces différentielles de classe B***Cheilolejeunea trifaria* (Reinw., Blume et Nees) Mizut.*Frullania capensis* Gottsche*Acrolejeunea emergens* var. *emergens* (Mitt.) Steph.*Schiffneriolejeunea pappeana* (Nees) Gradst.*Frullania grossiclava* Steph.*Drepanolejeunea physaefolia* (Gottsche) Steph.*Frullania apicalis* Mitt.*Schiffneriolejeunea ferruginea* (Steph.) Gradst.*Lejeunea ramosissima* Steph.**Espèces différentielles de classe C***Mastigophora dictados* (Brid. ex F.Weber) Nees

+	5	4		1	i		3	1	+	2	1	+	5	2	+	3	2	1	5	3	2	3	1	1	2			
	1	3	3	2	+	3	+	1				2												1	5	3	+	
		1	+	+	1	3	2	+	3												2							
								+	1	+		2	1	2	1													
									+	i	+	i	1															+
										2				+	1	4	5	3		3	i	+						
									+				+	2	3			2	1	+	1	2	+					
																					+	1	1	+	1	+	1	
																					+	+						
																												5
																												2

à suivre

Tableau 9 : Groupement à *Frullania capensis* Gottsche et *Schiffneriolejeunea pappeana* (Nees) Gradst.

relevé n° d'ordre	191	146	164	149	177	124	181	199	165	228	167
référence relevé terrain	1900B24C10R1	1900A1C14R1	1900B1C3R1	1900A1C15R3	1900B17C3R1	86C20C10R3	1900B17C13R1	1900C21C8R1	1900B1C4R1	1900C25C10R2	1900B1C14R1
date d'émission de la coulée	1900	1900	1900	1900	1900	1986	1900	1900	1900	1900	1900
référence groupement	G10	G10	G10	G10	G10	G10	G10	G10	G10	G10	G10
n° relevé du groupement	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
microhabitat	C10	C14	C3	C15	C3	C10	C13	C8	C4	C10	C14
recouvrement bryologique (%)	50	90	90	15	95	25	90	90	70	30	70
surface du relevé (cm ²)	50	42	50	40	40	55	15	20	30	50	50
nombre d'espèces	8	7	5	6	1	6	4	4	4	5	9

Combinaison caractéristique

Frullania capensis Gottsche

Schiffneriolejeunea pappeana (Nees) Gradst.

Espèces différentielles de classe B

Cheilejeunea trifaria (Reinw., Blume et Nees) Mizut.

Acrolejeunea pycnoclada (Taylor) Schiffn.

Microlejeunea africana Steph.

Drepanolejeunea physaefolia (Gottsche) Steph.

Cheilejeunea krakakammae (Lindenb.) R.M.Schust.

Frullania grossiclava Steph.

Acrolejeunea emergens var. *emergens* (Mitt.) Steph.

Frullania usambarana Schiffn. ex Steph.

Espèces différentielles de classe C

Ceratolejeunea zenkeri Steph.

Espèces compagnes

Lopholejeunea subfusca (Nees) Schiffn.

Macromitrium mauritianum Schwägr.

Lopholejeunea eulopha (Taylor) Schiffn.

Frullania apiculata (Reinw., Blume & Nees) Nees

Colura tenuicornis (A.Evans) Steph.

Taxilejeuna pulchriflora Pearson

Espèces accidentelles

Radula madagascariensis Gottsche

Sematophyllum schimperi (Besch.) Broth.

Cololejeunea minutissima (Sm.) Schiffn.

Cololejeunea cuneata (Lehm. & Lindenb.) Herzog

Dendroceros sp.

i	1	+	2		1	+	2			i
		4	1	5	+	2	1	3		3
1	3	+	+							
2	1									
	+		+					+	2	
+								1		+
					+	3		1	1	1
						2	3		i	1
									1	
+										
2	2									
i	1	1	+							
i										2
		3								
			i							
					+					
					+					
	i									
										i
					+					
									1	2
							+			1

Tableau 10 : Groupement à *Drepanolejeunea cambouena* Steph.

relevé n° d'ordre	215	216	214	184	183	166	180	227
référence relevé terrain	1900C23C10R2	1900C23C10R3	1900C23C10R1	1900B17C15R3	1900B17C15R2	1900B1C10R1	1900B17C10R3	1900C25C10R1
date d'émission de la coulée	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900
référence groupement	G11	G11	G11	G11	G11	G11	G11	G11
n° relevé du groupement	1	2	3	4	5	6	7	8
microhabitat	C10	C10	C10	C15	C15	C10	C10	C10
recouvrement bryologique (%)	30	45	40	50	45	40	40	50
surface du relevé (cm ²)	50	50	50	40	35	50	50	50
nombre d'espèces	5	6	8	8	9	8	10	9

Combinaison caractéristique

Drepanolejeunea cambouena Steph.

Colura sp. Section *Macrorhampus*

Espèces différentiellesde classe B

Acrolejeunea pycnoclada (Taylor) Schiffn.

Cheilolejeunea usambarana (Steph.) Grolle

Cheilolejeunea trifaria (Reinw., Blume et Nees) Mizut.

Frullania grossiclava Steph.

Microlejeunea africana Steph.

Cheilolejeunea krakammae (Lindenb.) R.M.Schust.

Frullania capensis Gottsche

Schiffneriolejeunea pappeana (Nees) Gradst.

Frullania usambarana Schiffn. ex Steph.

Acrolejeunea emergens var. *emergens* (Mitt.) Steph.

Espèces différentiellesde classe C

Ceratolejeunea zenkeri Steph.

Prionolejeunea grata (Gottsche) Schiffn.

Telaranea diacantha (Mont.) Engel et Merr.

Espèces accidentelles

Cheilolejeunea intertexta (Lindenb.) Steph.

Lejeunea flava (Sw.) Nees subsp. *flava* Schuster

Frullania repandistipula Sande Lac.

Trichosteleum debettei (Besch.) Kindb.

Papillidiopsis complanata (Dixon) W.R. Buck & B.C.Tan

Lejeunea caespitosa Lindenb.

Syrrophodon hispidocostatus Renaud Cardot in Renaud

+		+	1	+	2	1	1
i	+			1		+	
3	1	+	3	+	+	i	
3	4	3			1	+	1
2	+		1			+	2
			+	1	1	+	
	+	+					+
		1	+	2			
			1	1	+		
			i				
		i					i
							+
	2	3	1	+	+	1	2
					1	1	
						+	
		+					
				+			
				i			
					+		
						2	
							1
							i

Tableau 11 : Groupement à *Riccardia longispica* (Steph.) Pearson et *Syrrophodon hispidocostatus* Renault Cardot in Renault

relevé n° d'ordre	179	178	157	160	172	220	159	204	203	150	232	92	173	218	231	213	194	182	195	161	156	162	171	170	138	219	212	116	221
référence relevé terrain	1900B17C10R2	1900B17C10R1	1900A17C10R1	1900A17C15R2	1900B17B2R2	1900C23C15R3	1900A17C15R1	1900C21C15R2	1900C21C15R1	1900A4C4R1	1900C25C15R2	KIPB25C15R2	1900B17B2R3	1900C23C15R1	1900C25C15R1	1900C23C4R2	1900B24C15R1	1900B17C15R1	1900B24C15R2	1900B14A4R1	1900A17C4R1	1900B1C1R1	1900B17B2R1	1900B1C15R1	1900A1C1R1	1900C23C15R2	1900C23C4R1	KIPB12C5R1	1900C25C1R1
date d'émission de la coulée	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900
référence groupement	G12	G12	G12	G12	G12	G12	G12	G12	G12	G12	G12	G12	G12	G12	G12	G12	G12	G12	G12	G12	G12	G12	G12	G12	G12	G12	G12	G12	G12
n° relevé du groupement	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
microhabitat	C10	C10	C15	B2	C15	C15	C15	C4	C15	C4	C15	C15	B2	C15	B2	C15	C15	C15	A4	C4	C1	B2	C15	C1	C15	C4	C5	C1	
recouvrement bryologique (%)	50	50	100	50	100	100	100	80	90	100	90	95	100	75	85	100	75	85	45	100	95	100	90	100	100	100	90	100	
surface du relevé (cm²)	39	65	50	50	45	50	49	50	49	50	32	45	50	50	17.5	28	50	30	50	48	50	63	50	14	45	39	45	28	
nombre d'espèces	13	11	6	8	11	8	6	5	5	5	9	8	11	8	5	7	10	11	13	6	7	8	6	4	5	6	6	3	
Combinaison caractéristique																													
<i>Riccardia longispica</i> (Steph.) Pearson	+	+		1	2	3	3	2	+	3	+	1	2	3	3	5	1	1	3	2	2	2	1	2		3	2		
<i>Syrrophodon hispidocostatus</i> Renault Cardot in Renault			1	1	+						1	2	+	2	+	2	1	+	+	3	2	5	1	1	+		2	4	2
<i>Trichosteleum debetiei</i> (Besch.) Kindb.							2					3						+	1	1	1	+							
Espèces différentielles de classe B																													
<i>Acrolejeunea pycnoclada</i> (Taylor) Schiffn.	1	i	+	+	i		+																						
<i>Cheilejeunea usambarana</i> (Steph.) Grolle	1	i			+														+										
<i>Taxilejeunea pulchriflora</i> Pearson				2	3	+	3	1	1	1	1	1																	
<i>Frullania capensis</i> Gottsche	+			+																									
<i>Frullania grossiclava</i> Steph.	+																	i	i	i									
<i>Acrolejeunea emergens</i> var. <i>emergens</i> (Mitt.) Steph.																		+											
<i>Microlejeunea africana</i> Steph.																			+										
<i>Cheilejeunea krakammae</i> (Lindenb.) R. M. Schust.																			+										
<i>Cheilejeunea trifaria</i> (Reinw., Blume et Nees) Mizut.														1				+							+				
<i>Schiffneriolejeunea pappana</i> (Nees) Gradst.																													
Espèces différentielles de classe C																													
<i>Prionolejeunea grata</i> (Gottsche) Schiffn.	1	1	1	2	+	3	3	3	3	3	2	3	+	3	+		4	3	2		3	+	3	2		3	1		
<i>Telaranea diacantha</i> (Mont.) Engel et Merr.	+			+	+	1	2			2	+	2	1	2		1	3	1	3	1	2	1	1	4	5	2	1	2	
<i>Ceratolejeunea zenkeri</i> Steph.	+	+	1								2	1	+	1	+	+	+	1								1			
<i>Bazzania decrescens</i> ssp. <i>molleri</i> Steph.				+							1	2	3	4	+								5						5
<i>Papillitopsis complanata</i> (Dixon) W.R. Buck & B.C. Tan						3					1		1	i	2														
<i>Mittenothamnium madagassum</i> (Besch.) Cardot							3	3									1				1								
<i>Bazzania decrescens</i> (Lehm. & Lindenb.) Trevis.																	1		+								3	1	
<i>Lopholejeunea minima</i> Vanden Berghen																													

à suivre

Tableau 12 : Groupement à *Taxilejeuna pulchriflora* Pearson

relevé n° d'ordre	136	200	77	82	112	123	91
référence relevé terrain	1900A1B2R2	1900C21C10R1	86B5A3R3	86B5C10R2	86C9C10R3	86C20C10R2	86B11C10R3
date d'émission de la coulée	1900	1900	1986	1986	1986	1986	1986
référence groupement	G13	G13	G13	G13	G13	G13	G9
n° relevé du groupement	1	2	3	4	5	6	7
microhabitat	B2	C10	A3	C10	C10	C10	C10
recouvrement bryologique (%)	40	40	50	60	10	40	70
surface du relevé (cm ²)	25	10	50	66	20	15	56
nombre d'espèces	4	3	2	2	1	4	5

Combinaison caractéristique

Taxilejeuna pulchriflora Pearson

Espèces différentielles

Leucomium strumosum (Hornsch.) Mitt.

Mittenothamnium madagassum (Besch.) Cardot

Espèces accidentelles

Prionolejeunea grata (Gottsche) Schiffn.

Cheilolejeunea krakammae (Lindenb.) R.M.Schust.

Bryum billardierei var. *billardierei* Schwägr.

Lejeunea tabularis (Spreng.) Gottsche et al.

Ceratolejeunea belangeriana (Gottsche) Steph.

Ceratolejeunea cornuta (Lindenb.) Steph.

Drepanolejeunea physaefolia (Gottsche) Steph.

Cheilolejeunea usambarana (Steph.) Grolle

Ceratolejeunea sp.

+	1	4	5	2	2	5
3						
	5					
+						4
	+		2			
		1				2
					+	
					i	
					1	
						i
						2
+						

Tableau 13 : Groupement à *Mastigophora diclados* (Brid. ex F. Weber) Nees et *Cheilolejeunea trifaria* (Reinw., Blume et Nees) Mizut.

relevé n° d'ordre	137	135	175	207	151	208	153	206	174	186	188	222	190
référence relevé terrain	1900A1B2R3	1900A1B2R1	1900B17C1R2	1900C23C1R2	1900A4C8R1	1900C23C2R1	1900A17C1R1	1900C23C1R1	1900B17C1R1	1900B24C1R2	1900B24C2R2	1900C25C1R2	1900B24C3R2
date d'émission de la coulée	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900
référence groupement	G14	G14	G14	G14	G14	G14	G14	G14	G14	G14	G14	G14	G14
n° relevé du groupement	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
microhabitat	B2	B2	C1	C1	C8	C2	C1	C1	C1	C1	C2	C1	C3
recouvrement bryologique (%)	100	100	100	100	85	100	100	100	90	100	80	100	95
surface du relevé (cm²)	50	50	40	40	50	50	50	50	40	45	40	25	50
nombre d'espèces	8	6	5	6	6	5	8	5	4	4	6	8	6

Combinaison caractéristique

Mastigophora diclados (Brid. ex F.Weber) Nees
Cheilolejeunea trifaria (Reinw., Blume et Nees) Mizut.

5	5	1	2	i	3	4	5	4	4	3	5	
	+		i		3	+	+	2	1	3		3

Espèces différentielles de classe C

Bazzania decrescens ssp. *molleri* Steph.
Telaranea diacantha (Mont.) Engel et Merr.
Bazzania decrescens (Lehm. & Lindenb.) Trevis.
Ceratolejeunea zenkeri Steph.
Prionolejeunea grata (Gottsche) Schiffn.
Mittenothamnium madagassum (Besch.) Cardot
Acroporium megasporum (Duby) M.Fleisch.
Riccardia nudiflora (Steph.) Grolle
Ceratolejeunea calabariensis Steph.
Calymperes hispidum Renaud & Cardot

+	1	5	5									
	1	+	1	4								
					2	3	3		+			
									1	+	1	3
1	+										+	
1	2											
		1		+								
			+	+								
							1	2				
											+	

Espèces compagnes

Syrrhopodon hispidocostatus Renaud Cardot in Renaud
Macromitrium mauritianum Schwägr.
Lejeunea flava (Sw.) Nees subsp. *flava* Schuster
Lopholejeunea eulopha (Taylor) Schiffn.
Taxilejeunea pulchriflora Pearson
Lopholejeunea subfusca (Nees) Schiffn.

		+	1			1	2			+		
										1	2	+
						i						
								i				
											+	
											+	

Espèces accidentelles

Bazzania roccatii Gola
Syrrhopodon apertifolius Besch.
Drepanolejeunea cambouena Steph.
Anastrophyllum piligerum (Reinw., Blume & Nees) Steph.
Jamesoniella contracta (Reinw., Blume & Nees) N.Kitag.
Acrolejeunea pycnoclada (Taylor) Schiffn.
Drepanolejeunea physaefolia (Gottsche) Steph.
Acrolejeunea emergens var. *emergens* (Mitt.) Steph.
Frullania grossiclava Steph.
Frullania capensis Gottsche
Frullania apicalis Mitt.
Schiffneriolejeunea pappeana (Nees) Gradst.
Dendroceros africanus Steph.
Colura sp. Section *Macrorhampus*
Dendroceros sp.

				3	4							
						+						
				+								
					i							
i												
						+						
+												
+												+
+												
										1		
												1
												2
						+						
											+	

Tableau 14 : Groupement à *Macromitrium mauritianum* Schwägr. et *Lopholejeunea subfusca* (Nees) Schiffn.

relevé n° d'ordre	163	224	185	187	233	152	147	198	169	176	230
référence relevé terrain	1900B1C2R1	1900C25C2R2	1900E24C1R1	1900E24C2R1	1900C25C16R3	1900A4C14R1	1900A1C16R1	1900C21C7R1	1900E1C14R3	1900B17C2R1	1900C25C14R1
date d'émission de la coulée	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900	1900
référence groupement	G15	G15	G15	G15	G15	G13	G15	G15	G15	G15	G15
n° relevé du groupement	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
microhabitat	C2	C2	C1	C2	C15	C14	C15	C7	C14	C2	C14
recouvrement bryologique (%)	95	70	95	100	70	90	75	80	70	100	100
surface du relevé (cm ²)	54	35	40	30	14	50	50	36	50	48	36
nombre d'espèces	3	9	4	6	6	6	5	7	5	5	3

Combinaison caractéristique

Macromitrium mauritianum Schwägr.

Lopholejeunea subfusca (Nees) Schiffn.

Lejeunea flava (Sw.) Nees subsp. *flava* Schuster

Espèces différentielles classe B

Microlejeunea africana Steph.

Cheilolejeunea trifaria (Reinw., Blume et Nees) Mizut.

Frullania usambarana Schiffn. ex Steph.

Frullania grossiclava Steph.

Frullania apicalis Mitt.

Schiffneriolejeunea pappeana (Nees) Gradst.

Frullania capensis Gottsche

Cheilolejeunea usambarana (Steph.) Grolle

Espèces différentielles classe C

Ceratolejeunea zenkeri Steph.

Calymperes hispidum Renauld & Cardot

Prionolejeunea grata (Gottsche) Schiffn.

Ceratolejeunea calabariensis Steph.

Lejeunea confusa E.W. Jones

Espèces compagnes

Taxilejeunea pulchriflora Pearson

Radulina borbonica (Bél.) W.R.Buck

Lopholejeunea eulopha (Taylor) Schiffn.

Trichosteleum debettei (Besch.) Kindb.

Espèces accidentelles

Dendroceros borbonicus Steph.

Macrohymenium acidodon (Mont.) Dozy & Molk.

Conoscyphus trapezioides (Sande Lac.) Schiffn.

Dendroceros sp.

5	+		5		i	2	+	+	5	+
+	1	1	i				1	5		i
	1			2				1		

	+	+								
	1		+							
	+									
					+	1		3		
						2				
						3	+	3	+	
							i		+	
									+	

	1	1	1							
		5	1	1						
				2						
				1			1			
				+	4	2	2			

				1	+					
+					i					
	2								1	
					+					

							5			
										5
				+						
	1									

Tableau 16 : Groupement à *Pyrrhobryum spiniforme* (Hedw.) Mitt. et *Bazzania decrescens* ssp. Molleri Steph.

relevé n° d'ordre	168	169	166	117	143	114	142	144	145	146	115	101	103	104	153	141	95	167
référence relevé terrain	KIPC6C8R1	KIPC6C8R2	KIPC6C7R2	KIPB12C5R2	KIPC18C4R3	KIPB12C4R1	KIPC18C4R2	KIPC18C5R1	KIPC18C5R2	KIPC18C5R3	KIPB12C4R2	KIPB5C4R1	KIPB5C4R3	KIPB5C5R1	KIPC6A4R1	KIPC18C4R1	KIPB5C1R1	KIPC6C7R3
date d'émission de la coulée	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700
référence groupement	G18	G18	G18	G18	G18	G18	G18	G18	G18	G18	G18	G18	G18	G18	G18	G18	G18	G18
n° relevé du groupement	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
microhabitat	C8	C8	C7	C5	C4	C4	C4	C5	C5	C5	C4	C4	C4	C5	A4	C4	C1	C7
recouvrement bryologique (%)	80	95	100	70	100	100	100	100	95	100	90	100	100	100	50	100	95	100
surface du relevé (cm²)	48	70	54	70	18	72	80	77	117	50	50	48	40	48	14	104	48	65
nombre d'espèces	5	7	4	8	4	8	5	4	4	8	9	7	10	8	11	7	13	7

Combinaison caractéristique

<i>Pyrrhobryum spiniforme</i> (Hedw.) Mitt.	2	+	1	+		4	5	1	1	2	3	+	2	2	+	1	+	4
<i>Bazzania decrescens</i> ssp. <i>molleri</i> Steph.	3		5	2	5	3	2	1	3	2	3		1			3	2	3
<i>Riccardia longispica</i> (Steph.) Pearson					3			3				1						1
<i>Bazzania nitida</i> (F.Weber) Grolle	2	3	2	1														
Espèces différentielles de classe C																		
<i>Prionolejeunea grata</i> (Gottsche) Schiffn.		+			2	i	1			+	+	1	1	1	1	i	1	3
<i>Telaranea diacantha</i> (Mont.) Engel et Merr.	3	2		1		1		4	4	4	1	5	2	1	+		1	
<i>Riccardia nudiflora</i> (Steph.) Grolle					2					2				1				
<i>Ceratolejeunea calabariensis</i> Steph.														3				1
<i>Ceratolejeunea zenkeri</i> Steph.		i														+		
<i>Lejeunea confusa</i> E.W. Jones						1												
<i>Bazzania decrescens</i> (Lehm. & Lindenb.) Trevis.			3															
<i>Radulina borbonica</i> (Bél.) W.R.Buck																	1	+
<i>Radula evelynae</i> Yamada																	1	
Espèces différentielles de sous classe C2																		
<i>Heteroscyphus dubius</i> (Gottsche) Schiffn.						1	i				1		2	2	+	+		+
<i>Ceratolejeunea stictophylla</i> Herzog ex. Vanden Berghen				+	+	i				+		+						1
Espèces compagnes et accidentelles																		
<i>Syrrhopodon prolifer</i> var. <i>hispidocostatus</i> (Renauld & Cardot in Renauld) Orbán & W.D.Reese	1			2							+							
<i>Syrrhopodon gardneri</i> (Hook.) Schwägr.		3																
<i>Leucoloma capillifolium</i> Renauld			1															
<i>Plagiochila repanda</i> (Schwägr.) Lindenb.				+														
<i>Lejeunea flava</i> (Sw.) Nees subsp. <i>flava</i> Schuster				+														
<i>Syrrhopodon gaudichaudii</i> Mont.								+	+									
<i>Bazzania roccatii</i> Gola										i								
<i>Cephalozia connivens</i> ssp. <i>fissa</i> Váňa										i								
<i>Trichosteleum debettei</i> (Besch.) Kindb.											+	1	1					
<i>Lejeunea camerunensis</i> (Steph.) E.W.Jones												1						+
<i>Callicostella fissidentella</i> (Besch.) Kindb.														+	+			
<i>Leucomium strumosum</i> (Hornsch.) Mitt.														1	+			
<i>Leucoloma longifolium</i> (Brid.) Wijk & Margad.															+	4		
<i>Taxilejeunea pulchriflora</i> Pearson															2			
<i>Plagiochila pectinata</i> Willd. ex Lindenb.																		i
<i>Taxilejeunea conformis</i> (Mont. et Nees) Steph.																		1
<i>Acroporium pungens</i> (Hedw.) Broth																		+
<i>Leucophanes hildebrandtii</i> Müll.Hal.													+					i
<i>Fissidens brevifrons</i> Mitt.															+			
<i>Riccardia amazonica</i> (Spruce) Schiffn ex Gradst																	+	
<i>Metzgeria furcata</i> (L.) Dumort.													+					+
<i>Ceratolejeunea diversicornua</i> Steph.													+					
<i>Riccardia</i> sp.											i		+			i		
<i>Calymperes</i> sp.						i												

Tableau 17 : Groupement à *Radulina borbonica* (Bél.) W.R.Buck et *Radula evelynae* Yamada

relevé n° d'ordre	106	118	108	130	129	124	105	107	147	139	96	148	125	126	97	138
référence relevé terrain	KIPB5C9R1	KIPB12C11R1	KIPB12A5R1	KIPC3C4R2	KIPC3C4R1	KIPC3C1R1	KIPB5C7R1	KIPB5C11R1	KIPC18C12R1	KIPC18C2R1	KIPB5C1R2	KIPC18C14R1	KIPC3C1R2	KIPC3C1R3	KIPB5C1R3	KIPC18C1R1
date d'émission de la coulée	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700
référence groupement	G19	G19	G19	G19	G19	G19	G19	G19	G19	G19	G19	G19	G19	G19	G19	G19
n° relevé du groupement	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
microhabitat	C9	C11	A5	C4	C4	C1	C7	C11	C12	C2	C1	C14	C1	C1	C1	C1
recouvrement bryologique (%)	100	20	95	75	100	70	75	50	5	100	100	75	50	80	100	100
surface du relevé (cm²)	48	50	30	50	66	49	32	56	50	140	9	56	48	35	24	120
nombre d'espèces	6	8	6	10	11	9	8	8	7	6	7	9	11	6	6	8
Combinaison caractéristique																
<i>Radulina borbonica</i> (Bél.) W.R.Buck	+		+	3	i	+	3	+			+	+	3		i	
<i>Radula evelynae</i> Yamada	1	1				4			2	3	3	2	1	2		
<i>Leucophanes rodriguezii</i> Müll.Hal.							3	+		1	+	1	2			
<i>Chiloscyphus martianus</i> (Nees) J.J.Engel et R.M.Schust.					1		i	i								
<i>Lopholejeunea nigricans</i> (Lindenb.) Schiffn.												1	3	2	3	3
Espèces différentielles de classe C																
<i>Prionolejeunea grata</i> (Gottsche) Schiffn.		+	1	1	1	2			+	1	1	+	3	+	+	1
<i>Telaranea diacantha</i> (Mont.) Engel et Merr.	1		+	1	5		i	+								
<i>Pyrrhobryum spiniforme</i> (Hedw.) Mitt.				+												
<i>Bazzania decrescens ssp. mollerii</i> Steph.					1							1				2
<i>Ceratolejeunea calabariensis</i> Steph.						2			2	+		3				
<i>Ceratolejeunea zenkeri</i> Steph.							i						3			
<i>Lejeunea confusa</i> E.W. Jones						2			1				1			
<i>Bazzania decrescens</i> (Lehm. & Lindenb.) Trevis.																
<i>Ectropothecium valentinii</i> Besch.																5
Espèces différentielles de sous classe C2																
<i>Ceratolejeunea stictophylla</i> Herzog ex. Vanden Berghen				1	2		+				+			2	3	
<i>Heteroscyphus dubius</i> (Gottsche) Schiffn.			2	1	2		+						+			
Espèces compagnes et accidentelles																
<i>Leucophanes hildebrandtii</i> Müll.Hal.	4															
<i>Lejeunea eckloniana</i> Lindenb.	2															
<i>Lejeunea camerunensis</i> (Steph.) E.W.Jones		1									1	2		2		
<i>Fissidens brevifrons</i> Mitt.			4													
<i>Leucomium strumosum</i> (Horns.) Mitt.			+													
<i>Acroporium megasporum</i> (Duby) M.Fleisch.				+												
<i>Leucophanes angustifolium</i> Renaud & Cardot		2		i												
<i>Aerobryidium subpligerum var. majus</i> (Renaud & Cardot) Wijk & Margad.				+												
<i>Riccardia amazonica</i> (Spruce) Schiffn ex Gradst					1	2										
<i>Papillidiopsis complanata</i> (Dixon) W.R. Buck & B.C.Tan						1										
<i>Lopholejeunea subfusca</i> (Nees) Schiffn.							i		+							
<i>Aerobryopsis capensis</i> (Müll.Hal.) M.Fleisch.						1										
<i>Metzgeria furcata</i> (L.) Dumort.			i				1									
<i>Lejeunea caespitosa</i> Lindenb.							2	1		5						
<i>Ceratolejeunea diversicornua</i> Steph.								1								
<i>Cololejeunea haskariana</i> (Lehm. & Lindenb.) Schiffn.								2								
<i>Metzgeria madagassa</i> Steph.	1										3					
<i>Cheilolejeunea surrepens</i> (Mitt.) E.W.Jones						1			+				1			
<i>Microlejeunea africana</i> Steph.										1			i			
<i>Leucoloma rutenbergii var. elatum</i> Renaud										5						
<i>Frullania usambarana</i> Schiffn. ex Steph.												i				
<i>Calymperes hispidum</i> Renaud & Cardot														+		
<i>Mittenothamnium bescherellei</i> (Renaud & Cardot) Cardot													4			
<i>Trichosteleum debettei</i> (Besch.) Kindb.														3		
<i>Taxilejeunea pulchriflora</i> Pearson														+		
<i>Cololejeunea duvignaudii var. papillata</i> Tixier																i
<i>Lejeunea obtusata</i> Gottsche																+
<i>Lopholejeunea obtusilacera</i> Herzog																+
<i>Cololejeunea obliqua</i> (Nees & Mont.) Schiffn.		1														
<i>Leucoloma sp.</i>						+										
<i>Calymperes sp.</i>															i	i
<i>Metzgeria sp.</i>							i									
<i>Plagiochila sp.</i>									i							
<i>Leucophanes sp.</i>							i									i

Tableau 18 : Groupement à *Calymperes hispidum* Renauld & Cardot et *Lopholejeunea obtusilacera* Herzog

relevé n° d'ordre	98	100	6	10	9
référence relevé terrain	KIPB5C2R1	KIPB5C3R1	KIPA23C1R3	KIPA23C3R1	KIPA23C2R3
date d'émission de la coulée	1700	1700	1700	1700	1700
référence groupement	G20	G20	G20	G20	G20
n° relevé du groupement	1	2	3	4	5
microhabitat	C2	C3	C1	C3	C2
recouvrement bryologique (%)	100	100	80	100	100
surface du relevé (cm ²)	60	54	42	40	42
nombre d'espèces	9	9	8	9	8

Combinaison caractéristique

Calymperes hispidum Renauld & Cardot

Lejeunea confusa E.W. Jones

Lopholejeunea obtusilacera Herzog

Leucophanes hildebrandtii Müll.Hal.

Espèces différentielles (de classe)B

Microlejeunea africana Steph.

Espèces différentielles (de classe)C

Prionolejeunea grata (Gottsche) Schiffn.

Ceratolejeunea calabariensis Steph.

Plagiochila boivinii Steph.

Bazzania decrescens ssp. molleri Steph.

Radula evelynae Yamada

Acroporium pungens (Hedw.) Broth

Telaranea diacantha (Mont.) Engel et Merr.

Radula flaccida Lindeb.et Gottsche

Leucophanes angustifolium Renauld & Cardot

Espèces différentielles de sous classe C1

Mastigophora diclados (Brid. ex F.Weber) Nees

Espèces différentielles de sous classe C2

Ceratolejeunea stictophylla Herzog ex. Vanden Berghen

Heteroscyphus dubius (Gottsche) Schiffn.

Espèces accidentelles

Lopholejeunea subfusca (Nees) Schiffn.

Papillidiopsis mahensis (Besch.) O'Shea

Lejeunea caespitosa Lindenb.

Cheilolejeunea surrepens (Mitt.) E.W.Jones

Callicostella fissidentella (Besch.) Kindb.

Plagiochila pectinata Willd. ex Lindenb.

Lejeunea flava (Sw.) Nees subsp. *flava* Schuster

Papillidiopsis complanata (Dixon) W.R Buck & B.C.Tan

1	+	+	1	1
1		2	2	3
	i		3	i
	i	3		

			+	
--	--	--	---	--

+	+	3	2	1
	1		3	
3		+		
1				
2				
	4			
		1		+
			1	
				3

	i			
--	---	--	--	--

i				i
		+		

+				
+				
	1			
	+			
		+		
			1	
			2	
				+

Tableau 19 : Groupement à *Prionolejeunea grata* (Gottsche) Schiffn. et *Ceratolejeunea stictophylla* Herzog ex. Vanden Berghen

relevé n° d'ordre	14	165	62	152
référence relevé terrain	KIPA23C4R2	KIPC6C7R1	KIPA11C4R3	KIPC18C16R1
date d'émission de la coulée	1700	1700	1700	1700
référence groupement	G21	G21	G21	G21
n° relevé du groupement	1	2	3	4
microhabitat	C4	C7	C4	C16
recouvrement bryologique (%)	100	100	100	100
surface du relevé (cm ²)	77	63	70	65
nombre d'espèces	6	10	9	6

Espèces différentielles de classe C

- Prionolejeunea grata* (Gottsche) Schiffn.
- Ceratolejeunea stictophylla* Herzog ex. Vanden Berghen
- Ceratolejeunea calabariensis* Steph.
- Telaranea diacantha* (Mont.) Engel et Merr.
- Bazzania decrescens* (Lehm. & Lindenb.) Trevis.
- Bazzania decrescens* ssp. *molleri* Steph.
- Heteroscyphus dubius* (Gottsche) Schiffn.
- Riccardia longispica* (Steph.) Pearson

1	4	1	+
	1		+
3		2	
+	1	1	
4			
		3	+
	1	+	
		3	

Espèces différentielles de sous classe C1

- Acroporium megasporum* (Duby) M.Fleisch.
- Mastigophora diclados* (Brid. ex F.Weber) Nees
- Plagiochila repanda* (Schwägr.) Lindenb.

i	2	1	
2	i	1	
	2	+	+

Espèces accidentelles

- Lejeunea flava* (Sw.) Nees subsp. *flava* Schuster
- Leucoloma capillifolium* Renauld
- Ectropothecium valentinii* Besch.
- Leucoloma fuscifolium* Besch.
- Riccardia* sp.

	+		
	+		
			+
			5
	1		

Tableau 20 : Groupement à *Plagiochila repanda* (Schwägr.) Lindenb. et *Leujeunea camerunensis* (Steph.) E.W.Jones

relevé n° d'ordre	8	156	159	160	161	162	163	47	59	164	12	32	34	157	158	174	86	88
référence relevé terrain	KIPA23C2R2	KIPC6C1R1	KIPC6C2R1	KIPC6C2R2	KIPC6C2R3	KIPC6C3R1	KIPC6C3R2	KIPA8C14R2	KIPA11C3R3	KIPC6C3R3	KIPA23C3R3	KIPA8C3R1	KIPA8C3R3	KIPC6C1R2	KIPC6C1R3	KIPC6C16R1	KIPB25C8R1	KIPB25C10R2
date d'émission de la coulée	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700
référence groupement	G22	G22	G22	G22	G22	G22	G22	G22	G22	G22	G22	G22	G22	G22	G22	G22	G22	G22
n° relevé du groupement	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
microhabitat	C2	C1	C2	C2	C2	C3	C3	C14	C3	C3	C3	C3	C3	C1	C1	C16	C8	C10
recouvrement bryologique (%)	100	100	75	50	10	80	100	100	95	95	90	100	80	95	85	100	60	30
surface du relevé (cm²)	30	80	72	90	56	70	72	32	56	117	40	50	77	88	56	63	50	28
nombre d'espèces	9	11	8	9	6	12	8	10	9	11	12	13	10	10	17	12	5	3

Combinaison caractéristique

Plagiochila repanda (Schwägr.) Lindenb.

Leujeunea camerunensis (Steph.) E.W.Jones

Lopholejeunea nigricans (Lindenb.) Schiffn.

Lopholejeunea obtusilacera Herzog

Leucoloma seychellense Besch.

Radula evelynae Yamada

Espèces différentielles (de classe) C

Prionolejeunea grata (Gottsche) Schiffn.

Calymperes hispidum Renaud & Cardot

Ceratolejeunea calabariensis Steph.

Cololejeunea peponiformis Mizut.

Ceratolejeunea zenkeri Steph.

Lopholejeunea minima Vanden Berghen

Plagiochila pectinata Willd. ex Lindenb.

Bazzania decrescens ssp. molleri Steph.

Lejeunea confusa E.W. Jones

Leucophanes rodriguezii Müll. Hal.

Radula flaccida Lindeb. et Gottsche

Riccardia nudiflora (Steph.) Grolle

Acroporium pungens (Hedw.) Broth

Lopholejeunea grandicrista Steph.

Radula appressa Mitt.

Espèces différentielles de sous classe C1

Mastigophora diclados (Brid. ex F.Weber) Nees

Acroporium megasporum (Duby) M.Fleisch.

Espèces différentielles de sous classe C2

Ceratolejeunea stictophylla Herzog ex. Vanden Berghen

Heteroscyphus dubius (Gottsche) Schiffn.

Espèces compagnes et accidentelles

Leucoloma capillifolium Renaud

Macromitrium mauritanium Schwägr.

Lejeunea tabularis (Spreng.) Gottsche et al.

Cololejeunea obliqua (Nees & Mont.) Schiffn.

Frullania capensis Gottsche

Radula stenocalyx Mont.

Trichosteleum debettei (Besch.) Kindb.

Lopholejeunea eulopha (Taylor) Schiffn.

Leucophanes angustifolium Renaud & Cardot

Microlejeunea africana Steph.

Lejeunea flava (Sw.) Nees *subsp. flava* Schuster

1	1	1	+	1	1	+				2	2			+	1	4		
	+		1		+					+	2	3	2		3		3	3
	1	1			+			+		3		2		3	i			
3			1	1		+	1							1			1	1
		2	+			+				2				2	1			
			1		3	1				1		+						

+	+	2		1	+		+	+	1	1		i	1	2	4			
2	+		1	1	1	1	2	+	+	1	+	+	+	+				
2				i		1	1		1	2		2	1					
	+				i							i			+			
		1						2				3						
													i			+		
															1			
														3				
2						i												
				1						3								
								+										
																+		
i																		
											2							
	+																4	3

		1			+			3	i	+	i	3		i	+			
										1	+	+	+	+				

															1	3		
																i		

							+							1	2	1		
							1	i			+	1						
											+							
	+																	
							2				+							
										1							i	
														+				
								2	i									
	5						4									2		
			+								+							
											i							

à suivre

Tableau 21 : Groupement à *Leucoloma capillifolium* Renauld

relevé n° d'ordre	173	175	176	15	36	37	35	60	65	61	132	133
référence relevé terrain	KIPC6C15R3	KIPC6C16R2	KIPC6C16R3	KIPA23C4R3	KIPA8C4R2	KIPA8C5R1	KIPA8C4R1	KIPA11C4R1	KIPA11C5R3	KIPA11C4R2	KIPC3C16R1	KIPC3C16R2
date d'émission de la coulée	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700
référence groupement	G23	G23	G23	G23	G23	G23	G23	G23	G23	G23	G23	G23
n° relevé du groupement	1	2	3	4	6	7	5	8	9	10	11	12
microhabitat	C15	C16	C16	C4	C4	C5	C4	C4	C5	C4	C16	C16
recouvrement bryologique (%)	50	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
surface du relevé (cm ²)	13	99	112	42	35	50	55	50	50	50	78	54
nombre d'espèces	7	8	15	5	7	7	8	6	8	6	6	7

Combinaison caractéristique

Leucoloma capillifolium Renauld

Espèces différentielles de classe C

Prionolejeunea grata (Gottsche) Schiffn.

Ceratolejeunea zenkeri Steph.

Bazzania decrescens ssp. molleri Steph.

Telaranea diacantha (Mont.) Engel et Merr.

Riccardia longispica (Steph.) Pearson

Ceratolejeunea calabariensis Steph.

Radula evelynae Yamada

Lopholejeunea nigricans (Lindenb.) Schiffn.

Acroporium pungens (Hedw.) Broth

Riccardia nudiflora (Steph.) Grolle

Lejeunea camerunensis (Steph.) E.W.Jones

Papillidiopsis complanata (Dixon) W.R. Buck & B.C.Tan

Bazzania decrescens (Lehm. & Lindenb.) Trevis.

Mittenothamnium madagassum (Besch.) Cardot

Espèces différentielles de sous classe CI

Plagiochila repanda (Schwägr.) Lindenb.

Acroporium megasporum (Duby) M.Fleisch.

Mastigophora diclados (Brid. ex F.Weber) Nees

Espèces différentielles de sous classe C1

Heteroscyphus dubius (Gottsche) Schiffn.

Espèces compagnes et accidentelles

Pyrrhobryum spiniforme (Hedw.) Mitt.

Radulina borbonica (Bél.) W.R.Buck

Callicostella usambarica (Müll.Hal) Broth.

Ceratolejeunea variabilis (Lindenb.) Schiffn.

Ceratolejeunea diversicornua Steph.

Frullania capensis Gottsche

Mittenothamnium bescherellei (Renauld & Cardot) Cardot

Riccardia ramosissima (Steph.) Grolle

Riccardia limbata (Steph.) E.W.Jones

Syrrhopodon hispidocostatus Renauld Cardot in Renauld

Leucophanes sp.

Rhaphidostichum gracile Dixon

Leucoloma cf. boivinianum var. boivinianum Besch.

3	5	5	2	i	2	1	3	4	5	3	4
---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

+	1	1	2	1	1	1	+	+	+	1	+
1		2	1		1	1	+				
+					3	5				2	i
			+	3	+			+			
			5		+		3		1		
				+				+		2	1
	+	2									
		2									
		+									
		+									
		1		+							
								1	1		
								+	1		
										4	

	+	3									
			1	2	+	1					
					+	3	1	+			

1	1	1				i				1	1
---	---	---	--	--	--	---	--	--	--	---	---

i											
i		+									
	3										
	+										
	+	1									
		+									
		1									
						+					
					5						
								1			
		i									
											2
											4

Tableau 22 : Groupement à *Plagiochila pectinata* Willd. ex Lindenb. et *Ceratolejeunea zenkeri* Steph.

relevé n° d'ordre	51	52	26	54	55	49	24	64	25	58	18
référence relevé terrain	KIPA11C1R1	KIPA11C1R2	KIPA8C1R1	KIPA11C2R1	KIPA11C2R2	KIPA11A1R1	KIPA8A5R2	KIPA11C5R2	KIPA8B2R1	KIPA11C3R2	KIPA23C11R2
date d'émission de la coulée	1700 1700 1700 1700 1700 1700 1700 1700 1700 1700 1700										
référence groupement	G24 G24 G24 G24 G24 G24 G24 G24 G24 G24 G24										
n° relevé du groupement	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
microhabitat	C1	C1	C1	C2	C2	A1	A5	C5	B2	C3	C11
recouvrement bryologique (%)	100	80	95	100	40	100	100	100	100	40	30
surface du relevé (cm ²)	50	50	60	50	35	50	50	50	30	30	40
nombre d'espèces	5	6	10	8	9	8	8	8	7	10	8
Combinaison caractéristique											
<i>Plagiochila pectinata</i> Willd. ex Lindenb.	3	1	1	i	2	5	5	1	1	i	+
<i>Ceratolejeunea zenkeri</i> Steph.	1		1	1		+	1		1	1	
Espèces différentielles (de classe) C											
<i>Prionolejeunea grata</i> (Gottsche) Schiffn.	1	1	1	+	+	2	+	1	2		2
<i>Ceratolejeunea calabariensis</i> Steph.		1			1			1			1
<i>Telaranea diacantha</i> (Mont.) Engel et Merr.									3		
<i>Bazzania decrescens ssp. molleri</i> Steph.	4			3				+	3	1	
<i>Lejeunea confusa</i> E.W. Jones					+				+	2	1
<i>Lopholejeunea obtusilacera</i> Herzog					1						
<i>Radula flaccida</i> Lindeb. et Gottsche											1
Espèces différentielles de sous classe C1											
<i>Mastigophora diclados</i> (Brid. ex F.Weber) Nees	1		+	1	i		+	3		+	
<i>Acroporium megasporum</i> (Duby) M.Fleisch.			1		1	+	+	2	+		
<i>Plagiochila repanda</i> (Schwägr.) Lindenb.		3	2	5	+					i	
Espèces différentielles de sous classe C2											
<i>Heteroscyphus dubius</i> (Gottsche) Schiffn.						i				1	
Espèces compagnes et accidentelles											
<i>Leucoloma capillifolium</i> Renault						+	2	+			
<i>Riccardia limbata</i> (Steph.) E.W.Jones							+	+			
<i>Frullania capensis</i> Gottsche										+	
<i>Riccardia longispica</i> (Steph.) Pearson						+					
<i>Trichosteleum debettei</i> (Besch.) Kindb.							+				
<i>Lopholejeunea eulopha</i> (Taylor) Schiffn.			+								
<i>Leucophanes angustifolium</i> Renault & Cardot						+					
<i>Microlejeunea africana</i> Steph.											+
<i>Lopholejeunea subfusca</i> (Nees) Schiffn.		2									
<i>Frullania apiculata</i> (Reinw., Blume & Nees) Nees										+	
<i>Cheilolejeunea trifaria</i> (Reinw., Blume et Nees) Mizut.					+					+	
<i>Radula comorensis</i> Steph.			2								
<i>Lopholejeunea quinquecarinata</i> Vanden Berghen			+								
<i>Rhaphidorrhynchium cf. rubricaula</i> (Besch.) Broth.			+								
<i>Colura tenuicornis</i> (A.Evans) Steph.		+									
<i>Jaegerina solitaria</i> (Brid.) A.Jaeger				1							
<i>Ceratolejeunea diversicornua</i> Steph.											+
<i>Leucophanes sp.</i>											i

Tableau 24 : Groupement à *Leucomium strumosum* (Hornsch.) Mitt. et *Fissidens brevifrons* Mitt.

relevé n° d'ordre	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	
KIP18A4R2																			
KIP25C11R1																			
KIPC3A4R2																			
KIPC3A4R1																			
KIPC6C15R1																			
KIPC6C15R2																			
KIPC6A4R2																			
KIPC3A4R3																			
KIPC6A4R3																			
KIPB25A1R2																			
KIPB25A2R3																			
KIPB25A2R2																			
KIPB25A2R1																			
KIPB5A4R1																			
KIPB25A1R3																			
KIPB25A1R1																			
KIPA23A1R3																			
KIPA11A5R1																			
KIPB5A4R2																			
KIPA23C4R1																			
KIPA23A1R2																			
KIPA23A1R1																			
KIPA8A5R1																			
1700																			
G26																			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
A5	A1	A1	C4	A4	A5	A1	A1	A1	A4	A2	A2	A2	A1	A4	A4	A4	C15	C15	A4
90	70	100	100	50	90	100	60	100	60	70	100	100	50	60	60	90	80	30	100
50	24	24	30	63	54	48	50	21	36	28	50	50	50	50	80	48	22	54	77
12	8	9	10	6	10	9	6	9	8	4	8	8	10	7	8	5	10	8	6

relevé n° d'ordre	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700
KIPB25A1R2																			
KIPB25A2R3																			
KIPB25A2R2																			
KIPB25A2R1																			
KIPB5A4R1																			
KIPB25A1R3																			
KIPB25A1R1																			
KIPA23A1R3																			
KIPA11A5R1																			
KIPB5A4R2																			
KIPA23C4R1																			
KIPA23A1R2																			
KIPA23A1R1																			
KIPA8A5R1																			
1700																			
G26																			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
A5	A1	A1	C4	A4	A5	A1	A1	A1	A4	A2	A2	A2	A1	A4	A4	A4	C15	C15	A4
90	70	100	100	50	90	100	60	100	60	70	100	100	50	60	60	90	80	30	100
50	24	24	30	63	54	48	50	21	36	28	50	50	50	50	80	48	22	54	77
12	8	9	10	6	10	9	6	9	8	4	8	8	10	7	8	5	10	8	6

relevé n° d'ordre	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700
KIPB25A1R2																			
KIPB25A2R3																			
KIPB25A2R2																			
KIPB25A2R1																			
KIPB5A4R1																			
KIPB25A1R3																			
KIPB25A1R1																			
KIPA23A1R3																			
KIPA11A5R1																			
KIPB5A4R2																			
KIPA23C4R1																			
KIPA23A1R2																			
KIPA23A1R1																			
KIPA8A5R1																			
1700																			
G26																			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
A5	A1	A1	C4	A4	A5	A1	A1	A1	A4	A2	A2	A2	A1	A4	A4	A4	C15	C15	A4
90	70	100	100	50	90	100	60	100	60	70	100	100	50	60	60	90	80	30	100
50	24	24	30	63	54	48	50	21	36	28	50	50	50	50	80	48	22	54	77
12	8	9	10	6	10	9	6	9	8	4	8	8	10	7	8	5	10	8	6

relevé n° d'ordre	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700
KIPB25A1R2																			
KIPB25A2R3																			
KIPB25A2R2																			
KIPB25A2R1																			
KIPB5A4R1																			
KIPB25A1R3																			
KIPB25A1R1																			
KIPA23A1R3																			
KIPA11A5R1																			
KIPB5A4R2																			
KIPA23C4R1																			
KIPA23A1R2																			
KIPA23A1R1																			
KIPA8A5R1																			
1700																			
G26																			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
A5	A1	A1	C4	A4	A5	A1	A1	A1	A4	A2	A2	A2	A1	A4	A4	A4	C15	C15	A4
90	70	100	100	50	90	100	60	100	60	70	100	100	50	60	60	90	80	30	100
50	24	24	30	63															

Tableau 25 : Groupement à *Leucophanes angustifolium* Renauld & Cardot et *Mittenothamnium madagassum* (Besch.) Cardot

relevé n° d'ordre	112	110	82	109	81	80	148	134	131	137	205
référence relevé terrain	KIPB12C2R2	KIPB12C1R2	KIPB25C2R1	KIPB12C1R1	KIPB25C1R2	KIPB25C1R1	1900A1C15R2	KIPC3C16R3	KIPC3C4R3	KIPC18A4R3	1900C21C15R3
date d'émission de la coulée	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1900	1700	1700	1700	1900
référence groupement	G27	G27	G27	G27	G27	G27	G27	G27	G27	G27	G27
n° relevé du groupement	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
microhabitat	C2	C1	C2	C1	C1	C1	C15	C16	C4	A4	C15
recouvrement bryologique (%)	60	50	90	60	100	100	35	100	60	90	100
surface du relevé (cm ²)	48	63	48	48	50	50	39	42	32	105	48
nombre d'espèces	6	5	11	8	7	8	5	9	6	8	4

Combinaison caractéristique

Leucophanes angustifolium Renauld & Cardot

Mittenothamnium madagassum (Besch.) Cardot

Espèces différentielles de classe A

Riccardia amazonica (Spruce) Schiffn ex Gradst

Espèces différentielles de classe B

Acrolejeunea pycnoclada (Taylor) Schiffn.

Espèces différentielles de classe C

Lejeunea confusa E.W. Jones

Cololejeunea obliqua (Nees & Mont.) Schiffn.

Plagiochila boivinii Steph.

Bazzania decrescens (Lehm. & Lindenb.) Trevis.

Radula evelynae Yamada

Radula appressa Mitt.

Ceratolejeunea calabariensis Steph.

Prionolejeunea grata (Gottsche) Schiffn.

Telaranea diacantha (Mont.) Engel et Merr.

Bazzania decrescens ssp. molleri Steph.

Prionolejeunea grata (Gottsche) Schiffn.

Lopholejeunea nigricans (Lindenb.) Schiffn.

Lopholejeunea minima Vanden Berghen

Taxilejeunea conformis (Mont. et Nees) Steph.

Espèces différentielles de sous classe C1

Mastigophora diclados (Brid. ex F.Weber) Nees

Plagiochila repanda (Schwägr.) Lindenb.

Espèces différentielles de sous classe C2

Heteroscyphus dubius (Gottsche) Schiffn.

Ceratolejeunea stictophylla Herzog ex. Vanden Berghen

Espèces accidentelles

Syrrophodon pottioides S. Orbán

Rhaphidostichum gracile Dixon

Radula cf. evelynae Yamada

Calymperes hispidum Renauld & Cardot

Lopholejeunea obtusilacera Herzog

Metzgeria furcata (L.) Dumort.

2	3	1	1	2	2						
		1	+	i	2	2	2	+	1	5	

								3			
--	--	--	--	--	--	--	--	---	--	--	--

						+		+			
--	--	--	--	--	--	---	--	---	--	--	--

+		+	+	+		+	2				
	1	+			+						
		1			3						
+	1										
	1	+									
				5							
					2						
							3	+	2	2	
							i		4	1	
			+								
					+						
			i								
					1						
								2			

					+						
				1							

		+		+			1	+	+		
	+		1				3				

2											
+											
i											
		1									
		1									
		2									

à suivre

Radulina borbonica (Bél.) W.R.Buck
Porotrichum elongatum (Welw. & DuBy) A. Gepp
Hypopterygium tamarisci (Sw. ex Sw.) Brid. ex Müll.Hal.
Ceratolejeunea belangeriana (Gottsche) Steph.
Lejeunea papilionacea Steph.
Lejeunea caespitosa Lindenb.
Leucoloma seychellense Besch.
Fissidens plumosus Hornsch.
Ectropothecium regulare (Brid.) A. Jaeger
Riccardia cf. erosa (Steph.) E.W.Jones
Cylindrocolea ssp. (E.W.Jones) R.M.Schuster
Gymnostomiella vernicosa var. *tenerum* (Müll.Hal. ex Dusén)
 Arts
Taxilejeunea sp.

		1	+						
			2						
				1					
					1				
					+				
						+			+
						2			
								3	
								1	
								+	
								+	
								+	
							i		

Tableau 26 : Groupement à *Cheilolejeunea surrepens* (Mitt.) E.W.Jones et *Ceratolejeunea zenkeri* Steph.

relevé n° d'ordre	111	128	99	83	140	84	48	85	127
référence relevé terrain	KIPB12C2R1	KIPC3C2R2	KIPB5C2R2	KIPB25C2R2	KIPC18C3R1	KIPB25C3R1	KIPA8C14R3	KIPB25C3R2	KIPC3C2R1
date d'émission de la coulée	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700	1700
référence groupement	G28	G28	G28	G28	G28	G28	G28	G28	G28
n° relevé du groupement	1	2	3	4	5	6	7	8	9
microhabitat	C2	C2	C2	C2	C3	C3	C14	C3	C2
recouvrement bryologique (%)	55	95	70	95	50	80	80	95	100
surface du relevé (cm ²)	40	42	20	50	70	50	48	50	56
nombre d'espèces	5	7	5	7	12	8	8	10	5
Combinaison caractéristique									
<i>Cheilolejeunea surrepens</i> (Mitt.) E.W.Jones	4	1	3	i	2		+	1	2
<i>Ceratolejeunea zenkeri</i> Steph.		i	3		2	2	1		2
<i>Metzgeria furcata</i> (L.) Dumort.		+	+	+	1				
<i>Calymperes hispidum</i> Renauld & Cardot					i	1	1	1	
Espèces différentielles (de classe) B									
<i>Microlejeunea africana</i> Steph.					+	i	+	+	i
<i>Cheilolejeunea trifaria</i> (Reinw., Blume et Nees) Mizut.					2				
<i>Frullania capensis</i> Gottsche	+								
Espèces différentielles (de classe) C									
<i>Radula evelynae</i> Yamada		1		1				1	3
<i>Ceratolejeunea calabariensis</i> Steph.	2		3					i	
<i>Lejeunea confusa</i> E.W. Jones						2		2	1
<i>Leucophanes rodriguezii</i> Müll.Hal.				2				2	
<i>Lopholejeunea nigricans</i> (Lindenb.) Schiffn.							i		
<i>Radula appressa</i> Mitt.					2				
<i>Plagiochila boivinii</i> Steph.				3					
<i>Lopholejeunea obtusilacera</i> Herzog						i			
Espèces différentielles de sous classe C1									
<i>Acroporium megasporum</i> (Duby) M.Fleisch.						1	+	4	
<i>Plagiochila repanda</i> (Schwägr.) Lindenb.					1	1			
Espèces accidentelles									
<i>Lejeunea camerunensis</i> (Steph.) E.W.Jones	1			4	4		i		
<i>Radulina borbonica</i> (Bél.) W.R.Buck		1	+						
<i>Lopholejeunea subfusca</i> (Nees) Schiffn.						i	+		
<i>Macromitrium mauritianum</i> Schwägr.								+	
<i>Lejeunea caespitosa</i> Lindenb.		2							
<i>Lejeunea flava</i> (Sw.) Nees subsp. <i>flava</i> Schuster					i				
<i>Isopterygium chryseolum</i> Besch.					1				
<i>Clastobryophilum bogoricum</i> (Bosch & Sande Lac.) M.Fleisch.				+					
<i>Philonotis bescherellei</i> Thér.					+				
<i>Schiffneriolejeunea cf. fragilis</i> Gradst.et E.W.Jones		2							
<i>Riccardia</i> sp.								+	
<i>Radula</i> sp.	+								

Annexe E : Distribution des bryophytes le long d'un gradient altitudinal. Est-ce que les patrons généraux sont également pertinents pour les espèces pionnières ?

Bryophytes species distribution along a tropical elevational gradient: are general patterns relevant for pioneer species?

Blandine Descamps-Julien^{1*}, Claudine Ah-Peng¹, Min Chuah-Petiot², Jacques Bardat³ and Dominique Strasberg¹

¹Unité de Recherche UMR_C 53, Peuplements Végétaux et Bio-agresseurs en Milieu Tropical, CIRAD UMR C53, Université de la Réunion, 15 avenue René Cassin, BP 7151, F-97715 Saint-Denis, France.

²University of Nairobi, School of Biological Sciences, P.O. Box 30197, Nairobi 00100, Kenya

³Muséum National d'Histoire Naturelle, Département de systématique, UMR CNRS 5202, 57, rue Cuvier 75005 Paris, France

*Correspondence: E-mail: blandine.descamps-julien@univ-reunion.fr

Short running title: Pioneer species richness along elevational gradient

Abstract

Aim: Considering the vast number of species richness studies on elevational gradient, theory have tried to develop general rules which are subjected to empirical confrontation. However among empirical studies there is not only a bias in disfavour of tropical areas but pioneer species have also been neglected. To fill this gap and assess the relevancy of these laws we investigated their diversity and distribution along an altitudinal gradient on a tropical island.

Location: 1986 lava flow of Piton de la Fournaise volcano on Réunion Island (55°39'E; 21°00'S); the largest of the volcanic islands of the Mascarene Archipelago located 800 km east of Madagascar.

Methods: Land plants were recorded along the altitudinal gradient (250-850 m) at four equidistant altitudes in 180 plots on a young lava flow. Differences between observed and predicted

species richness based on the mid-domain effect were investigated. The Rapoport effect was tested using both the midpoint and the weighted midpoint methods. Non linear regressions were used to assess the relation between altitude, elevational range and species richness.

Results: Bryophyte species richness increased with increasing altitude. The observed species richness pattern did not fit the expected curve given with the null model based solely on boundaries constraints. The hump-shaped relationship found between elevational range and altitude argues in favour of a unidirectional rescue effect from intermediate-elevation communities to high-elevation communities.

Main conclusions: Our results suggest that although pioneer species, such as bryophytes, exhibit a non classical richness pattern, mechanisms like the unidirectional rescue effect could explain the observed species richness gradient.

Keywords: altitudinal gradient, bryophytes, lava flow, mid-domain effect, Reunion Island, Rapoport rule, source-sink communities

Introduction

A majority of species diversity patterns can be explained in terms of environmental gradients. Elevational gradients constrain the spatial and temporal distribution of numerous organisms (Fleishman *et al.* 1998; Kessler 2001; Herzog *et al.* 2005). Macroecological studies of species richness gradients have demonstrated two general patterns: a monotonic decrease in species richness with increasing elevation (Stevens 1992) and a hump-shaped relationship between diversity and elevation (Rahbek 1995). The first relation is known as Rapoport's elevational rule which is an extension of Rapoport's latitudinal rule (increase in species richness from the poles to the tropics, pattern generated by several contributory mechanisms; Gaston 2000). Since both area and degree of isolation are correlated with species richness on oceanic islands, it is suggested that the decreasing area of higher elevational zones and the isolation of mountaintops may account for the decrease in community richness with increasing elevation. Studies of habitat reduction have highlighted the importance of viewing communities as open entities with a structure and functioning dependent upon spatial exchanges. In this context, corollary to the Rapoport's rule is the Rapoport-rescue hypothesis similar to the source-sink theory (Pulliam 1988; Leibold *et al.* 2004): high elevation communities might rescue low elevation communities. This supposes that additional to the negative relationship between diversity and altitude is a negative correlation between species richness and the mean elevational range of species present at a given altitude. According to the Rapoport-rescue hypothesis, high-elevation species have wide environmental tolerance and so they are not constrained by their lower limits. One can say that high-elevation species have larger niches than low-elevation species.

Several hypotheses have been proposed to explain the hump-shaped response of species richness to elevation, considered as the most observed pattern (McCain 2005). The species richness peak at mid-elevation can arise through geometric constraints on species range limits regardless of variation in environmental variables (Colwell & Lees 2000). The role of boundaries in relation to range-size distributions has been surprisingly neglected in most studies. Based on null models, several recent studies have tried to quantify this problem on elevational gradients using simulated and empirical data (Colwell & Hurtt 1994; Jetz & Rahbek 2001; McCain 2004). If we consider terrestrial ranges on mountains, they are limited by the lowest and the highest elevation possible

in the region, thus species with large ranges inevitably overlap at the mid-point of the elevational gradient. If species' ranges are randomly shuffled within a bounded geographical domain free of environmental gradients, ranges overlap increasingly toward the centre of the domain creating a mid-domain peak of species richness; called the "mid-domain effect" (MDE, Colwell *et al.* 2004). Thus, the MDE predicts highest richness at mid-elevations with a monotonic decline towards the base and top of the mountain, regardless of ecological gradients. Species ranges could be constrained by space; this hypothesis is not exclusive of biological considerations but could be of high significance for wide ranging species. Despite growing evidence of the existence of the MDE (*e.g.* Sanders 2002; Grytnes 2003; Bachman *et al.* 2004; McCain 2004), there is still a controversy on its plausibility as a contributor to richness patterns (Koleff & Gaston 2001; Hawkins *et al.* 2005).

To address the mechanisms which contribute to species diversity along an altitudinal gradient, considerable work has focused upon vascular plants, birds, insects and mammals (*e.g.* Fleishman *et al.* 1998; Kessler 2001; Sanders 2002; McCain 2003; Herzog *et al.* 2005). However, there is no universal agreement in the shape of the elevational patterns. In a review of altitudinal studies, Brown (2001) argued that it is difficult to make definitive comparison between mountainsides and to claim general laws on patterns of distribution. Although theory recognizes the complex inter-relatedness of topographical and geological factors obscuring the main diversity gradients, rarely is the effect of altitude considered distinct from other environmental gradients. As a homogeneous environment, lava flows offer a good model to assess altitudinal effect without the interference of environmental effects such as substrate texture and substrate age (Vitousek 1993). Following any disturbance, either natural or human-caused, communities undergo a somewhat orderly process of recolonisation termed primary succession. As a substrate for early succession, lava flows provide a system bare of historical factors (biological and structural); they also provide ideal conditions for studying source-sink mechanisms. Among pioneer communities, bryophytes are of huge ecological importance, they are the first plants to colonise disturbed or bare ground; they create the soil conditions necessary for further colonisation by larger plants (Hallingbäck & Hodgetts 2000). As small, simple organisms –their leaves are mainly one cell thick- they are very sensitive to environmental fluctuations, but some bryophyte life forms can be very resistant and can adapt to stressful environments. Although bryophytes constitute the second largest phylum of terrestrial plants, few

studies have examined the effect of elevation on bryophyte species richness. The works of Wolf (1993), Pócs (1994), Frahm & Ohlemüller (2001) and Bruun *et al.* (2006) focused on descriptive altitudinal zonation. None have tried to determine if these pioneer species could respond in an already-known pattern to this environmental gradient. The taxonomic bias on this issue needs to be corrected if one wants to establish widespread patterns. To fill this gap, our study focused on bryophytes communities on a young lava flow of the Piton de la Fournaise volcano (Reunion Island). Our primary research objective was to test empirically whether species richness and elevational ranges of bryophyte communities were related to elevation: are Rapoport's rule and Rapoport-rescue hypothesis relevant for such particular pioneer communities? In a more general purpose, the present study seeks to examine the processes influencing the diversity of early stages of terrestrial ecosystems.

Materiel & Methods

Study system and sampling

The sampling of land plants was conducted on a lava flow of Piton de la Fournaise volcano on La Reunion Island (55°39'E; 21°00'S). La Reunion, the largest of the volcanic islands of the Mascarene Archipelago, is situated 800 km east of Madagascar and rises to an altitude of 3070 m. It has been recognised as part of a global biodiversity hotspot (Myers *et al.* 2000). In the south-eastern part of the island, stands one of the most active volcanoes in the world, Piton de la Fournaise, a hotspot volcano (effusive and basaltic; Richards *et al.* 1989).

The tropical climate in the study area has two well defined seasons: an annual summer rainfall from November to April and a cooler, drier season from June to September. The mean annual rainfall on the windward eastern coast of the island ranges from 1500 mm at sea level to up to 8000 mm at high altitudes, and locally 12 000 mm between 1300 and 1800 m (Barcelo 1996). Orographical winds are very abundant due to the trade winds with a dominant direction ESE prevailing mainly during the austral winter. Mean annual temperatures vary between 24 °C along the coastline and 12° C around 2000 m.

The study site was located between 250 m and 850 m above sea level of an olivine basalt recent lava flow (1986; scoriaceous aa-type). This flow originated from a fissure long of 200 m

between 1070 m and 870 m and stopped at 200 m from the sea. The vegetation on the lava flow is rather simple: it is totally covered by lichens (95 % of *Stereocaulon vulcani*) and a few vascular plants (ferns and shrubs).

Bryophytes are pioneer species and dominate with the lichen during the early developmental stages of a variety of systems undergoing primary succession. They are found directly on the surface of basalt (e.g. *Campylopus sp.*) or as epiphytes on rachises of ferns growing in crevices (e.g. *Lejeuneaceae*). Their ability to tolerate environmental extremes enables them to inhabit barren habitats such as those on lava flows after a volcanic eruption.

Species inventories were conducted in 2005 along this transect; specimens were air-dried and deposited in the herbarium of University of La Reunion Island (REU). At four altitudes (250, 450, 650 and 850 m) and within a 10×10 m area, three subplots of 2×2 m were randomly set. Within each subplot 5 microplots of 50 cm² were sampled, specimens were collected from the ground and on the bases of two ferns (*Blechnum tabulare* and *Nephrolepis abrupta*). A total of 180 plots were sampled: 4 altitudes × 3 microhabitats × 15 replicates.

Data analysis

Different methodologies have been used to test the relationship between range size and altitude (Ribas & Schoereder 2006). To test the effect of altitude on species richness and on species elevational range, we used the midpoint elevation method proposed by Rhode et al. (1993). On the assumption that bands which are closer together share a higher proportion of the same species, the use of the midpoint method overcomes this spatial non-independence by treating individual species as data points (Gaston *et al.* 1998). A midpoint for each species was calculated as the mean of the highest and lowest elevations at which a species was collected.

To examine the relationship between the elevational range of bryophyte communities and elevation, the elevational range of each species was calculated by subtracting the lowest from the highest elevation at which the species was collected. Species were assumed to be present at all altitudes between these two elevations. Considering the boundaries imposed by the lava flow, species collected at only a single altitude were given an elevational range of 100 meters.

Non linear regressions were used to assess the relation between altitude, elevational range and species richness (R v 2.2.1).

The Rapoport-rescue hypothesis was also tested with the specimen method (Almeida-Neto *et al.* 2006). This method takes into account the abundance of each species along the elevational gradient. As we could not define individuals for bryophyte species, species occurrences at each elevation were used to weight the midpoint elevations.

$$WA_i = \frac{\sum_{j=1}^n E_{i,j} N_{i,j}}{\sum_{j=1}^n N_{i,j}}$$

where WA_i is the weighted average midpoint of species i ; $E_{i,j}$ the elevation of band j ($j = 1$ to 4) where species i was observed and $N_{i,j}$ the occurrence of species i at elevational band j ($j = 1$ to 4).

Almeida-Neto *et al.* (2006) argued that this method was more appropriate for testing the Rapoport-rescue hypothesis than a geometric measure such as the midpoint. It gives a measure of central elevation that can detect more reliably if the species with broader elevational ranges are those from higher elevations for instance (*i.e.* species with greater abundances at higher elevations). Both methods (midpoint and specimen methods) were used to investigate the Rapoport effects.

To test the species nested hypothesis which states that species present in rich communities are restricted to those communities we calculated Spearman rank correlation between elevational range and occupation percentage of the elevational gradient. A species found in all elevational sites will have the same elevational range as one species found at both gradient ends but the first one will occupy a greater percentage of the elevational gradient.

The species richness data were compared with null model predictions with a Monte Carlo simulation (McCain 2004). This program simulates species richness curves based on empirical range sizes within a bounded domain based on the analytical-stochastic models of Colwell and Hurtt (1994) (for further details see McCain 2004). The simulations were performed with the lower hard boundary at 200m (end of the lava flow) and the upper hard boundary at 900m (mean altitude of the lava flow fissure). We performed 50,000 simulations sampled without replacement

from empirical range sizes; thus we obtained 95% prediction curves. Sampling without replacement ('new' species are not allowed to be created; simulated values are constrained to empirical values), similar to randomisation technique, was chosen following the recommendations of McCain (2004). We considered that species and their elevational ranges were all known and that the sampling effort did not miss out on low-density species. As a result, our bryophyte species richness do reflect the global community richness at each elevation.

We tested whether the null model predicted values and empirical values were from the same distribution with a Kolmogorov-Smirnov test. Regression of the empirical on the predicted values assessed the fit of the null model.

Results

Species richness and altitude: Mid-Domain Effect hypothesis

The total number of bryophyte species recorded in the 180 plots was 70 belonging to 35 genera and 17 families. 10 species were reported as new to Reunion Island. Primary succession studied in a short period (19 years) indicated a high species richness considering the relatively young substrate and the insularity. Species richness increased with increasing altitude with a stronger slope in the highest part of the altitudinal gradient (Figure 1).

Under a null model that randomised the placement of species ranges across the elevational gradient, species richness was symmetrically distributed around the midpoint of the sampled elevational range (550 m). Our observed species richness was not consistent with this null model predicted peak. The observed distribution was significantly different from the distribution expected under null model assumptions ($d_{4,142} = 23.41$, $p < 0.0001$). Negative deviations were observed at mid-elevations and positive deviation at the highest elevation (Figure 1). The low agreement between the null model and our empirical data was confirmed by the low r^2 value ($r^2 = 0.03$). These deviations from the null model highlighted elevational bands of biological interests.

Elevational range and altitude: the nested hypothesis

Elevational ranges of the 70 bryophyte species recorded on the 1986 lava flow of Reunion

Island were shown in figure 2. Species with larger elevational ranges were found at the centre of our elevational gradient.

The proposed method on Rapoport effects was to test for regression between elevational range and midpoint elevation of each species. We found a significant non-linear regression between elevational range and midpoint elevation ($F_{2,68}=39.3$, $r^2=0.54$, $P<0.0001$; Figure 3.a). Species elevational ranges were the largest at intermediate midpoint elevations.

We also applied the specimen method (Almeida-Neto *et al.* 2006) and found that species with broader elevational ranges occurred at intermediate elevations (Figure 3.b.; non linear least squares regression, $F_{2,68}=29.1$, $r^2=0.46$, $P<0.0001$). The quadratic model was chosen because it was the simplest model describing a unimodal distribution. The results from the two methods were similar with a more widely distribution of values around the regression line for the specimen method.

Species richness and mean elevational range had an inverse relationship across the elevational gradient ($df=135$, $r_s=0.908$, $P<0.0001$, Figure 4). In other words, bryophytes in species-rich communities tended to have narrower elevational ranges than species in more depauperate communities. This led us to conclude that many bryophyte species present in rich communities were restricted to those communities. There was also a strong positive correlation between elevational range and percentage of gradients occupied by species ($r_s=0.994$ $p<0.0001$). This result confirmed that higher species richness at high elevation resulted from elevational specialist species and additionally from elevational generalist species.

Discussion

Rapoport effect and elevational hypothesis

There has been few detailed studies on bryophyte species distribution along elevational gradients and the mechanisms of reported pattern were not investigated. These particular early successional species did not conform to the classic general patterns described for plants and animals (negative or hump-shaped relationship; *e.g.* in la Reunion Island Jacquemyn *et al.* (2005) found a decreasing pattern of orchids diversity with altitude). We observed a surprising increasing pattern

of species richness with increasing altitude. Although our study was conducted in a tropical area, and along a narrower altitudinal range, the pattern of species distribution is quite similar to that reported for six altitudinal transects in the rainforest of New Zealand (Frahm & Ohlemüller 2001). Bruun *et al.* (2006) also observed monotonic increase of bryophytes richness with altitude but also underlined that different functional groups (vascular, bryophytes and lichens) showed markedly different patterns with respect to altitude.

Although we found a pattern in bryophyte species range distribution different from the predicted elevational Rapoport's rule (Stevens 1992), the process of rescue proposed to explain these effects are in accordance with our data. The Rapoport-rescue hypothesis proposed that species from higher elevation communities inflate low elevation communities explaining the negative relationship between species richness and elevation. In our study, we found, on the one hand, a monotonic increase of species richness with altitude and on the other hand, a hump-shaped relationship between elevational range and altitude. This means that both low-elevation communities and high-elevation communities contain species with narrow elevational ranges. With bryophyte species, the Rapoport-rescue hypothesis should be read like this: in bryophyte communities, emigrants from low and intermediate elevation communities ('source') inflate the species richness of higher elevation communities ('sink'). This rescue effect was asymmetrical as intermediate-elevation communities do not sustain low-elevation communities. Evidences that species of rich communities tended to have narrower elevational ranges than depauperate communities and that species with larger ranges occupy the greater part of the gradient led us to conclude that higher elevation communities are composed by specialist and generalist species. Most of the bryophyte species covering broader elevational ranges present higher occurrences below 500 m indicating that optimum elevations are below the middle of the gradient. This is a strong support for a unidirectional rescue from below 500 m communities to higher ones. Our study concludes that although pioneer species, such as bryophytes, exhibit a non classical richness pattern, mechanisms like the unidirectional rescue effect could explain the observed species richness gradient.

Origin and maintenance of species diversity may result from community processes (niche competition; Huston 1979) and/or from external processes such as the mass effect (i.e. influxes of propagules; Shmida & Wilson 1985). The belt curve observed between altitudinal range and

altitude suggests strong fluxes between the mid-elevation communities and the marginal ones. But the final pattern of species richness along altitudinal gradient imposes the idea of a unidirectional mass effect between intermediate and high-elevation communities. The mass effect is attractive for bryophyte communities in the process of colonisation because they produce spores in abundance and have extensive reproductive propagules like gemmae in mosses and liverworts. Moreover, in a frequently disturbed habitat, such as on a volcanic island, it is easier to find a vacant site to establish themselves. Wolf (1993) suggested that bryophyte community results from between community exchanges rather than from within community interactions. The extent to which spatial dispersal limits colonization may therefore be dependent on the reproductive life histories of the species. Successful dispersal does not guarantee substrate colonization, since spores have repeatedly been shown to yield a very poor rate of gametophyte establishment (e.g. Kimmerer 2005). Species with larger altitudinal range were found to be mostly small leafy liverworts (e.g. *Lejeunea caespitosa*) i.e. species which were observed in a very fertile state; some species colonize new sites both by producing spores and dispersing branchlets (e.g. *Campylopus aureonitens*). In the first colonisation stage of young lava flow, small bryophytes, hidden in cracks and protected from the sun, implement every means of dispersal.

The nested subset pattern (species present in rich communities are restricted to those communities) arises because species differ in their distributions across the gradient. Some species persist across a wider range of habitats than others (Brown *et al.* 1996; Hanski & Gyllenberg 1997). Generally, species that tolerate a variety of abiotic conditions can establish more populations in more places than comparable species with relatively narrow niches (Cook & Quinn 1995). A plausible explanation for species diversity pattern is the species repartition along the ecological specialist-generalist continuum based on spatial heterogeneity. We noticed a non-linear relationship between liverwort/moss species ratio and altitude. This maximum ratio was at intermediate elevations (3.6 vs. 5.75 vs. 13.5 vs. 4.4 following increasing elevational gradient). Concordant with higher elevational ranges at these elevations, this led us to hypothesize that liverwort species could have larger environmental spectrum than moss species. Some elevational specialist species found at 850 m were identified as forest species (Ah-Peng *et al.* 2007); these species prefer high humidity rates (forest epiphytic orchids were also found directly on basalt; e.g. *Angraecum ramosum*).

Precipitation and related ecologically relevant variables, such as soil moisture and evapotranspiration, typically exhibit a non-linear relationship, with a peak at some intermediate elevation (Brown 2001). On Piton de la Fournaise slopes, frequent cloud cover between 800 and 900 m increases humidity and decreases evapotranspiration. This might have an influence on the diversity of bryophytes of lava flows (Ah-Peng *et al.* 2007). However because environmental factors are correlated with each other, it is difficult to go further than hypothetical correlations with richness (Brehm *et al.* 2007).

We observed a strong nestedness in elevational specialisation. Highly predictable extinction sequences are implied by these nested species distribution patterns, thus the patterns are important to both the philosophy and practice of conservation biology (Wright *et al.* 1998).

Mid-domain hypothesis

Recently a new alternative has been proposed to explain the pattern of species richness along altitudinal gradient: the Mid-Domain Effect (Zapata *et al.* 2003). Under the hypothesis of a strong spatial constraint, the species richness peak is expected to occur independently of biological mechanisms. Lava flows offered a very spatially bounded system as the upper limit is defined by the fissure and the lower one by the natural end of the flow (due to a low slope). However, to date, elevational MDE models for bryophytes or any pioneer species on new substrate have not been explored (see the review of 108 data sets by Dunn *et al.* 2007). Randomising the position of our observed species ranges produced a symmetric gradient in species richness centred on the mid-domain of the elevational gradient (Figure 1). Considering a set of species confined between these two boundaries, it follows that species with a mean altitude occurrence closer to one of the limits will be constrained to having smaller altitudinal ranges than species equidistant from the boundaries (Pineda 1993). We observed a hump-shaped pattern of altitudinal ranges concordant with the latter statement (Figure 2.). However the unidirectional rescue from intermediate to higher elevations thwarts any possibility to obtain a hump-shaped pattern of species richness as predicted by the MDE models.

Our study could be classified within the α -elevational group that consider a single elevational transect within a region. At this spatial scale range size: domain ratio (mean range size of

the community relative to the size of the domain, here 0.43) is supposed to explain little of the explanatory power of the MDE models (Dunn *et al.* 2007). So, the absence of species diversity pattern explanation from the MDE could be related to the small spatial scale of our study. Moreover, one of the assumptions of MDE models lies on the temporal stability of the limits of species distributions and domain boundaries. This ignores the historical legacy (structural and biological) of species distributions which was suggested to be incorporated in successional studies (Franklin & MacMahon 2000) and also in MDE models (Zapata *et al.* 2003). Piton de la Fournaise is a basaltic effusive volcano which generates substrate bare of any life forms so any biological or structural legacies; but it also generates narrow lava flows (1986-lava flow width is around 200 m) creating corridors surrounded by forest remnants. What our study proposes is to take into account the surrounding region and include the dynamic processes such colonization that may have produced the observed pattern (Brown *et al.* 1996).

Based on the deviations between empirical diversity pattern and the null model, we argue that ecological processes play a significant role in bryophyte communities distribution along the lava flow.

Conclusion

Spatial patterns of species richness are among the best documented and most general of ecological patterns. Brown (2001) took stock of this topic by concluding that what is needed is a general theory to explain and synthesize the empirical information. Marquet (2002) also defined macroecology as the study of ecological systems centred on the search for general and invariant principles underlying their diversity. However, as suggested by Gaston *et al.* (1998), rules - such as Rapoport's one - might not be general, not only the identification of biodiversity is still far from complete in tropical areas; but also because it has been mostly described for non cryptic organisms. We would like to add that one needs more efforts on less "sexy" groups yet ecologically so important.

Acknowledgements

We are grateful to C. McCain for providing the Mid_Domain_Null program. Invaluable field and laboratory assistance was provided by P. Staménoff. We acknowledge constructive comments from L. Humeau and C. Micheneau. CA was supported by a grant from the French Ministry of Research. Field work was funded by Conseil Régional de La Réunion.

References

- Ah-Peng C., Chuah-Petiot M., Descamps-Julien B., Bardat J., Stamenoff P. & Strasberg D. (2007) Bryophyte diversity and distribution along an altitudinal gradient on a lava flow in La Réunion. *Diversity and Distributions*, 13, 654-662
- Almeida-Neto M., Machado G., Pinto-da-Rocha R. & Giaretta A.A. (2006) Harvestman (Arachnida : Opiliones) species distribution along three Neotropical elevational gradients: an alternative rescue effect to explain Rapoport's rule? *Journal of Biogeography*, 33, 361-375
- Bachman S., Baker W.J., Brummitt N., Dransfield J. & Moat J. (2004) Elevational gradients, area and tropical island diversity: an example from the palms of New Guinea. *Ecography*, 27, 299-310
- Barcelo A. (1996) Analyse des mécanismes hydrologiques sur domaine volcanique insulaire tropical à relief jeune. Apports à la connaissance du bilan hydrique. Massif du Piton de la Fournaise (île de la Réunion). In: *Geosciences*. Montpellier II, Montpellier
- Brehm G., Colwell R.K. & Kluge J. (2007) The role of environment and mid-domain effect on moth species richness along a tropical elevational gradient. *Global Ecology and Biogeography*, 16(2), 205-219
- Brown J.H. (2001) Mammals on mountainsides: elevational patterns of diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 101-109
- Brown J.H., Stevens G.C. & Kaufman D.M. (1996) The geographic range: Size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 597-623
- Bruun H.H., Moen J., Virtanen R., Grytnes J.A., Oksanen L. & Angerbjorn A. (2006) Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in alpine communities. *Journal of Vegetation Science*, 17, 37-46
- Colwell R.K. & Hurr G.C. (1994) Nonbiological Gradients in Species Richness and a Spurious Rapoport Effect. *American Naturalist*, 144, 570-595
- Colwell R.K. & Lees D.C. (2000) The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 70-76
- Colwell R.K., Rahbek C. & Gotelli N.J. (2004) The mid-domain effect and species richness patterns: What have we learned so far? *American Naturalist*, 163, E1-E23
- Cook R.R. & Quinn J.F. (1995) The Influence of Colonization in Nested Species Subsets. *Oecologia*, 102, 413-424
- Dunn R.R., McCain C.M. & Sanders N.J. (2007) When does diversity fit null model predictions? Scale and range size mediate the mid-domain effect. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 305-312
- Fleishman E., Austin G.T. & Weiss A.D. (1998) An empirical test of Rapoport's rule: Elevational gradients in montane butterfly communities. *Ecology*, 79, 2482-2493
- Frahm J.-P. & Ohlemüller R. (2001) Ecology of bryophytes along altitudinal and latitudinal gradients in New Zealand. Studies in austral temperate rain forest bryophytes 15. *Tropical bryology*, 20, 117-137
- Franklin J.F. & MacMahon J.A. (2000) Ecology - Messages from a mountain. *Science*, 288, 1183-1185
- Gaston K.J. (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220-227

- Gaston K.J., Blackburn T.M. & Spicer J.I. (1998) Rapoport's rule: time for an epitaph? *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 70-74
- Grytnes J.A. (2003) Species-richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway. *Ecography*, 26, 291-300
- Hallingbäck T. & Hodgetts N. (2000) Mosses, Liverworts, and Hornworts. Status survey and Conservation Action Plan for Bryophytes. In: *IUCN/SSC Bryophyte Specialist Group* (ed. IUCN), p. 106, Gland, Switzerland and Cambridge, UK
- Hanski I. & Gyllenberg M. (1997) Uniting two general patterns in the distribution of species. *Science*, 275, 397-400
- Hawkins B.A., Diniz J.A.F. & Weis A.E. (2005) The mid-domain effect and diversity gradients: Is there anything to learn? *American Naturalist*, 166, E140-E143
- Herzog S.K., Kessler M. & Bach K. (2005) The elevational gradient in Andean bird species richness at the local scale: a foothill peak and a high-elevation plateau. *Ecography*, 28, 209-222
- Huston M. (1979) General Hypothesis of Species-Diversity. *American Naturalist*, 113, 81-101
- Jacquemyn H., Micheneau C., Roberts D.L. & Pailler T. (2005) Elevational gradients of species diversity, breeding system and floral traits of orchid species on Reunion Island. *Journal of Biogeography*, 32, 1751-1761
- Jetz W. & Rahbek C. (2001) Geometric constraints explain much of the species richness pattern in African birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 5661-5666
- Kessler M. (2001) Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes. *Biodiversity and Conservation*, 10, 1897-1921
- Kimmerer R.W. (2005) Patterns of dispersal and establishment of bryophytes colonizing natural and experimental treefall mounds in northern hardwood forests. *Bryologist*, 108, 391-401
- Koleff P. & Gaston K.J. (2001) Latitudinal gradients in diversity: real patterns and random models. *Ecography*, 24, 341-351
- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., Holt R.D., Shurin J.B., Law R., Tilman D., Loreau M. & Gonzalez A. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601-613
- Marquet P.A. (2002) The search for general principles in ecology. *Nature*, 418, 723-723
- McCain C.M. (2003) North American desert rodents: A test of the mid-domain effect in species richness. *Journal of Mammalogy*, 84, 967-980
- McCain C.M. (2004) The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *Journal of Biogeography*, 31, 19-31
- McCain C.M. (2005) Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology*, 86, 366-372
- Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., da Fonseca G.A.B. & Kent J. (2000) Biodiversity hotspots conservation priorities. *Nature*, 403, 853-858
- Pineda J. (1993) Boundary Effects on the Vertical Ranges of Deep-Sea Benthic Species. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers*, 40, 2179-2192
- Pócs T. (1994) The altitudinal distribution of Kilimanjaro bryophytes. In: *XIIIth Plenary Meeting AETFAT* (eds. Seyani JH & Chikuni AC), pp. 797-812, Malawi
- Pulliam H.R. (1988) Sources, Sinks, and Population Regulation. *American Naturalist*, 132, 652-661

- Rahbek C. (1995) The Elevational Gradient of Species Richness - a Uniform Pattern. *Ecography*, 18, 200-205
- Ribas C.R. & Schoereder J.H. (2006) Is the Rapoport effect widespread? Null models revisited. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 614-624
- Richards M.A., Duncan R.A. & Courtillot V.E. (1989) Flood Basalts and Hot-Spot Tracks - Plume Heads and Tails. *Science*, 246, 103-107
- Rohde K., Heap M. & Heap D. (1993) Rapoport's Rule Does Not Apply to Marine Teleosts and Cannot Explain Latitudinal Gradients in Species Richness. *American Naturalist*, 142, 1-16
- Sanders N.J. (2002) Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography*, 25, 25-32
- Shmida A. & Wilson M.V. (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12, 1-20
- Stevens G.C. (1992) The Elevational Gradient in Altitudinal Range - an Extension of Rapoport Latitudinal Rule to Altitude. *American Naturalist*, 140, 893-911
- Team R.D.C. (2005) R: A language and environment for statistical computing In. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Vitousek P.M. (1993) Mauna Loa volcano: the «white rat» of ecosystems studies. In: *Stanford News*
- Wolf J.H.D. (1993) Diversity patterns and biomass of epiphytic Bryophytes and Lichens along an Altitudinal Gradient in the Northern Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80, 928-960
- Wright D.H., Patterson B.D., Mikkelsen G.M., Cutler A. & Atmar W. (1998) A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia*, 113, 1-20
- Zapata F.A., Gaston K.J. & Chown S.L. (2003) Mid-domain models of species richness gradients: assumptions, methods and evidence. *Journal of Animal Ecology*, 72, 677-690

Figures

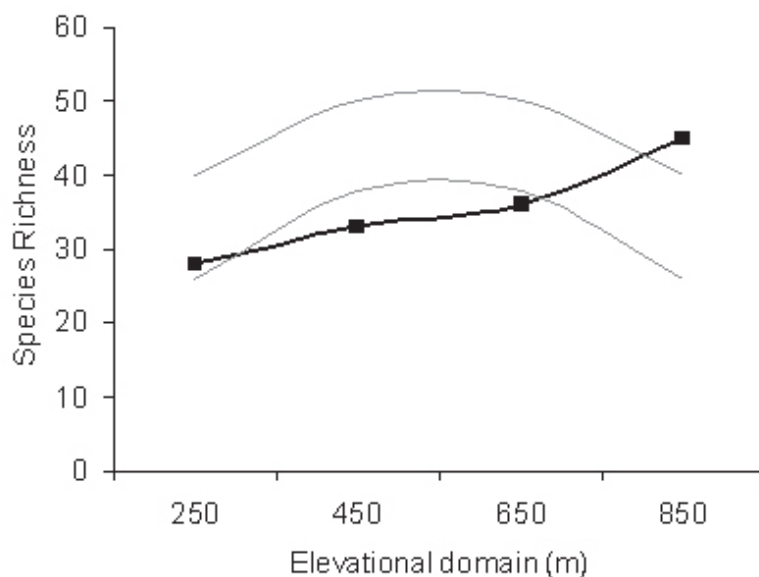


Figure 1: Species richness curve (line with squares) and the 95% prediction curves sampled without replacement using empirical range sizes and simulated range midpoints from program Mid-Domain Null (50,000 simulations each)

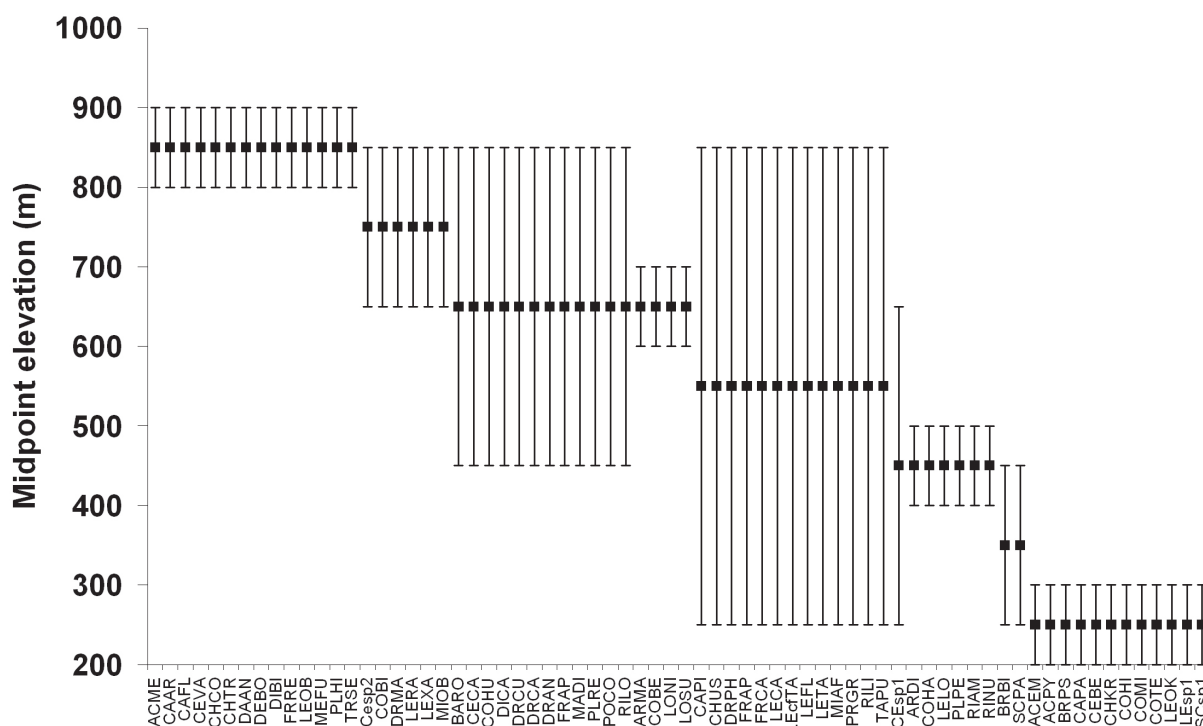


Figure 2: Elevational ranges of bryophyte species arranged in descending order of midpoint elevation. List of species abbreviations is given in Appendix A.

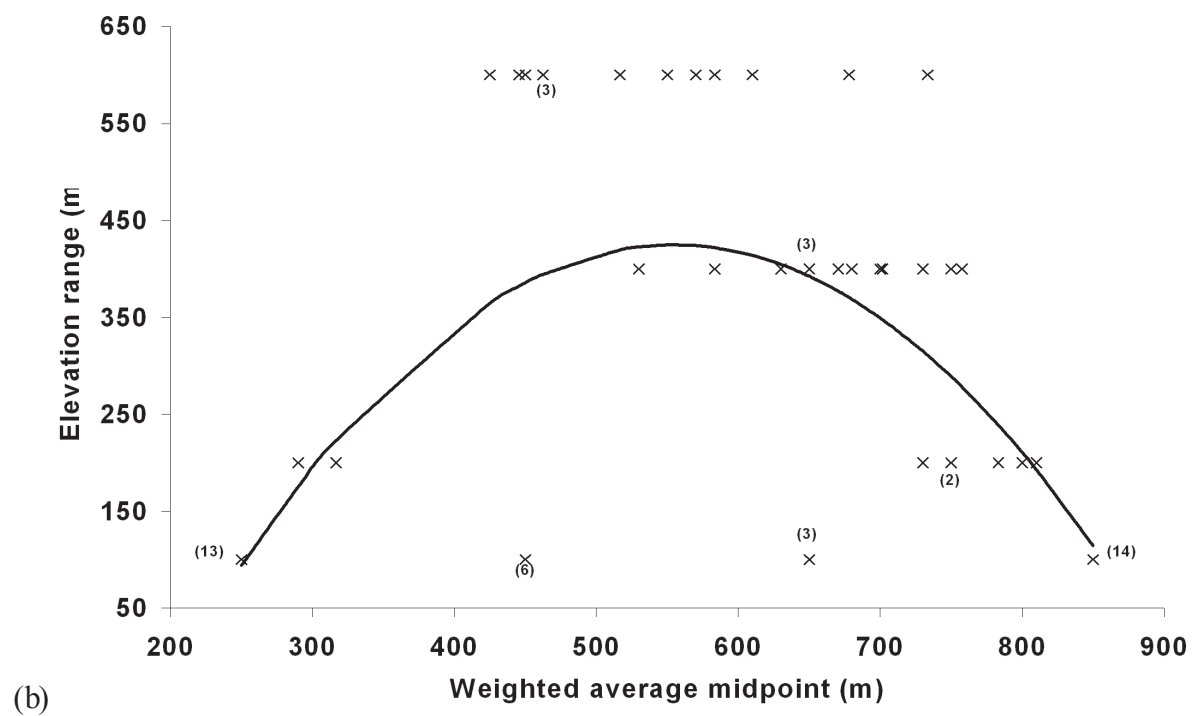
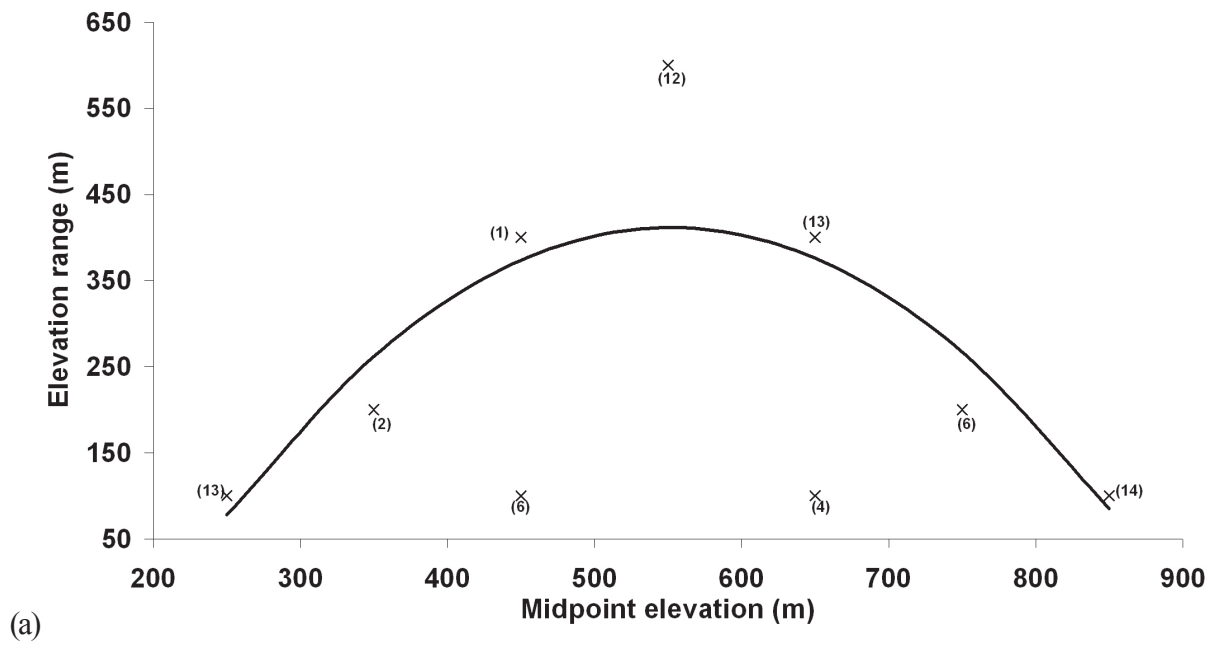


Figure 3: Elevational gradients in bryophyte communities of Reunion Island. Number of species is given in brackets. Solid line indicates least-squares non-linear fit to the data.

(a) midpoint plots

(b) specimen mean elevation plots

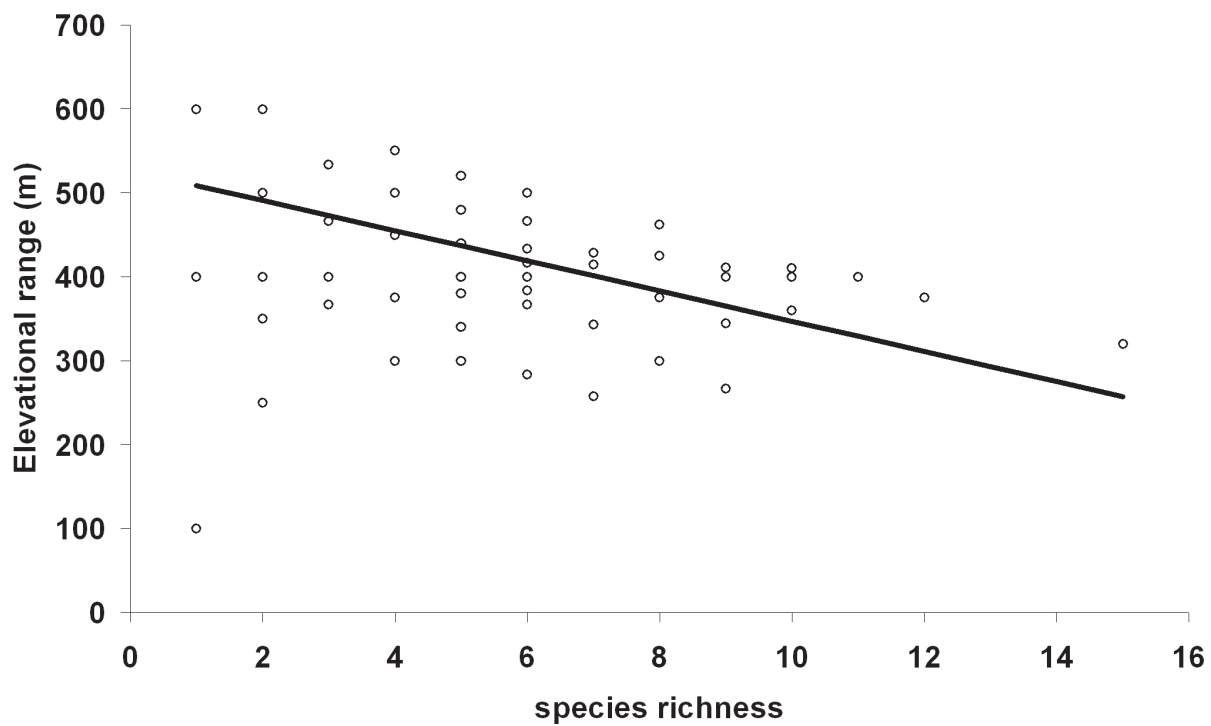


Figure 4: relationship between species richness and elevational range of bryophyte species along the elevational gradient of Reunion Island 1986 lava flow. Solid line indicates the best fit between species richness and elevational range; it is only to help the reader's eye; they are not meant to suggest causality.

Résumé

Ce premier travail de thèse sur les plantes non vasculaires de La Réunion visait à mesurer et à expliquer la diversité des communautés de bryophytes à différentes échelles de perception. Les résultats ont confirmé que les bryophytes constituent un compartiment majeur de la biodiversité à La Réunion représentant actuellement 753 espèces. Cette étude en trois ans a mis en évidence la présence d'environ 100 taxons nouveaux pour l'île et une espèce nouvelle pour la Science ce qui souligne le besoin d'échantillonnage d'un tel groupe biologique.

L'utilisation du site naturel expérimental que sont les coulées de lave du Piton de la Fournaise a permis d'étudier pour la première fois la dynamique de la végétation des bryophytes et de mettre en évidence une forte diversité spécifique le long d'une chronoséquence de six coulées de laves à basse altitude (~ 304 ans) et d'un gradient altitudinal (250 - 850 m) sur la coulée 1986. Cette diversité est principalement représentée par les hépatiques, plus particulièrement la famille des Lejeuneaceae.

L'analyse de la distribution spatiale des bryophytes à une échelle fine le long de ces gradients a montré un turn over des microhabitats et de sa bryoflore associée en fonction de l'âge des coulées et de l'altitude, et du rôle prédominant de la présence et la disponibilité de ces microhabitats dans la structuration des communautés bryophytiques. Vingt six groupements de bryophytes ont été caractérisés pour ces coulées.

Le patron biogéographique des espèces recensées sur ces coulées de laves reflète principalement une origine africaine (66.5 % des espèces) suivi par des espèces à plus large distribution (pantropicale, paléotropicale, subcosmopolite et disjuncte entre l'Amérique et l'Afrique).

A plus large échelle, cette étude s'inscrit dans un programme de recherches visant à obtenir une meilleure connaissance de la diversité bryophytique et de l'écologie des espèces pour la zone ouest de l'Océan Indien (Réunion, Comores, Seychelles, Maurice, Madagascar) en vue d'une meilleure stratégie de conservation et de gestion du patrimoine naturel de ce hot spot de biodiversité.

Mots-clés : Bryophytes, Hepaticae, Musci, Anthocerotae, chronosequence, colonisation, succession, coulées de lave, gradient altitudinal, Piton de la Fournaise, île de La Réunion, île océanique, hot spot de biodiversité.

Abstract

The purpose of this thesis on non vascular plants in Réunion was to measure and explain the diversity of bryophyte communities at different scales. The results so far obtained confirm that bryophytes represent a major compartment of the biodiversity of the island with presently 753 recorded species. During this 3-year-study we discovered around 100 new records for the island and one new species for science, underlining the need to pursue the sampling of this important biological group.

We take advantage of the natural experimental study site of the lava flows of the Piton de la Fournaise to study for the first time the bryophyte vegetation dynamic and to underline the high bryophyte species diversity along a chronosequence of six lava flows and along an altitudinal gradient (250 – 850 m) on the 1986 lava flow. Liverworts dominate this diversity especially the family of Lejeuneaceae.

In addition, spatial distribution of bryophytes at a fine scale along these both gradients highlights a turn over of microhabitats and its associate bryoflora related to the age and of the lava flow and the altitude. Special attention is paid to the predominant role of the presence and availability of these microhabitats in the structuring of bryophyte communities. Twenty six bryophyte associations are characterized for the lava flows.

The biogeographical pattern of the inventoried species on lava flows mainly reflects an African origin (66.5 % of species) following by species with a broader distribution (pantropical, paleotropical, subcosmopolitan and disjunct America-Africa).

At a broader scale, this study is in keeping within a research program aiming at describing the diversity and ecology of bryophytes for the Western Indian Ocean area (Réunion, Comoros, Seychelles, Mauritius, Madagascar) and obtaining a better knowledge for conservation planning and management of the natural heritage for this biodiversity hot spot.

Keywords: Bryophytes, Hepaticae, Musci, Anthocerotae, chronosequence, colonisation, succession, lava flows, altitudinal gradient, Piton de la Fournaise volcano, Réunion Island, oceanic island, hot spot of biodiversity.