

DEPARTEMENT DE BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE VEGETALES

DEPARTEMENT OF PLANT BIOLOGY

Diversité et morphométrie des graines de quelques genres et espèces d'Orchidaceae du Cameroun

Mémoire présenté en vue de l'obtention du diplôme de master académique en Biologie des Organismes Végétaux

Option : Botanique-Ecologie

Par

ATANGANA Paul Didier

Licencié ès science

Matricule : 16R2470



Sous la Direction de

Dr. Vincent DROISSART
Chargé de Recherche, IRD

Bonaventure SONKÉ
Professeur, U Y I

DÉDICACE

À

Mes parents

MFOMO ATANGANA Joseph

Et

NNOMO Véronique

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier le Professeur Sonké Bonaventure de l'École Normale Supérieure de Yaoundé et le Dr. Droissart Vincent qui m'ont donné l'opportunité de mener cette étude. Merci pour leur attention et leur soutien multiple et varié, qui ont permis de mener ce travail à terme.

Je remercie également Dr. Libalah Moses et Dr. Ploton Pierre pour leur soutien et l'initiation à l'analyse statistique.

Je remercie Dr. Simo Murielle dont les multiples corrections et recommandations ont contribué à l'amélioration de ce travail.

Je remercie très amicalement la grande équipe du Laboratoire de Botanique systématique et d'Écologie (LaBosystE) de l'École Normale Supérieure de l'Université de Yaoundé I, pour leurs conseils et leur encadrement. Je pense particulièrement au Dr. Dauby Gilles, au Dr. Momo Stéphane, à, Kamga Lydie, Kamdem Narcisse et Ngoula Fernandez.

Mes remerciements vont également à l'endroit de mes parents, mes frères, Amougou Joseph, Anega Norbert, Mbarga Dominique, mes sœurs Nkomo Salomé, Ntolo Anastasie et Bissa Delphine, pour leur soutien infaillible sur les plans matériel, moral et spirituel.

À mes camarades de promotion, pour notre solidarité. Je pense très particulièrement à Batenken Yves Boris, Ouandji Angèle, Nguemo Géraldine, Demanou Elisée et Tekam Antoine, avec qui on a eu à passer des moments de stress et des moments très agréables.

Enfin à tous ceux dont j'aurai oublié le nom et qui ont contribué d'une manière ou d'une autre à la réalisation de ce travail, qu'ils acceptent mes sincères remerciements.

SOMMAIRE

DÉDICACE	ii
REMERCIEMENTS	iii
SOMMAIRE	iv
LISTE DES FIGURES	vi
LISTE DES TABLEAUX	vii
LISTE DES ABREVIATIONS	viii
RÉSUMÉ	ix
ABSTRACT	x
CHAPITRE I : GÉNÉRALITÉS	1
I.1. Introduction	1
I.1.1. Contexte et justification	1
I.1.2. Objectif général	2
I.2. Revue de littérature	3
I.2.1. Caractères généraux chez les Orchidaceae	3
I.2.2. Morphométrie des graines et classification des Orchidaceae	5
CHAPITRE II : MATÉRIEL ET MÉTHODE	7
II.1. Matériel	7
II.2. Méthodologie	7
II.2. 1. La banque de graines	7
II.2. 2. Prise de photos	8
II.2.3. Prise des paramètres morphométriques	9
II.2.4. Gestions et analyse des données	11
CHAPITRE III : RÉSULTATS ET DISCUSSION	12
III.1. Résultats	12
III.1.1. Catalogue des graines d'Orchidaceae étudiées	12
III.1.2. Relations phylogénétiques entre les 29 genres étudiés dans ce travail	21
III.1.3. Caractères morphologiques des graines, et différenciation des espèces chez les Orchidaceae	25
III.1.4. Relation entre la morphométrie des graines et la distribution spatiale et écologique des espèces	29
III.2. Discussion	33
CAPITRE IV. CONCLUSION ET PERSPECTIVES	36
IV.1. CONCLUSION	36
IV.2. PERSPECTIVES	37
BIBLIOGRAPHIE	38
ANNEXES	43

LISTE DES FIGURES

Fig. 1. Dispositif de prise de photographies des graines de la banque de graines au Laboratoire de Botanique systématique et d'Écologie de l'ENS de Yaoundé.....	8
Fig. 2. Photographie de la graine de <i>Liparis</i> sp. nov. réalisée au grossissement x10 et illustration des différentes mesures effectuées. L, longueur ; l, largeur ; Se, surface de l'embryon ; Sg, surface de la graine.....	10
Fig. 3. L'arbre obtenu à partir des données de la base de données globale du NCBI et d'une révision récente de 18 genres appartenant aux Orchidaceae angraecoïdes, présente les Relations phylogénétique entre les 29 genres d'Orchidaceae étudiés dans ce travail ainsi que leur mode de vie et la morphologie de leurs graines	23
Fig. 4. Dendrogramme de l'analyse en groupement obtenu avec la méthode average présentant le niveau de ressemblance des 29 genres d'Orchidaceae étudiées suivant la morphométrie des graines	24
Fig. 5. Dendrogramme de l'analyse en groupement obtenu avec la méthode average présentant le niveau de ressemblance de 45 espèces d'Orchidaceae étudiées suivant la morphométrie des graines	25
Fig. 6. Comparaison de la longueur des graines à l'aide de l'ANOVA. A, Comparaison entre les 38 espèces épiphytes. B, Comparaison entre les 7 espèces terrestres	26
Fig. 7. Comparaison de la largeur de la graine de 45 espèces à l'aide de l'ANOVA. A, Comparaison entre les 38 espèces épiphytes. B, Comparaison entre les 7 espèces terrestres	27
Fig. 8. Comparaison du rapport longueur sur largeur des graines de 45 espèces d'Orchidaceae à l'aide de l'ANOVA. A, Comparaison entre les 38 espèces d'épiphytes. B, Comparaison entre les 7 espèces terrestres	28
Fig. 9. Comparaison du pourcentage d'air chez dans les graines de 45 espèces à l'aide de l'ANOVA	29
Fig. 10. Niveau de ressemblance entre les espèces d'Orchidaceae ayant le même mode de vie suivant la longueur de la graine, superficie de la graine, l'espace d'air et le pourcentage d'air dans la graine mesurés dans le cadre de cette étude à partir d'une analyse en composantes principales suivant les axes 1 et 2 (86,7 % de la variation totale)	30
Fig. 11. Différenciation des Orchidaceae suivant les 7 caractères mesurés sur les graines, à partir d'une analyse de regroupement suivant les axes 1 et 2 (86 % de la variation totale)	32
Fig. 12. Différenciation des espèces d'Orchidaceae épiphytes de plaine (triangles) et celles de montagne (polygones) suivant la morphométrie de leurs graines et selon leur distribution géographique. La couleur rouge indique une distribution large, le vert une distribution rare/disjointe et le bleu une distribution rare/endémique.....	33

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I. Catalogue illustré des graines de 45 espèces d'Orchidaceae (29 genres) présentes au Cameroun et étudiées dans ce travail. Chaque genre est représenté par les graines d'une ou deux espèces. L = longueur des graines, l = largeur des graines, % air = pourcentage d'air dans la graine.13

Tableau II : Contribution des variables sur les axes de l'ACP. 30

LISTE DES ABREVIATIONS

ACP : analyse en composantes principale

ANOVA : Analyse de variance

BDG : banque de graines

CHCP : classification hiérarchique sur composante principale

L/l : rapport entre la longueur et la largeur des graines

LiCl : Chlorure de lithium

UICN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature

µm : micromètre

RÉSUMÉ

Les Orchidaceae possèdent des graines de structures très variées en fonction des groupes taxonomiques, ce qui peut indiquer que ces caractères reflètent les relations phylogénétiques entre les espèces ou renseignent sur le type d'habitat et la répartition géographique des espèces. Plusieurs chercheurs ont porté une attention particulière aux Orchidaceae au Cameroun avec la construction d'une ombrière à Orchidaceae à l'École Normale Supérieure (ENS) de Yaoundé, et la mise en place d'une banque de graines d'Orchidaceae au Laboratoire de Botanique systématique et d'Écologie (LaBosystE) à l'ENS de Yaoundé depuis 2015.

Afin de contribuer à la connaissance des Orchidaceae, une étude sur la morphométrie des graines de quelques genres et espèces d'Orchidaceae présents au Cameroun a été réalisée. Elle est basée sur des photos des graines faites à l'aide d'un microscope optique. Nous voulions tester si la morphologie de la graine est corrélée à l'écologie et la répartition géographique des espèces, et/ ou aux relations de parenté entre les espèces. Les graines utilisées dans le cadre de cette étude sont celles de la banque de graines d'Orchidaceae développée au LaBosystE depuis 2015. Nous avons mis en place un catalogue illustré des graines de 45 espèces d'Orchidaceae réparties dans 29 genres, dont 38 espèces sont épiphytes 7 sont terrestres. Parmi les genres étudiés, cinq genres (*Ancistrochilus*, *Corymborkis*, *Eulophia*, *Porpax*, *Tridactyle*) sont présentées pour la première fois.

La morphométrie des graines permet de différencier clairement les épiphytes des terrestres. Les graines des Orchidaceae terrestres sont plus grandes que celles des épiphytes. La taille de la graine, la superficie de la graine, l'espace d'air et le pourcentage d'air dans la graine mesurés, ont révélé l'importance de l'étude de la morphométrie des graines dans la compréhension de la biologie des Orchidaceae. En effet, l'espace d'air est plus grand dans les graines des Orchidaceae terrestres que chez les épiphytes. Il s'agit d'une adaptation des Orchidaceae terrestres, aux conditions de dispersion moins favorables dans le sous-bois des forêts tropicales humides, que dans la canopée. La classification des genres basée sur la morphométrie des graines s'est révélée semblable à celle basée sur la phylogénie moléculaire. Seul les genres *Ancistrochilus*, *Bulbophyllum* et *Porpax* ont des graines différentes de celles des espèces de la même tribu.

Nos données sur les espèces épiphytes ne nous ont pas permis d'établir une corrélation entre la morphologie de la graine et la répartition géographique et altitudinale de l'espèces à laquelle elle appartient.

Mots clés : banque de graines ; écologie ; épiphyte ; phylogénie ; taxonomie

ABSTRACT

The seeds of the Orchidaceae show a great diversity of structures depending on the taxonomic group, which may indicate that these features reflect phylogenetic relationships between species or provide information on habitat type and geographic distribution. Several researchers have paid particular attention to the Orchidaceae in Cameroon. For example, an Orchidaceae shade house was built at the heighth teacher training college (ENS) in Yaoundé and an Orchidaceae seed bank has been set up at the Laboratory of Systematic Botany and Ecology (LaBosystE) at the ENS in Yaoundé since 2015.

To contribute to the knowledge of Orchidaceae, a study was carried out on the morphometrics of the seeds of some genera and species of Orchidaceae occurring in Cameroon. It is based on photographs of seeds taken with an optical microscope. Our aim was to check whether the morphology of the seeds correlates with the ecology and geographical distribution of the species and/or with the relationships between the species. The seeds used in this study come from the Orchidaceae seed bank that has been established at LaBosystE since 2015. We have created an illustrated catalog with the seeds of 45 Orchidaceae species in 29 genera, of which 38 species are epiphytic and 7 terrestrials. Among the genera studied, five genera (*Ancistrochilus*, *Corymborkis*, *Eulophia*, *Porpax*, *Tridactyle*) are presented for the first time.

The morphometry of the seeds clearly distinguishes epiphytes from terrestrial plants. The seeds of terrestrial Orchidaceae are larger than those of epiphytes. Seed size, seed surface area, air space and the percentage of air in the seed have been measured, demonstrating the importance of studying seed morphometrics in understanding the biology of the Orchidaceae. In fact, the air space in the seeds of terrestrial Orchidaceae is larger than in epiphytes. This is an adaptation of the terrestrial Orchidaceae to the less favorable distribution conditions in the undergrowth of tropical rainforests than in the canopy. The classification of genera based on seed morphometry proved to be similar to that based on molecular phylogeny. Only the genera *Ancistrochilus*, *Bulbophyllum* and *Porpax* have seeds that differ from those of species of the same phylum.

Our data on epiphytic species have not allowed us to establish a correlation between the morphology of the seeds and the geographical and altitudinal distribution of the species to which they belong.

Keywords: seed bank; ecology; epiphyte; phylogeny; taxonomy

CHAPITRE 1 : GÉNÉRALITÉS

I.1. Introduction

I.1.1. Contexte et justification

Avec plus de 28 000 espèces dans environ 750 genres (Zhang et *al.*, 2023), les Orchidaceae représentent la famille la plus diversifiée des plantes à fleurs (Zhang et *al.*, 2023). Outre leur importance numérique, les Orchidaceae présentent également une importance dans plusieurs secteurs : le commerce international notamment l'horticulture ornementale, le secteur des plantes aromatiques et médicinales ou encore l'industrie des cosmétiques et de l'alimentaire (Zamrodah, 2020). Leur importance peut également être observée sur le plan économique avec la commercialisation des fruits de certaines espèces du genre *Vanilla* (Perez-Vera, 2003), dont le chiffre d'affaires est estimé à 2 715,93 millions USD en 2020 au niveau du marché mondial (<https://www.mordorintelligence.com/fr/industry-reports/global-vanilla-industry>).

Les Orchidaceae sont soumises à divers types de menaces ; notamment la destruction des habitats par diverses actions anthropiques (extraction du bois d'œuvre, l'agriculture...), le changement climatique, et leur biologie complexe c'est-à-dire qui impose, en particulier, une association avec des champignons mycorhiziens (Fay, 2018) et l'existence de pollinisateurs spécifiques (Newman et *al.*, 2007). En 2022, la liste rouge des espèces menacées de l'UICN fait état de 1942 espèces d'Orchidaceae évaluées au niveau mondial dont cinq sont éteintes, 244 en danger critique, 445 en danger, et 24 vulnérables (IUCN, 2022). Ces statistiques indiquent que le statut de conservation de plus de 90 % des Orchidaceae n'est pas encore connu à ce jour. La conservation de cette famille de plante est donc une urgence internationale. Cette conservation passe nécessairement par la maîtrise de l'écologie et des mécanismes de reproduction et de dispersion des différentes espèces (Brzosko et *al.*, 2017).

Les Orchidaceae sont largement réparties dans le monde, sauf en Antarctique et dans les déserts les plus secs d'Afrique (Fay et *al.*, 2011) ; cette répartition est souvent attribuée à leurs minuscules graines semblables à de la poussière (Fan et *al.*, 2020). Bien que les diaspores d'Orchidaceae puissent être transportées par les oiseaux et les insectes (Suetsugu, 2020), il semble que l'anémochorie soit prédominante du fait de leur petite taille et leur faible poids (Brzosko et *al.*, 2017). Les études sur la dispersion des graines fournissent des informations importantes sur la biologie des espèces, ce qui est indispensable pour mieux décrire et comprendre certains processus écologiques tels que leur distribution spatiale et écologique (Brzosko et *al.*, 2017).

Par ailleurs, les Orchidaceae possèdent des graines de structures extrêmement variées en fonction des groupes taxonomiques (Barthlott et *al.*, 2014). L'analyse des traits morphologiques des graines d'Orchidaceae peut aider à comprendre à la fois les relations taxonomiques et les mécanismes de développement des graines (Arditti et *al.*, 1980).

Au Cameroun, les Orchidaceae font l'objet d'une attention particulière des scientifiques avec notamment la construction d'une ombrière à Orchidaceae à l'École Normale Supérieure (ENS) de Yaoundé en 2004. Cette ombrière a été mise en place afin de faciliter l'identification des Orchidaceae, qui est généralement très compliquée sans l'observation des fleurs. L'ombrière représente également une morphologie de conservation ex-situ puisqu'elle renferme certaines Orchidaceae rares et menacées. La mise en place d'une banque de graines d'Orchidaceae au Laboratoire de Botanique systématique et d'Écologie (LaBosystE) à l'ENS de Yaoundé depuis 2015, à partir des espèces d'Orchidaceae collectées dans différentes localités du Cameroun et mises en culture à l'ombrière, offre un cadre idéal pour la conservation de la biodiversité végétale.

Dans ce contexte, notre étude s'intéresse à l'analyse morphométrique des graines de quelques espèces d'Orchidaceae présentes au Cameroun afin de vérifier si la morphologie de la graine serait corrélée à l'écologie et la distribution géographique des espèces, ou alors traduirait plutôt les relations de parenté entre les espèces. Trois principales questions seront abordées dans ce travail : 1) Est-ce que la morphologie de la graine traduit des liens de parenté entre les espèces et peut donc servir de caractère taxonomique ? 2) Est-ce que l'habitat des Orchidaceae est en relation avec la morphologie de leurs graines ? 3) Est-ce que la morphologie d'une graine influence la distribution de l'espèce dont elle est issue ?

I.1.2. Objectif général

L'objectif général est de caractériser la diversité morphologique des graines de quelques espèces d'Orchidaceae du Cameroun en lien avec le mode de vie, leur distribution et leur déterminisme génétique. Plus spécifiquement, cette étude vise à :

- renseigner une base de données des graines avec des données morphométriques et iconographiques de quelques espèces d'Orchidaceae du Cameroun ;
- tester le caractère discriminant de la morphométrie des graines dans l'identification systématique des Orchidaceae ;
- tester la relation entre la morphologie de la graine et la distribution géographique des espèces d'Orchidaceae.

Les hypothèses relatives aux objectifs spécifiques que nous testerons ici sont :

- La morphologie de la graine reflète le patrimoine génétique des espèces et peut donc servir de caractère distinctif entre elles ;
- L'habitat des Orchidaceae est en corrélation avec la morphologie des graines ;
- La morphologie d'une graine influence la répartition géographique de l'espèce dont elle est issue.

I.2. Revue de littérature

I.2.1. Caractères généraux des Orchidaceae

Les Orchidaceae sont des plantes herbacées, vivaces qui présentent des dimensions et modes de vie variables (Perez-Vera, 2003, Andilyat et *al.*, 2018). La majorité des espèces (environ 65 %) sont dites « épiphytes », i.e. elles poussent sur des plantes hôtes sans les parasiter, tandis que le reste sont terrestres, elles poussent au sol, ou lithophytes, elles se développent sur des rochers (Andilyat et *al.*, 2018, Perez-Vera, 2003).

Les Orchidaceae possèdent généralement des racines simples non ramifiées couvertes d'une couche de cellules spongieuses appelée le velamen qui assure la nutrition minérale et l'hydratation de la majorité des espèces, et la photosynthèse des plantes aphylls (Andilyat et *al.*, 2018, Perez-Vera, 2003, Dressler, 1995). La tige peut avoir soit une croissance sympodiale (qui présente des ramifications), soit une croissance monopodiale (qui ne présente pas des ramifications) (Andilyat et *al.*, 2018, Perez-Vera, 2003).

Les feuilles des Orchidaceae sont entières sessiles ayant des nervures parallèles (Robin, 2022). Certaines espèces sont dépourvues de feuilles (aphylles) comme chez le genre *Microcoelia* Lindl. ; dans ce cas ce sont les racines qui sont photosynthétiques (Dressler, 1995 ; Gaillard, 2003 ; Andilyat et *al.*, 2018). Les fleurs des Orchidaceae diffèrent des fleurs des autres angiospermes avec le regroupement de leurs organes de reproduction en un organe appelé gynostème (Gaillard, 2003 ; Andilyat et *al.*, 2018 ; Robin, 2022). Elles ont trois sépales et trois pétales ayant toujours une symétrie bilatérale (zygomorphe) en raison de la modification d'un des pétales qui est nommé « labelle » (Gaillard, 2003 ; Robin, 2022). L'ovaire est infère. Outre la présence du gynostème, l'absence d'endosperme dans les graines est également une caractéristique unique à toutes les Orchidaceae (Baskin & Baskin, 1998). Cette absence d'organe de réserve impose une symbiose obligatoire avec un champignon pour la germination des graines des Orchidaceae (Arditti, 1980).

I.2.1.1. Biologie de reproduction

Les Orchidaceae ont des fleurs hermaphrodites et présentent de ce fait un mode de reproduction sexué qui nécessite diverses morphologies de pollinisation. Chez les Orchidaceae, cette pollinisation peut se faire soit par la plante elle-même au sein d'une même fleur (autopollinisation) soit d'une plante à une autre de la même espèce (pollinisation croisée) s'il est efficace (compatibilité du pollen avec le stigmate), ce mécanisme conduit à la fécondation puis à la production de la graine (Schatz, 2015 ; Robin, 2022). Toutefois, le transport des pollens chez les Orchidaceae se fait par les animaux (Micheneau et *al.*, 2009 ; Juillet et *al.*, 2015) et nécessite une interaction avec ceux-ci.

I.2.1.2. Répartition et mode de vie des Orchidaceae, en lien avec la morphométrie des graines

En raison de leur taille, leur poids et de leur morphologie, les graines d'Orchidaceae sont majoritairement transportées par le vent (Brzosko et *al.*, 2017). Elles peuvent flotter dans l'air pendant de longues périodes, favorisant ainsi leur distribution à de longues distances (Arditti & Ghani, 2000). Toutefois, bien qu'il soit admis que la dispersion par le vent soit la plus répandue, certaines Orchidaceae à fruits charnus indiquent une dispersion endozoochorique par les animaux frugivores et les oiseaux (Suetsugu et *al.*, 2015 ; Suetsugu, 2020).

Les graines des Orchidaceae sont caractérisées par un mince tégument et par l'absence d'endosperme (Arditti et *al.*, 1979 ; Arditti, 1980). Le tégument est généralement constitué de cellules unimorphologies mais présente différents types de cellules chez les genres dont les graines sont très spécialisées. L'embryon est très réduit et ne comprend généralement que quelques cellules, bien que certaines espèces puissent contenir plus d'un embryon par graine (Barthlott et *al.*, 2014). L'enveloppe de la graine est constituée d'un nombre relativement faible de cellules de testa concaves et allongées avec des parois cellulaires anticlinales droites ou légèrement ondulées et non épaissies (Kurzweil, 1993 ; Akbulut, 2016).

Les graines des Orchidaceae étant dépourvues d'endosperme, la germination dépend obligatoirement d'une association avec un champignon mycorhizien (Smith et *al.*, 2009 ; Phillips et *al.*, 2011 ; Rasmussen, 2014). Cette dépendance a longtemps laissé penser que la présence de champignons limitait la dispersion des espèces (McCormick & Jacquemyn, 2014). Mais cette opinion a été remise en question par des données moléculaires montrant que de nombreuses Orchidaceae terrestres peuvent s'associer à divers champignons répandus (Phillips et *al.*, 2011). Cela suggère que l'aire de distribution restreinte ou élargie des plantes serait en lien soit avec la morphologie de leurs graines soit alors avec l'écologie particulière de la plante.

Les Orchidaceae présentent une grande diversité de modes de vie (terrestre, lithophyte, épiphyte). En effet, au cours de l'évolution, les Orchidaceae se sont adaptées à différents modes de vie partant de l'habitus terrestre, jusqu'à l'épiphytisme (Fan et *al.*, 2020). Cette adaptation à différents modes de vie s'est faite par la spécialisation des graines afin d'augmenter leurs chances de trouver des sites appropriés pour leur germination (Howe & Smallwood, 1982). Les Orchidaceae terrestres ont développé le volume d'air dans leurs graines afin d'augmenter l'efficacité dans la dispersion car leur proximité avec le sol et leur position sous la canopée constitue un obstacle pour leur distribution ; ce qui n'est pas le cas des épiphytes qui sont sur la canopée (Arditti & Ghani, 2000 ; Fan et *al.*, 2020). Il a alors été admis que la morphologie des graines et les mécanismes de dispersion des Orchidaceae sont étroitement liés à leur mode de vie (Nakanishi, 2022).

Par ailleurs, les graines d'Orchidaceae présentent une grande variabilité morphologique qui diffère en fonction des différentes tribus ou d'un genre à l'autre (Barthlott et *al.*, 2014 ; Şeker & Şenel, 2017). L'étude de la morphométrie des graines paraît donc importante pour la taxonomie, la conservation, l'adaptation et l'évolution dans cette famille de plantes.

I.2.2. Morphométrie des graines et classification des Orchidaceae

Les Orchidaceae présentent une grande variabilité morphologique au niveau de leurs graines (Barthlott et *al.*, 2014), et leur caractérisation morphologique peut avoir une importance taxonomique. En analysant la morphométrie des graines de *Habenaria*, Dangat & Gurav (2016) ont indiqué que la longueur, la largeur et le nombre des cellules de la testa, la présence ou l'absence de réticulation sur la couche externe de la graine et la nature de cette réticulation sont des critères importants pour la délimitation des espèces. Par contre, certains caractères souvent utilisés dans la morphométrie des graines, tels que la couleur, font encore l'objet de beaucoup de débats. Ainsi, Diantina et *al.* (2020) indiquent que la pigmentation des gousses et des graines peut être un caractère important pour les marqueurs taxonomiques, reflétant leur étroite relation phylogénétique. Par contre, Barthlott et *al.* (2014) suggèrent que la couleur de la graine n'est pas un caractère taxonomique fiable, car des incohérences peuvent être trouvées au sein des clades ou des genres. Ces derniers auteurs indiquent également que les structures morphologiques des graines d'Orchidaceae diffèrent en fonction des tribus.

I.2.2.1. Importance des graines pour la conservation

L'analyse des traits morphologiques des graines chez les Orchidaceae pourrait avoir une importance dans la hiérarchisation des espèces à conserver et le choix des stratégies de conservations in-situ et ex-situ adaptés (Diantina et *al.*, 2020). Selon Arditti & Ghani (2000), la relation entre la dimension des graines d'Orchidaceae et le pourcentage d'air est étroitement

liée à leurs adaptations écologiques. Bien que les graines d'Orchidaceae imposent des associations symbiotiques avec des champignons pour germer à cause de l'absence d'endosperme (Smith et *al.*, 2009 ; Rasmussen, 2014), la distribution restreinte ou large chez les Orchidaceae n'est pas tributaire de cette symbiose. En effet, les expériences de germination montrent que la proximité avec la plante mère (et donc de son champignon) n'est peut-être pas aussi importante qu'on le pensait (Phillips et *al.*, 2011 ; McCormick & Jacquemyn, 2014).

La conservation ex-situ (la banque de graine (BDG)) est incontestablement le meilleur moyen de conservation de la biodiversité végétale compte tenu de la pression anthropique (urbanisation, exploitation du bois d'œuvre et minière) et les impacts du changement climatique qui conduisent à la destruction des habitats (Swarts & Dixon, 2009 ; Seaton et *al.*, 2010). La BDG offre un cadre idéal pour la conservation de la biodiversité végétale. Elle offre la possibilité de conserver plusieurs plantes vivantes à un seul endroit, en un espace très réduit et pendant de longues périodes (Anonyme, 1996). Le département de conservation des semences des Royal Botanic Gardens de Kew à travers son projet Millennium Seed Bank Project (MSBP) entend conserver sur 10 ans, 60% d'espèces végétales menacées dans le monde, dans des banques de graines (BDG) (Smith et *al.*, 1998).

La viabilité des graines d'Orchidaceae varie suivant la température de conservation. Elle est maximale à -20°C et présente les premiers signes de variation à partir 36 mois de stockage (Vudala & Ribas, 2017). Bien que cette estimation dépende également du substrat de germination, il est tout de même admis que le temps de viabilité des graines d'Orchidaceae est inférieur à celui des graines des autres angiospermes (Seaton et *al.*, 2015).

CHAPITRE II : MATÉRIEL ET MÉTHODE

II.1. Matériel

Le matériel biologique (graines) utilisé dans ce travail est prélevé dans la banque de graines (BDG) d'Orchidaceae conservée au LaBosystE de l'ENS de Yaoundé. Cette BDG contient les graines des Orchidaceae majoritairement produites à partir des plantes collectées dans plusieurs localités du Cameroun et mises en culture depuis 2004 dans l'ombrière de Yaoundé. Ces graines de taille très réduites, ont été observées puis photographiées à l'aide d'un microscope optique Primostar 3 avec Axiocam 208 intégrée version M226707 couplé à un appareil photo numérique (Canon EOS 760D). Les photographies ont été faites à partir d'un ordinateur relié à l'appareil photo numérique pour éviter de bouger l'appareil photo lors du déclenchement. Le logiciel Hélicon Focus version 8.2.2 a servi à traiter les images de plusieurs prises de vue afin d'avoir une seule image nette. Le logiciel OPTIKA PROVIEW version 8.4 a permis de faire des mesures plus rapides sur les photographies des graines à partir d'un système de calibrage. Le logiciel R (Team, 2021) a été utilisé pour les analyses statistiques.

II.2. Méthodologie

La méthodologie générale consiste à faire des photos des graines d'Orchidaceae. Les photos prises sont analysées par ordinateur pour mesurer des paramètres morphométriques tel que la longueur, la largeur, superficie de la graine, et de l'embryon.

II.2.1. La Banque de graines

Les graines issues des fruits matures sont séchées à l'aide d'un dessiccateur contenant au fond une solution de chlorure de lithium (LiCl) pour ramener l'humidité relative des graines à environ 12 %. Au bout de sept jours, les graines sont retirées du dessiccateur et sont conservées à -20°C dans un congélateur dans des tubes avec un identifiant unique. La BDG contient actuellement les graines d'environ 120 espèces d'Orchidaceae répartis dans 39 genres différents. Le choix des espèces était basé sur l'équilibre entre les patrons de distributions, et entre les modes de vie des espèces.

II.2.2. Prise de photos

Le dispositif de prise de photo comprend un microscope optique surmonté d'un appareil photo numérique lui-même relié à un ordinateur (Fig. 1). La prise de vues se fait à distance

grâce à un aperçu obtenu directement sur l'écran de l'ordinateur, ceci afin d'éviter tout mouvement des appareils lors du déclenchement de l'appareil photo numérique. Les photos sont prises à différents grossissements (x5 et x40) et à chaque fois, une série de 6 à 10 photos sont prises. Ces dernières sont combinées en une seule image nette à l'aide d'Hélicon Focus, un logiciel spécifique d'assemblage d'images. Grâce à ce logiciel, différentes zones de mises au point sur plusieurs prises de vue identiques sont combinées en une image avec une plus grande profondeur de champ sans aucune perte de définition. Au grossissement x5, on prenait une photo présentant au moins 5 graines pour chaque individu pour pouvoir capter la variation intra-individuelle des différents caractères. Au grossissement x40, on prenait la photo d'une seule graine par individu pour l'élaboration d'un catalogue illustré. Pour quelques graines de grande taille qui n'apparaissaient pas entièrement sur les photos au grossissement x 40, le grossissement x 10 a été utilisé.

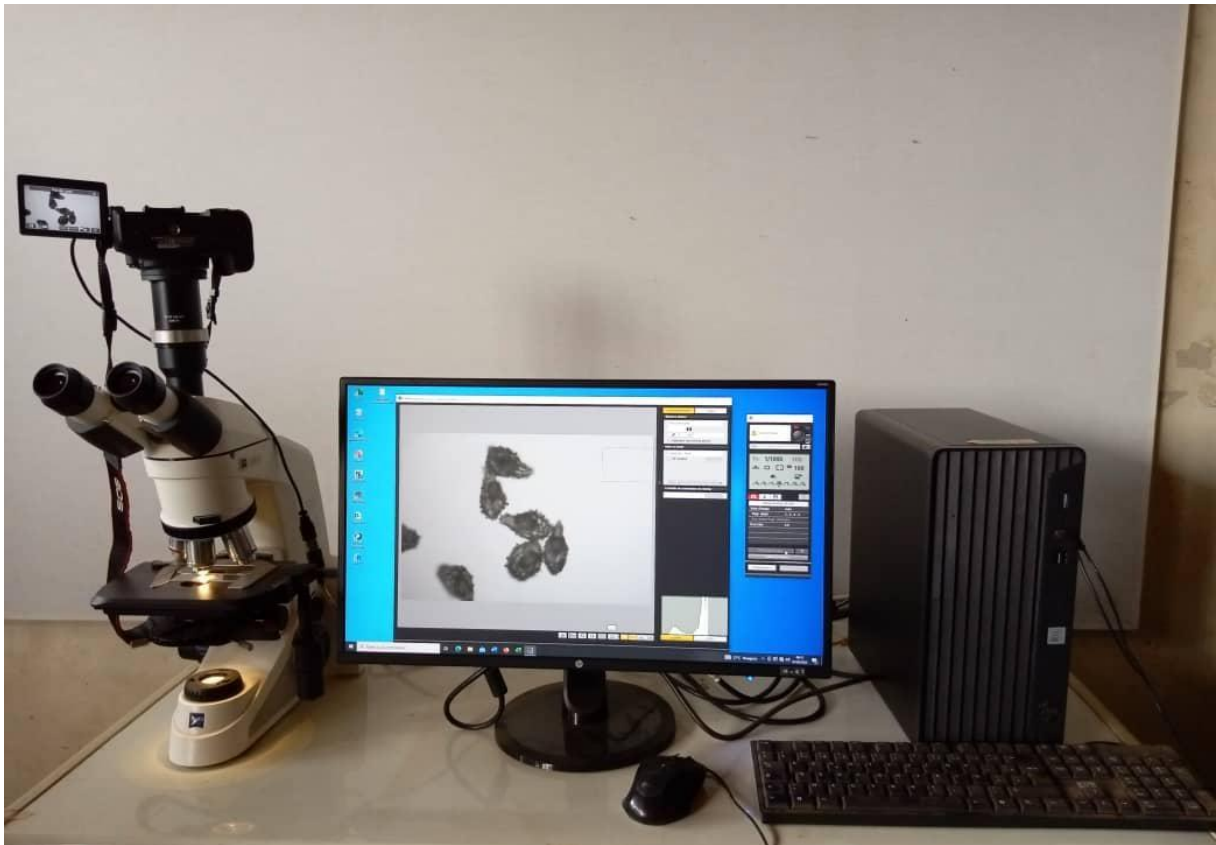


Fig. 1. Dispositif de prise de photographies des graines de la banque de graines au Laboratoire de Botanique systématique et d'Écologie de l'ENS de Yaoundé.

II.2.3. Prise des paramètres morphométriques

Les mesures morphométriques sont faites sur les photos prises au grossissement x5 du microscope, cinq graines par échantillon sont mesurées (Fig. 2). Ces mesures sont faites à l'aide du logiciel

OPTIKA PROVIEW version 8.4 qui permet de calibrer l'image pour faire des mesures rapides. Le calibrage consiste à faire une correspondance entre la taille de l'image en pixels, à la taille de la graine en micromètre. Cette correspondance se fait à l'aide d'une lame micrométrique dont l'écart entre les graduations est connu. Chaque fois que des mesures sont faites, le logiciel se charge de faire directement une règle de trois et donner la mesure en micromètre (μm).

L'espace/volume d'air dans la graine n'a pas été mesuré selon la méthode d'Arditti & Ghani (2000), couramment utilisée dans la littérature. En effet, ces auteurs estiment l'espace/volume d'air en assimilant la graine d'orchidée à deux cônes joints par leurs bases. Nous avons plutôt choisi d'estimer la différence entre superficie de la graine et la surface de l'embryon. Nous avons utilisé cette approche parce qu'elle prend en compte la morphologie de chaque graine et donne une estimation plus précise de l'espace d'air dans la graine. Nous avons ensuite calculé le pourcentage d'air dans la graine afin d'avoir une estimation du vide dans la graine qui soit moins dépendante de la taille des graines. Ce pourcentage a été calculé en multipliant par 100 la différence entre la surface des graines et celle de l'embryon et en divisant le résultat par superficie de la graine.

$$(S_g - S_e) * 100 / S_g$$

Nous avons également calculé le rapport entre la longueur et la largeur de la graine afin de définir la morphologie des graines, tronquées ou allongées, suivant que le rapport est inférieur ou supérieur à 6 (Hariyanto et *al.*, 2020).

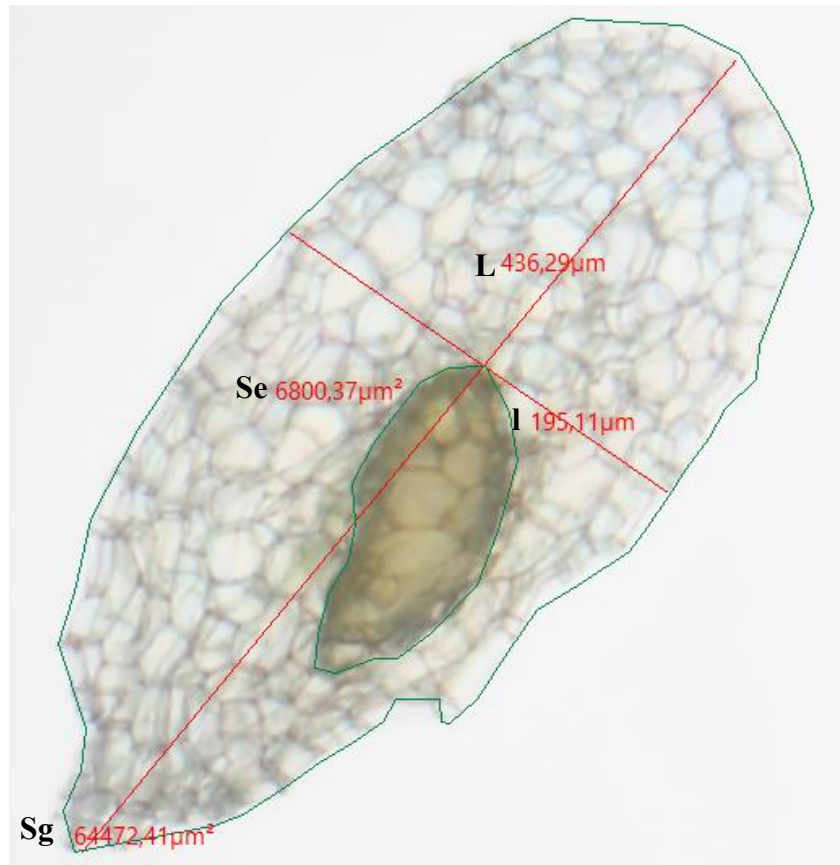


Fig. 2. Photographie de la graine de *Liparis* sp. nov. réalisée au grossissement x10 et illustration des différentes mesures effectuées. L, longueur ; l, largeur ; Se, surface de l'embryon ; Sg, surface de la graine.

II.2.4. Gestions et analyse des données

L'encodage des données a été fait à l'aide du logiciel Microsoft ® Office Excel et le traitement et l'analyse des données morphométriques ont été fait avec le logiciel R.

Nous avons dans un premier temps analysé la dissemblance/ressemblance entre les genres et espèces en utilisant tous les paramètres morphométriques mesurés. Pour ce faire, nous avons calculé une matrice de (dis)similarité à l'aide de la fonction « Daisy » contenu dans le package factextra (Kassambara & Mundt, 2020) sur base des caractères morphométriques des graines. Nous avons par la suite effectué une classification hiérarchique (plus proches voisins) sur cette matrice à l'aide de la fonction « Agnes » contenue dans le package factextra selon la méthode « average ».

Afin de comparer la variabilité interspécifique pour chaque paramètre morphométrique, une analyse de variance (ANOVA) a été réalisée à l'aide de la fonction « aov » du package multcomp (Bretz et *al.*, 2022). Un test de significativité de Tukey a été réalisé à la suite de l'ANOVA à l'aide de la fonction TukeyHSD du package multcomp au seuil de 5 %.

Nous avons également effectué une analyse en composantes principales (ACP) à l'aide de la fonction PCA du package FactoMineR (Husson et *al.*, 2008). Cette analyse nous a permis d'observer la distance entre les espèces partageant le même mode de vie d'une part, et la même distribution altitudinale et géographique d'autre part suivant tous les 7 paramètres morphométriques. Nous avons par la suite effectué une classification hiérarchique sur composantes principales à l'aide de la fonction HCPC du package FactoMineR, afin de voir si la formation des groupes est fonction du mode de vie ou la distribution altitudinale et géographique, ou alors, si les groupes formés suivent plutôt les relations phylogénétiques entre les espèces.

CHAPITRE III : RÉSULTATS ET DISCUSSION

III.1. Résultats

III.1.1. Catalogue des graines d'Orchidaceae étudiées

Nous avons pu examiner et photographier 225 graines appartenant à 45 espèces d'Orchidaceae réparties dans 29 genres. Le tableau 1 présente et illustre les variations de longueur, largeur, pourcentage d'air dans la graine des 29 genres. Les relations phylogénétiques sont présentées à la figure 3. Parmi les espèces étudiées, 38 sont épiphytes et 7 sont terrestres. Les 45 espèces d'Orchidaceae analysées ici présentent 3 grands types de distribution géographique : 28 espèces sont largement distribuées en Afrique tropicale, 8 espèces ont une aire de distribution restreinte et disjointe de plusieurs centaines de km tandis que 9 espèces ont une aire de distribution restreinte et limitée à quelques km². Les 45 espèces ont deux grands modes de distribution altitudinale : 11 espèces ne se retrouvent qu'au-dessus de 800 m d'altitude, tandis que les 34 espèces autres sont connues uniquement en deçà de 800 m. Les graines des genres *Ancistrochilus*, *Corymborkis*, *Eulophia*, *Porpax* et *Tridactyle* présentées dans notre catalogue n'avaient jamais été étudiées jusqu'à présent.

Tableau 1. Catalogue illustré des graines de 45 espèces d'Orchidaceae (29 genres) présentes au Cameroun et étudiées dans ce travail. Chaque genre est représenté par les graines d'une ou deux espèces. L = longueur des graines, l = largeur des graines, % air = pourcentage d'air dans la graine.

1) <i>Aerangis</i> Sous famille : Epidendroideae, Tribu : Vandaeae, Sous tribu : Angraecinae, Mode de vie : épiphyte L : (228,7-268,5) μm l : (69,5-72,9) μm; % air: (40,7-47,5) <i>Aerangis collum-cygni</i> Summerh.  300μm <i>Aerangis gravenreuthii</i> (Kraenzl.) Schltr.  300μm	2) <i>Ancistrochilus</i> Sous famille : Epidendroideae, Tribu : Collabieae, Sous tribu : Collabiinae ; Mode de vie : épiphyte L : (359,61-647,88) μm l : (77,18-113,31) μm; % air: (44,06-67,34) <i>Ancistrochilus rothschildianus</i>  300μm
3) <i>Ancistrorhynchus</i> Sous famille : Epidendroideae, Tribu : Vandaeae, Sous tribu : Angraecinae ; Mode de vie : épiphyte L : (146,4-234,2) μm	4) <i>Bolusiella</i> Sous famille : Epidendroideae, Tribu : Vandaeae, Sous tribu : Angraecinae ; Mode de vie : épiphyte L : (139,4-166,36) μm

l : (56,8-60,1) μm ; % air: (41,1-53,3)

Ancistrorhynchus tenuicaulis Summerh.



300 μm

Ancistrorhynchus schumannii Kraenzl.)



300 μm

l : (51,27-64,9) μm ; % air: (21,12-31,67)

Bolusiella zenkeri (Kraenzl.)



300 μm

5) *Bulbophyllum*

Sous famille : Epidendroideae, Tribu : Malaxideae,
Sous tribu : Dendrobiinae ; Mode de vie : épiphyte

L : (131,3-152,3) μm

l : (49,7-54,4) μm ; % air: (33,7-36,3)

Bulbophyllum sp. nov aff. *saltatorium*



300 μm

6) *Calypstrochilum*

Sous famille : Epidendroideae, Tribu : Vandaeae,

Sous tribu : Angraecinae ; Mode de vie : épiphyte

L : (189,1-286,1) μm

l : (49,7-65,6) μm ; % air: (36,3-49,4)

Calypstrochilum aurantiacum (P.J.Cribb
& Laan) Stévant, M.Simo & Droissart



300 μm

Bulbophyllum encephalodes Summerh.



300µm

Bulbophyllum sandersonii subsp.
stenopetalum (Kraenzl.) J.J.Verm.



300µm

Calypstrochilum emarginatum (Afzel. ex Sw.)
Schltr.



300µm

Calypstrochilum emarginatum (Afzel. ex
Sw.) Schltr.



300µm

7) *Corymborkis*

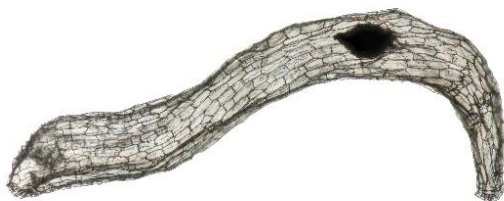
Sous famille : Epidendroideae, Tribu : Tropidieae,

Sous tribu : Tropidiinae; Mode de vie : terrestre

L : (1903,19-2336,46) µm

l : (102,33-144,49) µm; %air: (94,36-97,25)

Corymborkis corymbis Thouars



300µm

8) *Cynorkis*

Sous famille : Orchidoideae, Tribu : Orchideae,

Sous tribu : orchidiinea ; Mode de vie : terrestre

L : (616,34-808,01) µm

l : (81,4-125,08) µm ; %air : (75,8-84,63)

Cynorkis aff. debilis



300µm

9) *Cyrtorchis*

Sous famille : Epidendroideae, Tribu : Vandaeae,

Sous tribu : Angraecineae ; Mode de vie : épiphyte

L : (172,7-240,5) µm

l : (52,8-67,4) µm; % air: (36,9-39,9)

10) *Diaphananthe*

Sous famille : Epidendroideae ; Tribu : Vandaeae ;

Sous tribu : Angraecineae ; Mode de vie : épiphyte

L : (280,06-361,63) µm ; % air : (34,5-43,8)

Cyrtorchis chailluana (Hook.f.) Schltr.



300µm

Cyrtorchis okuensis Droissart, Azandi & M.Simo



300µm

l : (62,55-65,92) µm

Diaphananthe bidens (Afzel. ex Sw.) Schltr.



300µm

Diaphananthe pulchella Summerh. var. *geniculata* Summerh



300µm

Diaphananthe vesicata (Lindl.) P.J.Cribb & Carlsward.



300µm

11) *Dolabrifolia*

Sous famille : Epidendroideae, Tribu : Vandaeae,

Sous tribu : Angraecinae ; Mode de vie : épiphyte

L : (158,1-160,1) μm

l : (53,4-71,1) μm ; % air: (33,3-47,0)

Dolabrifolia aporoides (Summerh.)
& Romowicz



300 μm

Dolabrifolia disticha (Lindl.) Szlach. &
Romowicz



300 μm

12) *Eichlerangraecum*

Sous famille : Epidendroideae, Tribu : Vandaeae,

Sous tribu : Angraecinae ; Mode de vie : épiphyte

L : (454,50-524,44) μm

l : (49,77-66,77) μm ; % air: (54,3-55,5)

Eichlerangraecum birrimense (Rolfe)
, Mytnik & Grochocka



300 μm

Eichlerangraecum eichlerianum var.
curvicalcaratum (Szlach. & Olszewski)



300 μm

13) *Eulophia*

Sous famille : Epidendroideae ; Tribu : Cymbidieae ;

Sous tribu : Eulophiinae ; Mode de vie : terrestre

L : (1311,18-1571,36) μm

l : (173,78-203,36) μm ; %air (92,66-94,06)

Eulophia euglossa (Rchb.f.) Rchb.f. ex.



300 μm

14) *Graphorkis*

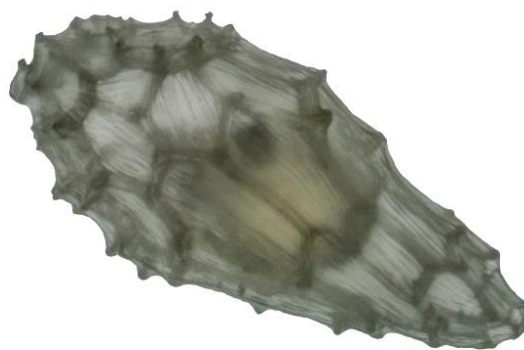
Sous famille : Epidendroideae, Tribu : Cymbidieae,

Sous famille : Eulophiinae ; Mode de vie : épiphyte

L : (321,82-361,54) μm

l : (148,86-171,19) μm ; % air: (79,92-85,26)

Graphorkis lurida (Sw.) Kuntze



300 μm

15) *Habenaria*

Sous famille : Orchidoideae, Tribu : Orchideae,

Sous tribu : Orchidiinea ; Mode de vie : terrestre

L : (917,53-1121,69) μm

l: (136,36-189,8) μm ; %air : (73,76-76,77)

Habenaria procera (Afzel. ex Sw.) Lindl.



300 μm

16) *Kylicanthe*

Sous famille : Epidendroideae ; Tribu : Vandaeae,

Sous tribu : Angraecinea ; Mode de vie : épiphyte

L : (246,52-393,05) μm

l: (46,52-58,71) μm ; %air: (34,27-57,07)

Kylicanthe arcuata Descourv., Stévant & Droissart



300 μm

17) *Liparis*

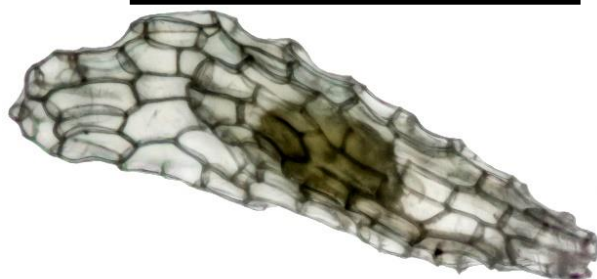
Sous famille : Epidendroideae, Tribu : Malaxideae,

Sous tribu : Malaxidinae ; Mode de vie : terrestre

L : (391,2-391,7) μm

l : (104-163) μm ; % air: (86,00-89,45)

Liparis nervosa (Thunb.) Lindl.



300 μm

Liparis sp nov.



300 μm

18) *Listrostachys*

Sous famille : Epidendroideae ; Tribu : Vandaeae,

Sous tribu : Angraecinae ; Mode de vie : épiphyte

L : (165,88-210,55) μm

l : (56,41-66,1) μm ; % air: (43,26-57,40)

Listrostachys pertusa (Lindl.) Rchb.f.



300 μm

19) *Microcoelia*

Sous famille : Epidendroideae, Tribu : Vandaeae ;

Sous tribu : Angraecinae ; Mode de vie : épiphyte

L : (530,6-650,9) μm

l : (23,69-35,9) μm ; % air: (42,67-71,54)

Microcoelia microglossa Summerh.



300 μm

20) *Plectrelminthus*

Sous famille : Epidendroideae ; Tribu : Vandaeae ;

Sous tribu : Angraecinae ; Mode de vie : épiphyte

L : (230,6-256) μm

L : (46,22-59,24) μm ; % air (37,58-48,86)

Plectrelminthus caudatus (Lindl.)
Summerh. var. *caudatus*



300 μm

21) *Podangis*

Sous famille : Epidendroideae, Tribu : Vandaeae,

Sous tribu : Angraecinae Mode de vie : épiphyte

L : (179,48-204,19) μm

l : (49-66,56) μm ; %air: (18,29-36,10)

Podangis rhipsalisocia (Rchb.f.)
P.J.Cribb & Carlsward.



300 μm

22) *Polystachya*

Sous famille : Epidendroideae, Tribu : Vandaeae,

Sous tribu : Polystachyinae ; Mode de vie : épiphyte

L : (163,9-209,1) μm

l : (51,3-79,0) μm ; % air: (33,3-56,7)

Polystachya alpina Lindl.



300 μm

Polystachya cultriformis (Thouars)Lindl. Ex
Spreng.



300 μm

	<i>Polystachya paniculata</i> (Sw.) Rolfe  300µm
23) <i>Porpax</i> Sous famille : Epidendroideae, Tribu : podochileae, Sous tribu : Eriinae ; Mode de vie : épiphyte L : (171,75-233,3) µm l : (52,63-69,32) µm; % air: (38,37-55,70) <i>Porpax grandiflora</i> Seidenf.  300µm	24) <i>Rangaeris</i> Sous famille : Epidendroideae, Tribu : Vandaeae, Sous tribu : Angraecinae ; Mode de vie : épiphyte L : (140,4-177,61) µm l : (59,9-68,86) µm; % air: (44,43-69,34) <i>Rangaeris muscicola</i> (Rchb.f.) Summerh.  300µm
25) <i>Rhipidoglossum</i> Sous famille : Epidendroideae, Tribu : Vandaeae, Sous tribu : Angraecinae ; Mode de vie : épiphyte L : (449,83-564,4) µm l : (44,42-57,67) µm ; % air: (56,76-75,55) <i>Rhipidoglossum rutilum</i> (Rchb.f.)  300µm	26) <i>Summerhayesia</i> Sous famille : Epidendroideae, Tribu : Vandaeae, Sous tribu : Angraecinae ; Mode de vie : épiphyte L : (142,78-150,42) µm l : (37,26-49,92)µm; % air: (42,9-59,08) <i>Summerhayesia laurentii</i> (De Wild.)  300µm

27) *Triceratorhynchus*

Sous famille : Epidendroideae, Tribu : Vandaeae,

Sous tribu : Angraecinae ; Mode de vie : épiphyte

L : (330,2-380,6) μm

l : (49,7-51,9) μm ; % air: (53,5-54,2)

Triceratorhynchus comptus (Summerh.)
Szlach., Oledrz. & Mytnik



300 μm

Triceratorhynchus sp. nov.



300 μm

28) *Tridactyle*

Sous famille : Epidendroideae, Tribu : Vandaeae,

Sous tribu : Angraecinae ; Mode de vie : épiphyte

L : (161,7- 201,1) μm

l : (60,7-66,4) μm ; % air: (27,7-29,0)

Tridactyle anthomaniaca (Rchb.f.)
Summerh.



300 μm

Tridactyle filifolia (Schltr.) Schltr.



300 μm

29) <i>Vanilla</i> Sous famille : Vanilloideae, Tribu : Vanilleae, Sous tribu : Vanillineae ; Mode de vie : terrestre L : (424,91-599,43) μm L : (330,45-443,92) μm ; % air : (27,10-37,34) <i>Vanilla ochyrae</i> Szlach. & Olszewski  300μm	
--	--

III.1.2. Relations phylogénétiques entre les 29 genres étudiés dans ce travail

L'arbre a été réalisé à partir des données de la base de données globale du NCBI (Schoch et *al.*, 2020) et d'une révision récente des 18 genres appartenant aux Orchidaceae angraecoïdes (Farminhão et *al.*, 2021). Les genres de angraecoïdes forment un groupe monophylétique à la base de l'arbre (de *Diaphananthe* à *Listrostachys*). Toutes les graines sont présentées à la même échelle de grossissement. Cet arbre montre que les graines des genres d'Orchidaceae épiphytes sont relativement plus petites que celles des genres d'Orchidaceae terrestres. Il existe également une diversité de morphologies et de couleurs entre les genres.

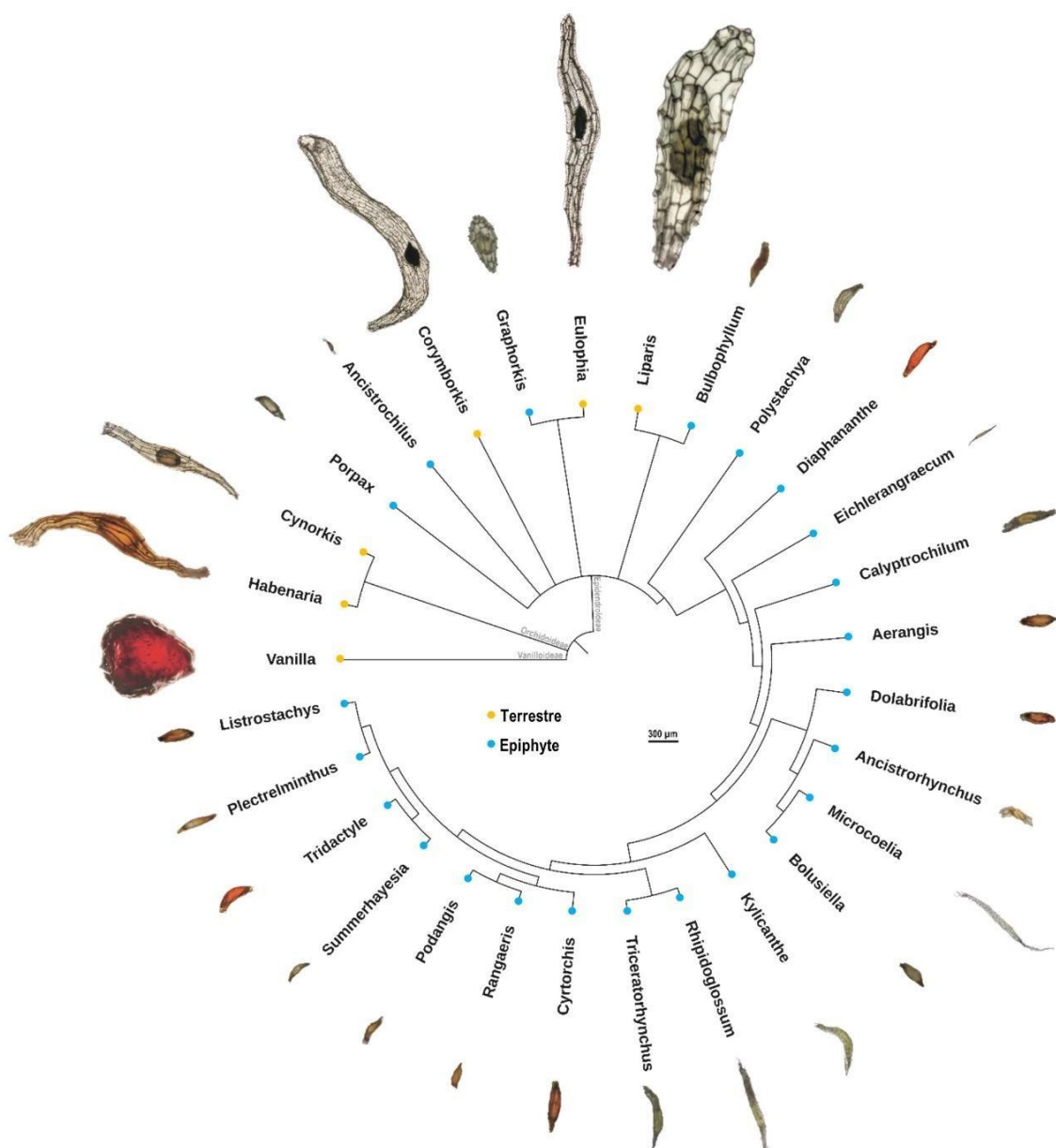


Fig. 3. L'arbre obtenu à partir des données de la base de données globale du NCBI et d'une révision récente de 18 genres appartenant aux Orchidaceae angraecoïdes, présente les Relations phylogénétique entre les 29 genres d'Orchidaceae étudiés dans ce travail ainsi que leur mode de vie et la morphologie de leurs graines.

III.1.2.1. Lien entre morphométrie des graines et histoire évolutive/phylogénie des genres et des espèces

Le dendrogramme produit à partir d'une matrice de dissimilarité entre les 29 genres examinés permet de distinguer cinq grands groupes suivant la ligne de coupure (noir) du dendrogramme. Le plus grand groupe renferme toutes les Orchidaceae épiphytes excepté *Graphorkis*. Les plus petits groupes sont représentés par deux genres d'Orchidaceae terrestres (*Eulophia*, *corymborkis*) et un genre d'Orchidaceae lianescent (*Vanilla ochyrae*) et l'autre

groupe renferme majoritairement les Orchidaceae terrestres. Au-delà du mode de vie, ces groupes (bleu) renseignent aussi sur les relations phylogénétiques entre les genres. Le plus grand groupe renferme les genres d'Orchidaceae appartenant à la tribu des Vandeeae excepté *Bulbophyllum*, *Ancistrochilus* et *Porpax*. Les plus petits groupes constitués de *corymborkis*, *Eulophia*, *Vanilla* appartenant respectivement aux tribus des Tropicidae, Cymbidieae et Vanilleae.

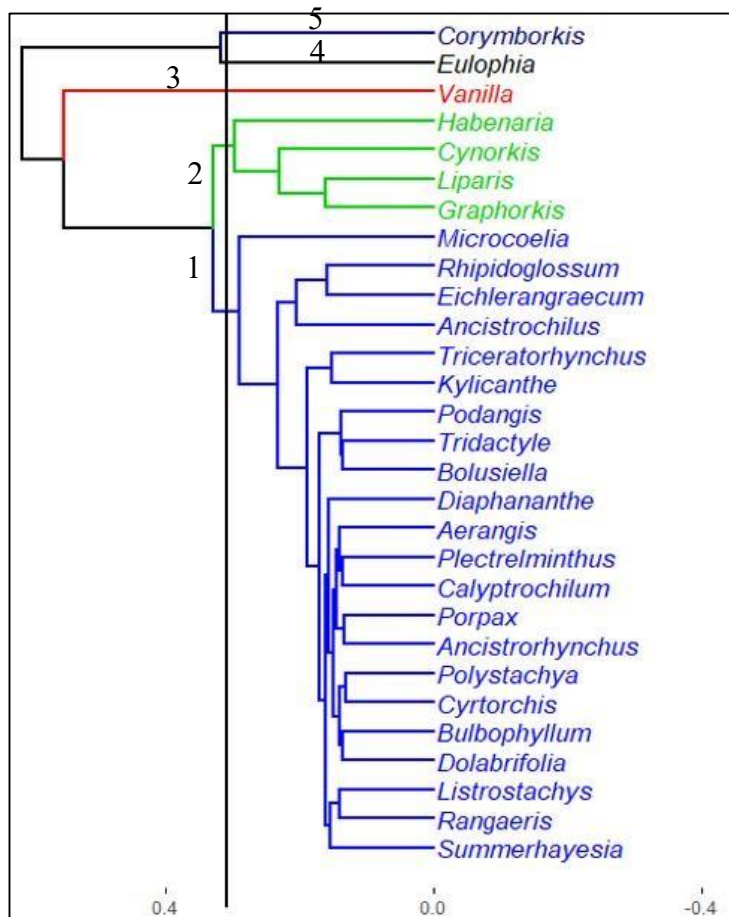


Fig. 4. Dendrogramme de l'analyse en groupement obtenu avec la méthode average présentant le niveau de ressemblance des 29 genres d'Orchidaceae étudiées suivant la morphométrie des graines

III.1.2.2. Lien entre morphométrie des graines et histoire évolutive/phylogénie des espèces d'Orchidaceae

Le dendrogramme produit à partir d'une matrice de dissimilarité avec la méthode average entre les 45 espèces dont 6 terrestres, (*Corymborkis corymbis*, *Cynorkis* aff. *debilis*, *Eulophia euglossa*, *Habenaria procera*, *Liparis nervosa*, *Liparis* sp. nov.) et une orchidée lianescente (*Vanilla ochyrae*) et 38 épiphytes suivant une analyse multivariée basée sur la morphométrie de leurs graines (longueur, largeur, rapport L/l, superficie de la graine, surface

de l'embryon, l'espace d'air dans la graine, le pourcentage d'air dans la graine), permet dans un premier temps de distinguer 8 groupes suivant la ligne de coupure. Chaque groupe est représenté par une couleur précise. Le plus grand groupe contient les espèces d'Orchidaceae épiphytes à l'exception de *Microcoelia microglossa* qui morphologie son propre groupe et *Graphokis lurida* et *Ancistrochilus rothschildianus* qui sont regroupé avec les Orchidaceae terrestres. Par ailleurs, ces espèces appartiennent majoritairement à la tribu des Vandae exceptées les espèces du genre *Bulbophyllum*, et *Porpax grandiflora*. *Microcoelia microglossa* est la seule Vandae qui ne soit pas regroupée avec les autres (Fig. 5).

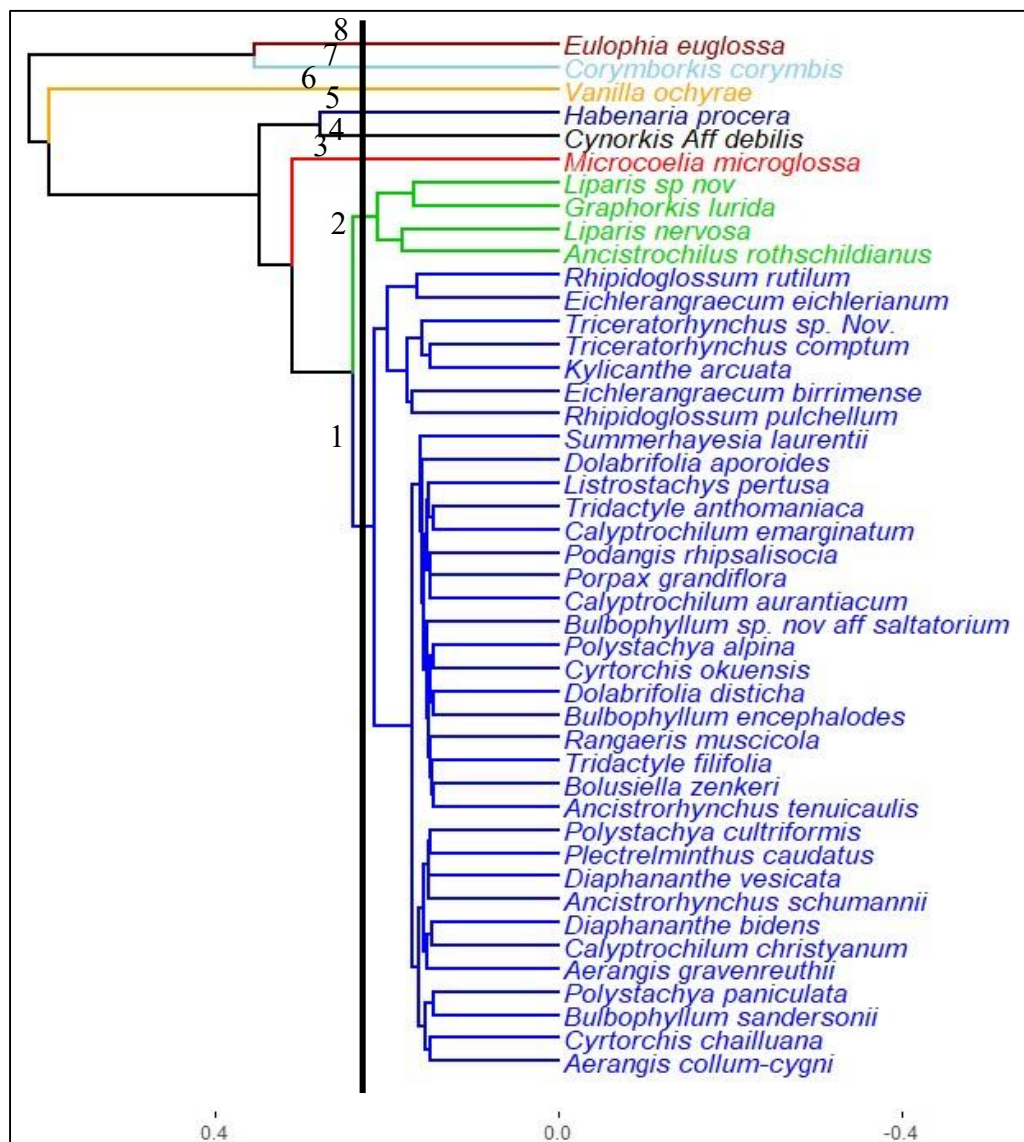


Fig. 5. Dendrogramme de l'analyse en groupement obtenu avec la méthode average présentant le niveau de ressemblance de 45 espèces d'Orchidaceae étudiées suivant la morphométrie des graines.

III.1.3. Caractères morphologiques des graines, et différenciation des espèces chez les Orchidaceae

III.1.3.1. Variation de la taille (longueur et largeur) des graines d'Orchidaceae entre les espèces

III.1.3.1.1 Variation de la longueur des graines chez les Orchidaceae

L'ANOVA montre des différences significatives de la longueur des graines, au sein des Orchidaceae terrestres et épiphytes (Fig. 6 : A, B).

Au sein des épiphytes, nous avons mesuré les graines de 38 espèces réparties dans 23 genres. La longueur de la graine varie dans un rapport 5x, de 131,38 μm pour *Bulbophyllum* aff. *saltatorium* sp. nov. à 597,92 μm pour *Microcoelia microglossa* (Fig. 6A). Chez les Orchidaceae terrestres (7 espèces), la longueur des graines varie de 391,38 μm pour *Liparis nervosa* à 2062,02 μm pour *Corymborkis corymbis* (Fig. 6B). Nous observons une différence significative pour la longueur des graines entre les espèces d'Orchidaceae terrestres. Toutefois, il n'y a pas de différence significative pour la longueur de la graine chez *Liparis nervosa*, *Liparis* sp. nov. et *Vanilla ochyrae* (Fig. 6B). Au sein des Orchidaceae épiphytes, certaines espèces se distinguent des autres notamment *Microcoelia microglossa* qui diffère significativement de presque toutes les autres espèces excepté *Eichlerangraecum eichlerianum*.

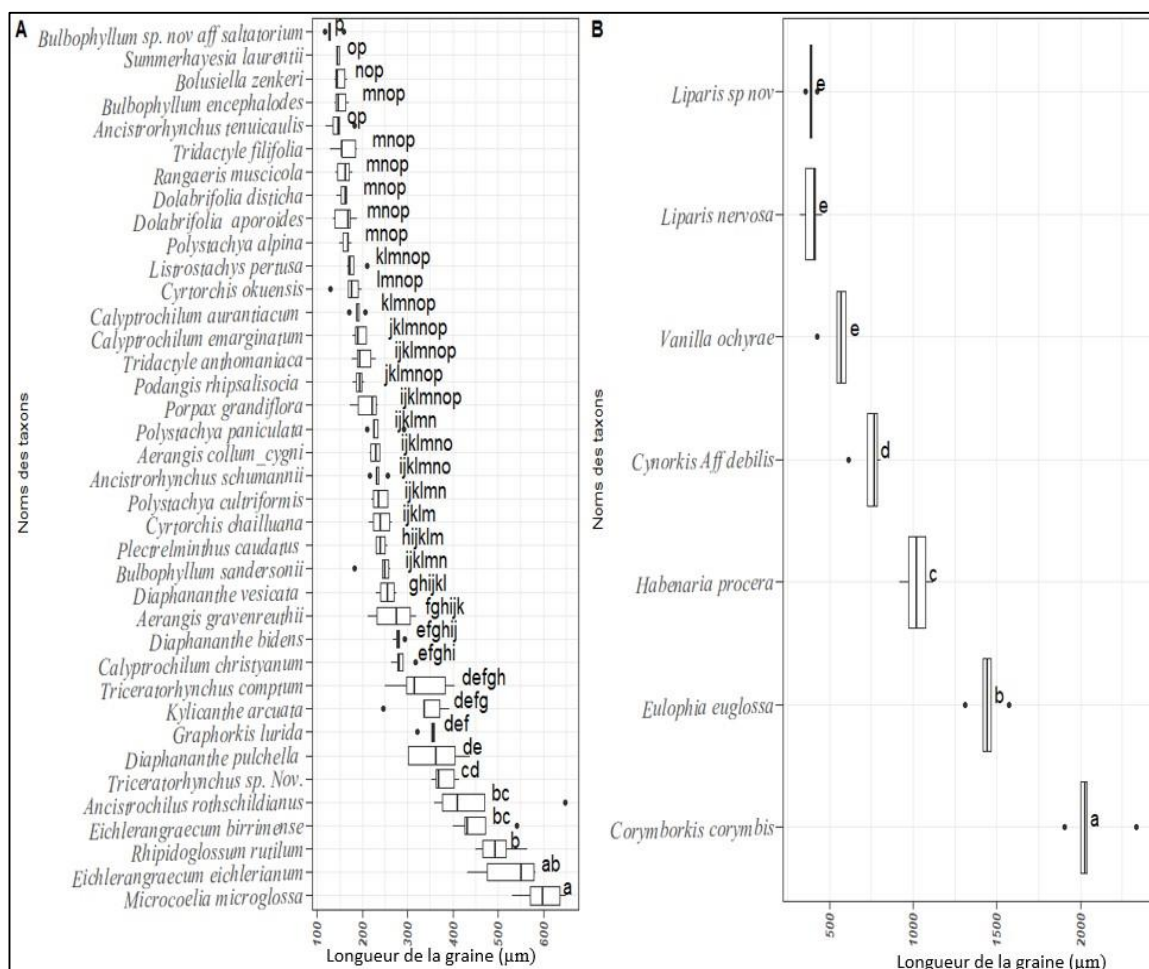


Fig. 6. Comparaison de la longueur des graines à l'aide de l'ANOVA. A, Comparaison entre les 38 espèces épiphytes. B, Comparaison entre les 7 espèces terrestres.

III.1.3.1.2. Variation de la largeur des graines chez les Orchidaceae

L'ANOVA montre des différences significatives de la largeur des graines, au sein des Orchidaceae terrestres et épiphytes (Fig. 7 : A, B). Au sein des épiphytes (38 espèces), la largeur des graines varie de 34,59 µm (*Microcoelia microglossa*) à 158,68 µm (*Graphorkis lurida*) (Fig. 7A). Chez les espèces terrestres, la largeur des graines varie de 103,6 µm (*Cynorkis aff. debilis*) à 386,9 µm (*Vanilla ochyrae*) (Fig. 7B). Pour les Orchidaceae terrestres, seule *Vanilla ochyrae* présente une largeur de graine significativement différente de toutes les autres espèces (Fig. 7B). Au sein des épiphytes, la largeur des graines permet de différencier nettement *Graphorkis lurida* (158,68 µm) et *Ancistrochilus rothschildianus* (97,824 µm) de toutes les autres espèces. On notera que des différences significatives peuvent également être observées entre espèces au sein du même genre notamment entre *Calypstrochilum aurantiacum* et *C. christyanum* ou entre *Polystachya alpina* et *P. paniculata* ; entre *Bulbophyllum sandersonii* et

B. encephalodes ou encore ente *Dolabrifolia disticha* et *D. aporoides* (Fig. 7A). Il existe aussi des différences significatives entre *Liparis nervosa* et *Liparis* sp. nov. (Fig. 7B).

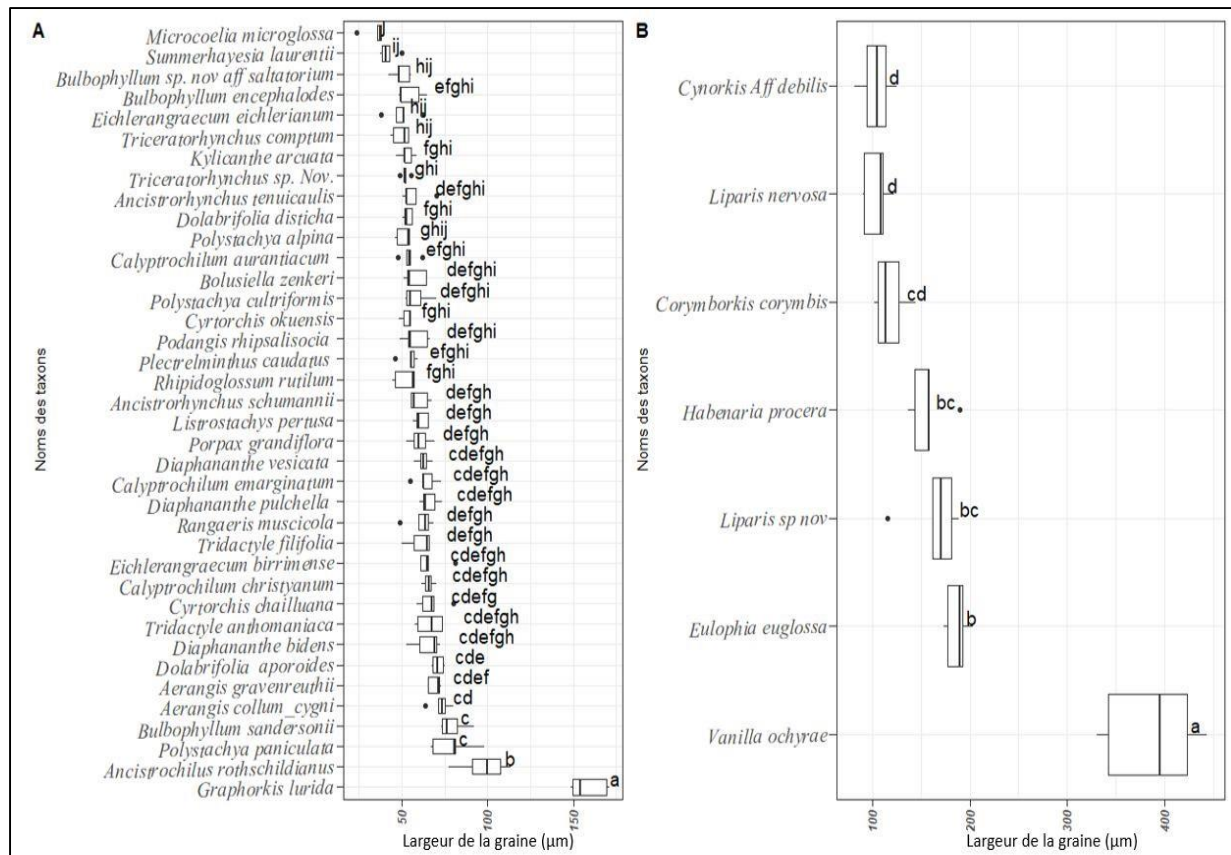


Fig. 7. Comparaison de la largeur de la graine de 45 espèces à l'aide de l'ANOVA. A, Comparaison entre les 38 espèces épiphytes. B, Comparaison entre les 7 espèces terrestres.

III.1.3.2. Variation du rapport longueur/largeur des graines

L'ANOVA montre des différences significatives du rapport longueur sur largeur des graines au sein des Orchidaceae terrestres et épiphytes (Fig. 8 : A, B).

Le plus petit rapport L/l chez les épiphytes a été trouvé chez *Graphorkis lurida* (2,20) et le plus grand rapport chez *Microcoelia microglossa* (17,285) (Fig. 8A). Chez les Orchidaceae terrestres, le plus petit rapport a été trouvé chez *Vanilla ochyrae* (1,41) et le plus grand chez *Corymborkis corymbis* (17,366) (Fig. 8B). Les graines dites « allongées » (i.e. avec rapport > 6) ont été trouvées chez 4 des 7 espèces terrestres à savoir (*Corymborkis corymbis* (17,366), *Cynorkis* aff. *debilis* (7,24), *Eulophia euglossa* (7,69), *Habenaria procera* (6,60)), mais aussi chez 4 espèces épiphytes (*Kylicanthe arcuata* (6,36), *Microcoelia microglossa* (17,28), *Triceratorhynchus comptum* (6,63), *Triceratorhynchus* sp. nov. (7,32)). Les 36 autres espèces avaient toutes des graines dites « tronquées » (c'est-à-dire L/l < 6) (Fig. 8A et fig. 8B). Au sein des épiphytes, le rapport entre la longueur et la largeur des graines permet de différencier

nettement *Microcoelia microglossa* de toutes les autres espèces (Fig. 8A). On note à nouveau des différences significatives pour certaines espèces d'un même genre (*Eichlerangraecum birrimense* et *Eichlerangraecum eichlerianum* var. *curvicalcaratum*). Chez les Orchidaceae terrestres, le rapport L/l permet de distinguer uniquement *Corymborkis corymbis* de toutes les autres espèces (Fig.

8B). On notera également qu'il n'existe pas de différences significatives entre *Cynorkis aff. debilis*, *Habenaria procera*, et *Eulophia euglossa* (Fig. 8B) bien qu'elles aient des longueurs statistiquement différentes (Fig. 6B) et que *Cynorkis aff. debilis* présente une largeur de graines distincte des autres (Fig. 7B).

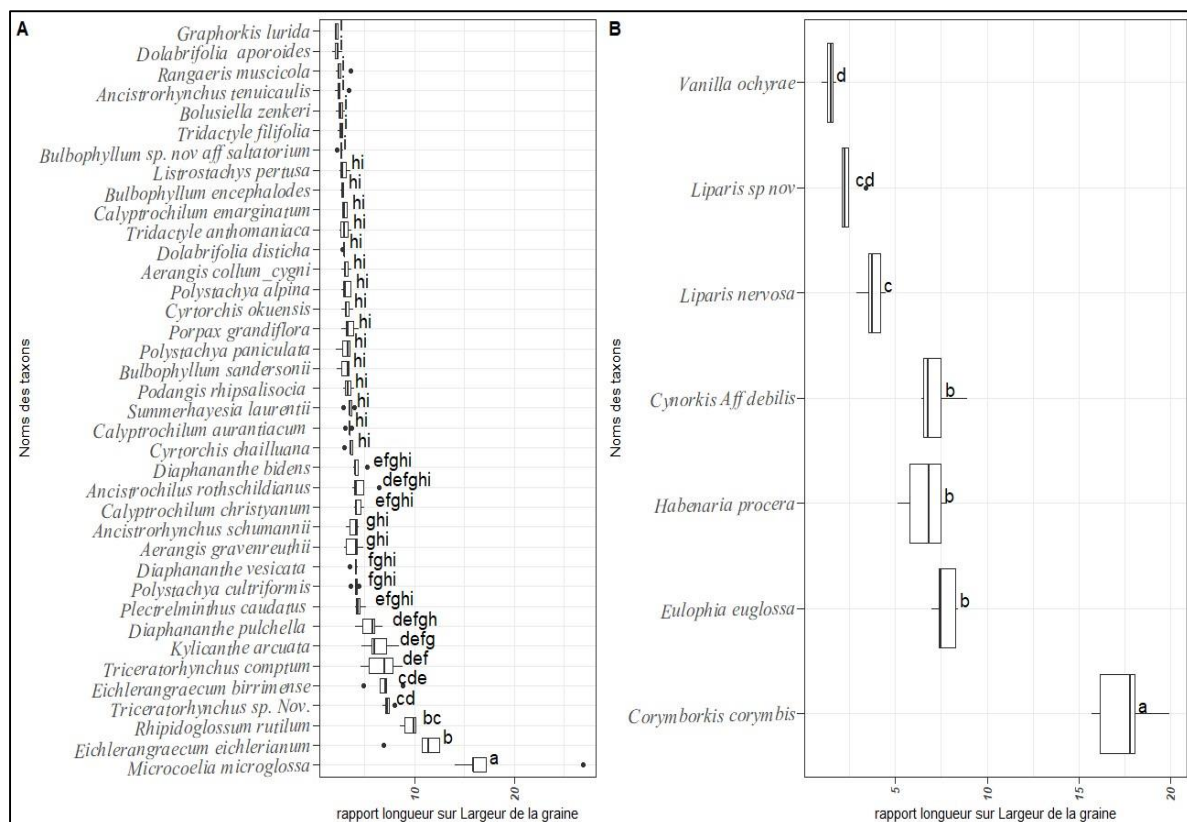


Fig. 8. Comparaison du rapport longueur sur largeur des graines de 45 espèces d'Orchidaceae à l'aide de l'ANOVA. A, Comparaison entre les 38 espèces d'épiphytes. B, Comparaison entre les 7 espèces terrestres.

III.1.3.3. Variation du pourcentage d'air dans la graine chez les Orchidaceae

L'ANOVA montre des différences significatives du pourcentage d'air dans la graine au sein des Orchidaceae terrestres et épiphytes (Fig. 9 : A, B). Chez les Orchidaceae épiphytes, la graine de *Graphorkis lurida* contient le plus d'air (82,8 %) tandis que celle de *Podangis rhipsalisocia* contient le moins d'air (25,9 %, Fig. 9A). Chez les Orchidaceae terrestres, la graine de *Corymborkis corymbis* contient le plus d'air (95,9 %) tandis que celle de *Vanilla*

ochyrae contient le moins d'air (82,8 %, Fig. 9B). Au sein des épiphytes, aucune espèce ne distingue statistiquement de toutes les autres espèces (Fig. 9A). Au sein des Orchidaceae terrestres, le pourcentage d'air chez *Vanilla ochyrae* est significativement différent de celui de toutes les autres espèces (Fig. 9B).

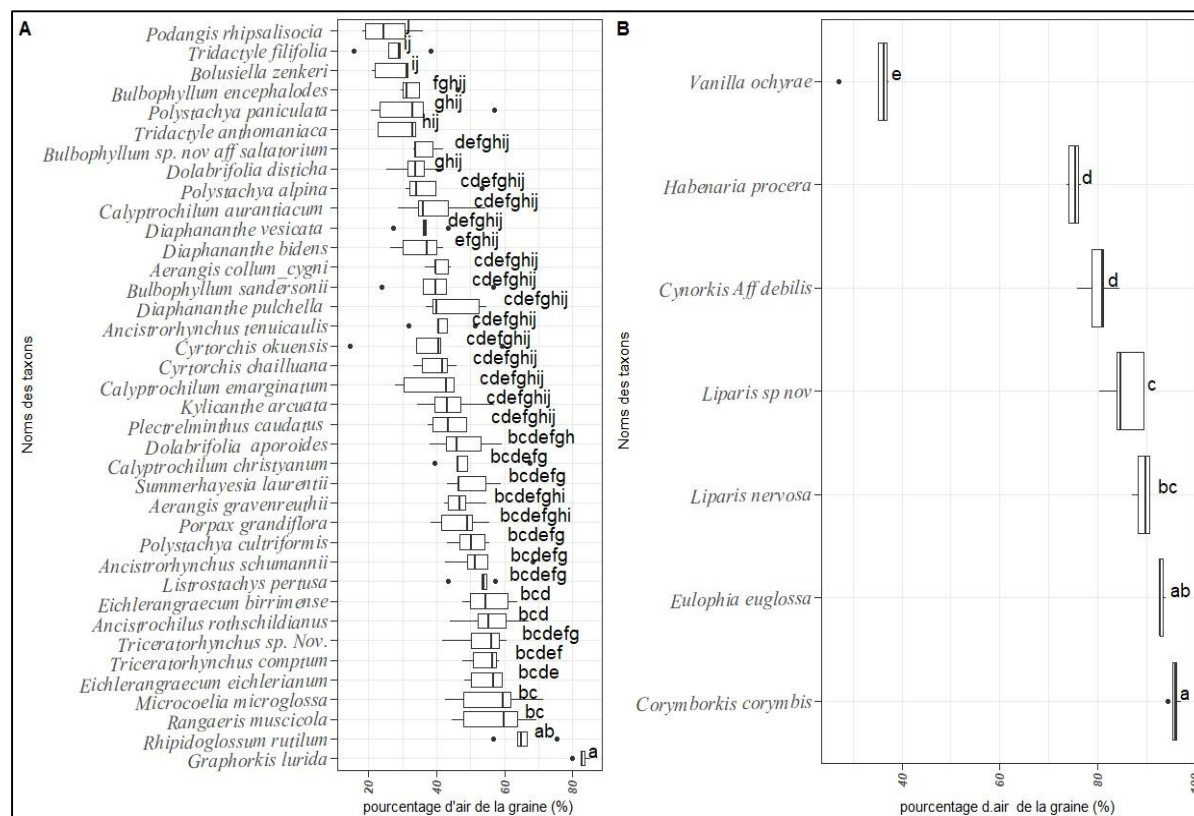


Fig. 9. Comparaison du pourcentage d'air chez dans les graines de 45 espèces à l'aide de l'ANOVA. A, Comparaison entre les 38 espèces épiphytes. B, Comparaison entre les 7 espèces terrestres.

III.1.4. Relation entre la morphométrie des graines et la répartition spatiale et écologique des espèces

III.1.4.1. Morphométrie des graines et mode de vie des espèces d'Orchidaceae

Une analyse en composantes principales (ACP) et une classification hiérarchique sur composantes principales (CHCP) ont été effectuées sur les 7 caractères mesurés chez les graines de 45 espèces d'Orchidaceae. Le premier axe représente 60,7 % de la variabilité totale et permet de distinguer les Orchidaceae suivant leur mode de vie (Fig. 10). Toutefois, les graines des espèces terrestres *Liparis* sp. nov. et *Liparis nervosa* semblent très proches morphologiquement des espèces épiphytes. A l'exception de *Microcoelia microglossa*, les graines des Orchidaceae épiphytes sont groupées sur le graphique d'ordination suivant les axes 1 et 2. Les Orchidaceae terrestres sont plus dispersées sur l'axe 1 de l'ACP, et cet axe est fortement corrélé à la

Longueur de la graine, superficie de la graine, et au volume d'air de la graine (Tableau. 2). Une classification hiérarchique sur composantes principales nous a permis d'identifier quatre groupes différents (Fig. 11) : le premier groupe, (en bleu) renferme uniquement des Orchidaceae épiphytes. Le deuxième groupe (jaune) est constitué de 4 espèces d'Orchidaceae terrestres et d'une orchidée épiphyte, *Graphorkis lurida*. Le troisième groupe (gris), est représenté par *Vanilla ochyrae*. Le dernier groupe (rose) contient 2 espèces d'Orchidaceae terrestres (Fig. 9). De plus, le test de Kruskal-Wallis effectué entre les modes de vie sur l'axe 1 et 2 de l'ACP montre que la morphologie des graines des Orchidaceae épiphytes est significativement différente de celle des Orchidaceae terrestres (P-value de 0,001 sur l'axe 1 et 0,04 sur l'axe 2.)

Par la suite nous allons concentrer nos analyses sur les épiphytes, ces dernières constituant l'essentiel de notre jeu de données et étant séparées des quelques espèces terrestres ou lianescente dans cette première analyse.

Tableau II : Contribution des variables sur les axes de l'ACP.

Variabes	Axe.1	Axe.2	Axe.3	Axe.4
Longueur de la graine	0.94	-0.27	0.08	-0.12
Largeur de la graine	0.67	0.70	-0.12	0.11
Rapport Longueur sur Largeur des graines	0.56	-0.61	0.50	0.22
Surface de l'embryon	0.45	0.82	0.28	0.16
Surface de la graine	0.97	0.16	0.01	-0.16
Espace d'air de la graine	0.94	-0.13	-0.09	-0.26
Pourcentage d'air de la graine	0.72	-0.36	-0.46	0.33

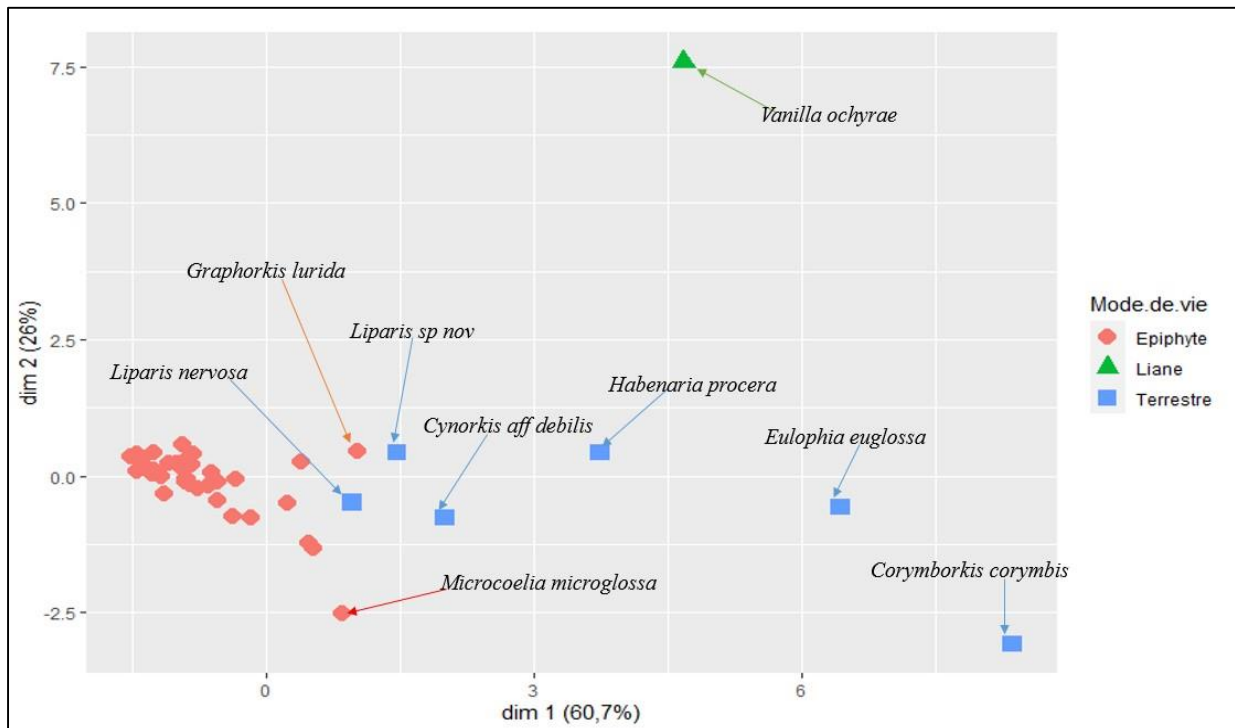


Fig. 10. Niveau de ressemblance entre les espèces d'Orchidaceae ayant le même mode de vie suivant la longueur de la graine, superficie de la graine, l'espace d'air et le pourcentage d'air dans la graine mesurés (à partir d'une analyse en composantes principales suivant les dim 1 et 2 (86,7 % de la variation totale).

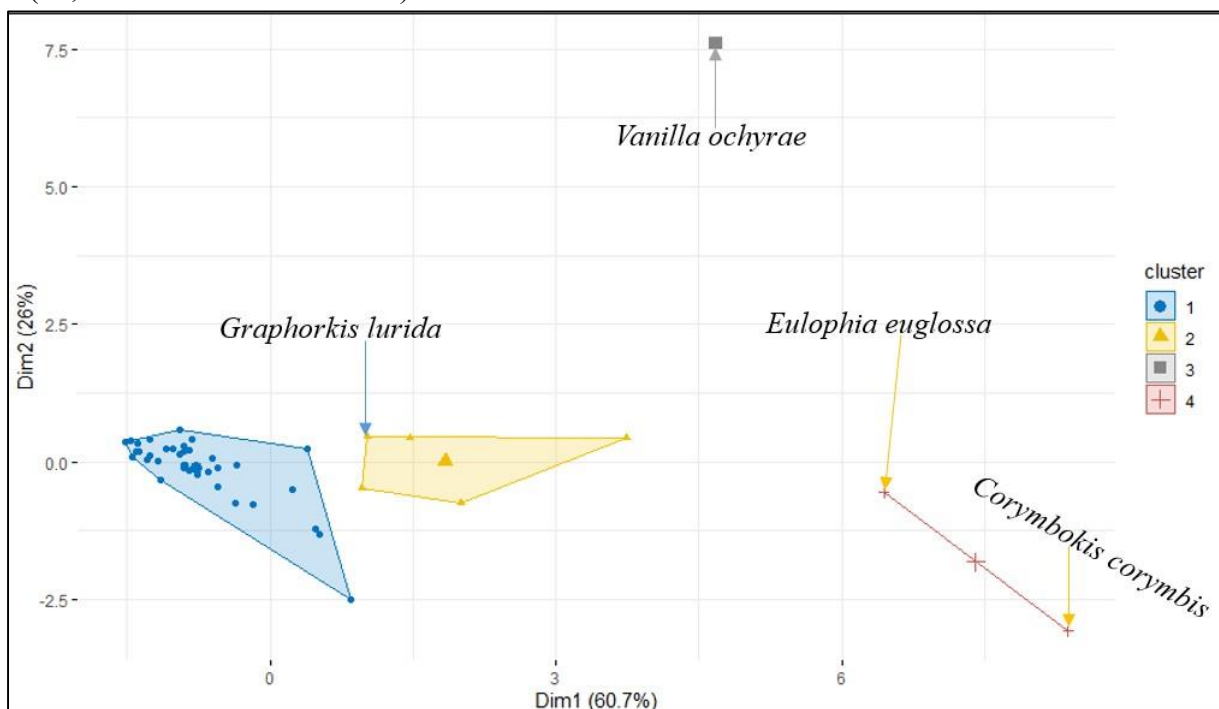


Fig. 11. Différenciation des Orchidaceae suivant les 7 caractères mesurés sur les graines, à partir d'une analyse de regroupement suivant les axes 1 et 2 (86 % de la variation totale).

III.1.4.2. Morphométrie des graines et distribution altitudinale et géographique des espèces épiphytes

Une analyse en composantes principales (ACP) effectuée sur 7 caractères mesurés sur les graines de 38 espèces d'Orchidaceae épiphytes montre un regroupement de la plupart des espèces sans distinction de leur distribution altitudinale ou géographique (Fig. 12). De plus, le test de Kruskal-Wallis effectué sur les axes 1 et 2 de l'ACP montre qu'il n'existe pas de différence entre la morphologie des graines des Orchidaceae de montagne et celles de plaine (Pvalue de 0,24 sur l'axe 1 et 0,32 sur l'axe 2). De même, les graines des Orchidaceae à large distribution et celles à distribution restreinte ne présentent pas de différence significative (Pvalue = 0,93 sur l'axe 1 et 0,64 sur l'axe 2). Par contre certaines espèces tel que *Ancistrochilus rothschildianus*, *Diaphanathe pulchella*, *Eichlerangraecum birrimense*, *Eichlerangraecum eichlerianum*, *Graphorkis lurida*, *Microcoelia microglossa*, *Triceratorhynchus sp. nov.* se détachent du groupe. Cette distinction semble refléter plus la phylogénie des espèces que leur distribution.

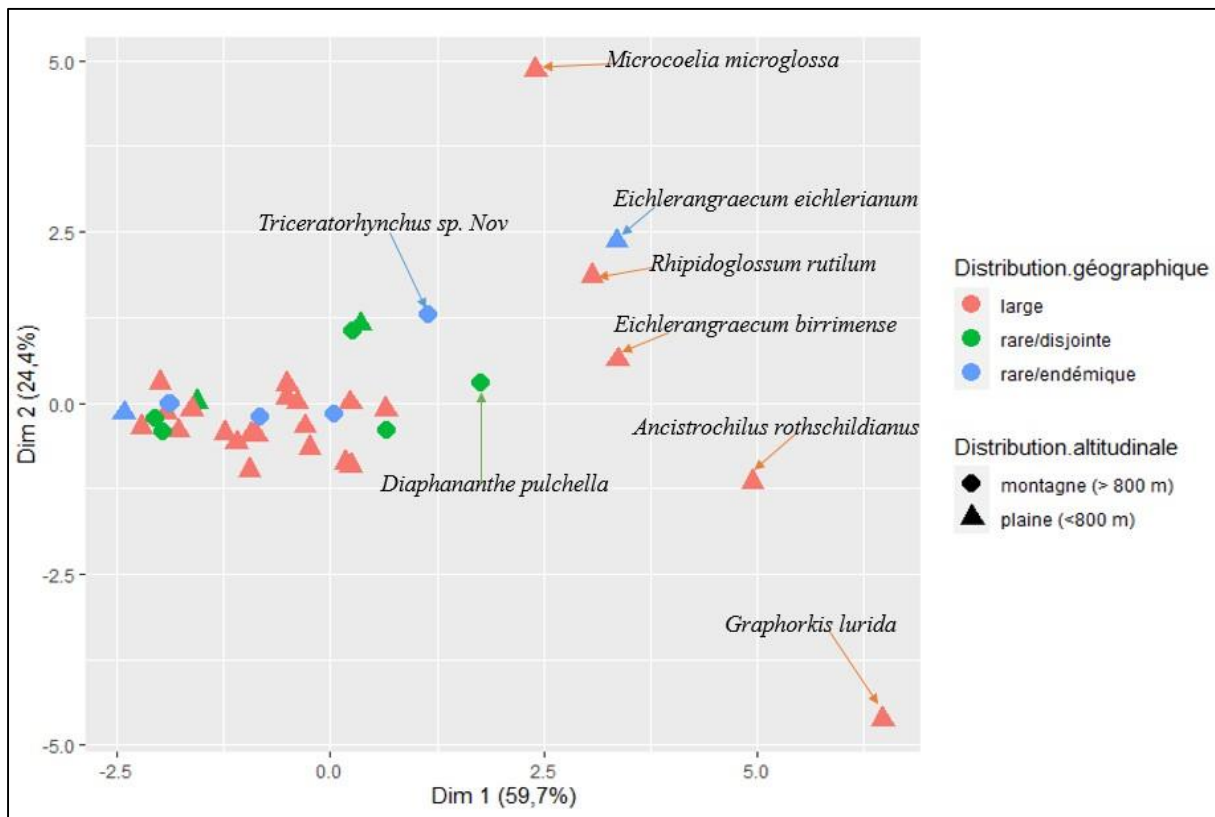


Fig. 12. Différentiation des espèces d'Orchidaceae épiphytes de plaine (triangles) et celles de montagne (polygones) suivant la morphométrie de leurs graines et selon leur distribution géographique. La couleur rouge indique une distribution large, le vert une distribution rare/disjointe et le bleu une distribution rare/endémique.

III.2. Discussion

Les 45 espèces d'Orchidaceae étudiées ici présentent des variations suivant la taille de la graine, la surface de la graine, l'espace d'air dans la graine, et le pourcentage d'air dans la graine. Nos résultats ont montré que la morphologie de la graine constitue un lien de parenté entre les genres et les espèces examinées. Ce qui montre que la morphométrie des graines est un indicateur dans l'identification systématique des Orchidaceae. Par contre, nos données n'ont pas permis de justifier les patrons de distribution des espèces étudiées dans ce travail.

III.2.1) Morphométrie des graines et systématique des Orchidaceae

Nos résultats montrent que la morphométrie des graines à la phylogénie moléculaire sont semblables chez les Orchidaceae. Cette ressemblance est observable au niveau des tribus que des genres avec des exceptions pour les genres *Bulbophyllum* et *Porpax* qui se regroupent avec les Vandaeae. Nos résultats sont en accord avec ceux de Barthlott et *al.* (2014) qui montrent que les structures morphologiques des graines des Orchidaceae varient en fonction des différentes tribus. Ils indiquent également que les graines des Malaxideae (*Bulbophyllum*) et des Vandaeae sont très petites avec des longueurs comprises entre 130 et 370 μm , ce qui explique le regroupement de *Bulbophyllum* avec les Vandaeae qui ont de petites graines.

Nos résultats montrent aussi que la longueur des graines varie de 131,38 à 2062,02 μm et la largeur des graines de 34,59 à 386,9 μm . Bien que certaines espèces se soient distinguées des autres par la longueur, la largeur, le rapport L/l, et le pourcentage d'air dans la graine, il n'y a aucun des caractères morphologiques de la graine que nous ayons mesuré qui permette une discrimination nette entre toutes les espèces étudiées (Fig. 6-9). Toutefois, certains caractères tel que la longueur, la largeur, le rapport L/l des graines permettent de différencier des espèces au sein d'un même genre et même entre genres (Fig. 6-8). Ce qui signifie que ces caractères morphologiques peuvent être des critères taxonomiques importants dans la délimitation des espèces. Ces résultats sont en accord avec ceux de Dangat & Gurav (2016) sur 18 espèces du genre *Habenaria* en Inde qui ont montré que la longueur, la largeur et le nombre des cellules de la testa ainsi que la présence ou l'absence de réticulation sur la couche externe de la graine de même que la nature de cette réticulation sont des critères importants pour la délimitation des espèces.

III.2.2) Morphométrie des graines et écologie des espèces

Selon Fan et *al.* (2020), la micromorphologie des graines permet de comprendre les mécanismes évolutifs chez les Orchidaceae. En effet, Zhang et *al.* (2023) indiquent que

l'ancêtre commun à toutes les sous-familles d'Orchidaceae était terrestre. Cela signifie que l'évolution chez les Orchidaceae s'est faite de l'habitat terrestre vers l'épiphytisme.

Nos données montrent également qu'il existe une corrélation entre la morphométrie des graines des Orchidaceae présentes au Cameroun et le mode de vie des espèces. En effet, nous avons obtenu 4 groupes distincts à la suite d'une analyse de classification effectuée à la suite de l'ACP. Tous les groupes renfermaient les Orchidaceae de même mode de vie à l'exception de *Graphorkis lurida* qui était regroupé avec les Orchidaceae terrestres (Fig. 11). En effet, la plupart des groupes entièrement mycohétérotrophes sont issus d'ancêtres terrestres (Zhang et al., 2023) à l'instar de la tribu des Cymbidieae à laquelle *Graphorkis lurida* appartient. Ces résultats concordent également avec ceux de Arditti & Ghani (2000) qui montrent que la dimension des graines d'Orchidaceae et le pourcentage d'air qu'elles contiennent sont étroitement liés à leurs adaptations écologiques. Cette adaptation écologique des graines chez les Orchidaceae a également été suggérée par Chaudhary et al. (2014) qui ont indiqué que les espèces de *Dendrobium* des régions tempérées ont besoin d'un espace d'air plus important que les celles des régions tropicales, afin de faciliter la flottaison pour une dispersion optimale des graines.

III.2.3) Morphométrie des graines et patron de distribution des espèces

Nous avons comparé les caractères morphologiques des graines d'Orchidaceae épiphytes suivant leur distribution géographique et altitudinale. Nos résultats montrent un regroupement de la plupart des espèces sans aucun lien avec leur distribution sur les axes 1 et 2 de l'ACP. Néanmoins, certaines espèces tel que *Ancistrochilus rothschildianus*, *Diaphanathe pulchella*, *Eichlerangraecum birrimense*, *Eichlerangraecum eichlerianum*, *Graphorkis lurida*, *Microcoelia microglossa*, *Triceratorhynchus sp. nov.* se détachent du groupe et se distinguent clairement des autres. Toutefois, ces différences observées ne sont pas fonction de leur type de distribution. Elles peuvent être dues soit à des conditions environnementales différentes, soit à l'évolution de certaines espèces telles que *Graphorkis lurida* et *Ancistrochilus rothschildianus*, vers l'habitat terrestre. En effet la tribu des Collabieae à laquelle appartient *Ancistrochilus rothschildianus* présente une perte d'épiphytisme d'environ 450 espèces (Zhang et al., 2023). Il s'agirait donc probablement d'une évolution de cette espèce vers l'habitus terrestre.

Plusieurs études ont souvent utilisé l'espace d'air dans la graine afin de comprendre la distribution localisée ou distante chez les Orchidaceae. Ainsi, Arditti & Ghani (2000) ont suggéré qu'un grand volume d'air dans la graine augmenterait le temps de flottaison des graines

et favoriserait la dispersion sur de longues distances. Nos données ne sont pas en accord avec ces résultats. En effet, nous avons observé des différences significatives entre certaines espèces (Fig. 9) sans distinction de leur distribution altitudinale et géographique. Nos données n'ont pas pu justifier la distribution locale ou distante chez les Orchidaceae.

IV.1. CONCLUSION

La présente étude a permis d'analyser les graines de 45 espèces d'Orchidaceae réparties dans 29 genres. Nos résultats confirment qu'il existe une corrélation entre la classification des espèces basée sur la morphométrie des graines et la classification basée sur la phylogénie moléculaire des genres et des espèces. Ces caractères morphologiques sont donc des caractères taxonomiques importants dans la délimitation des espèces. Nos résultats montrent également que la morphométrie de la graine est influencée par le mode vie des différentes espèces.

L'analyse des graines d'Orchidaceae a révélé une importance dans la compréhension de l'évolution des modes de vie chez les Orchidaceae. Le passage de l'habitus terrestre à l'épiphytisme passe par l'adaptation des différents organes au nouveau mode de vie qui impose des conditions particulières. Les graines des Orchidaceae terrestres ont montré des volumes d'air plus grands que chez celles des espèces épiphytes ; elles rencontrent de ce fait moins de contraintes de dispersion de leurs graines.

Nos données n'ont pas pu justifier la distribution locale ou sur de longues distances au sein des épiphytes. Nous n'avons pas trouvé de différences significatives entre les Orchidaceae épiphytes à distribution large et celles à distribution restreinte, encore moins entre celles de montagne ($> 800\text{m}$) et celles de plaine ($< 800\text{m}$) ; la distribution spatiale des Orchidaceae épiphytes dépendrait des paramètres environnementaux.

IV.2. PERSPECTIVES

Le microscope optique utilisé dans le cadre de ce travail n'a pas permis une observation plus minutieuse des détails sur les graines. Une observation au microscope électronique permettra probablement de relever d'autres caractères susceptibles de mieux différencier les espèces ou de mieux comprendre certains processus écologiques (tels que l'habitat et la distribution spatiale).

Il serait important de mener dans l'avenir des études plus approfondies sur la morphométrie des genres renfermant à la fois des espèces épiphytes et terrestres tels que *Graphorkis* et *Liparis*. Ce qui permettrait de mieux comprendre l'évolution des modes de vie chez les Orchidaceae.

Il faudrait mener d'avantage d'études sur des genres et les espèces pas encore étudiés qui sont présents à l'ombrière mais dont les graines ne sont pas encore disponibles dans la BDG.

On pourrait étendre cette étude en incluant des représentants de toutes les sous-familles des Orchidaceae afin de mieux comprendre les relations phylogénétiques au sein de cette famille de plantes.

BIBLIOGRAPHIE

- Akbulut M.K., 2016. The seeds micromorphology and morphometry of certain *Dactylorhiza* (Orchidaceae) species distributed in Turkey. *Rend. Fis. Acc. Lincei*. 27: 679–686.
- Andilyat M., Andrianarivo C., Baider C., Bytebier B., Filer D., Henze F., Razafimandimby H., 2018. Guide des Orchidaceae des îles de l’océan Indien. *in* : 1ère édition du réseau des herbiers du Sud-Ouest de l’océan Indien. Inde. *J F M A M J J A S O N D*.: 5-76.
- Anonyme, 1996. The Second Report on the State of the World's Plant Genetic Resources for Food and Agriculture. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations. *Plant Genetic Resources* 47: 574 – 574.
- Arditti J., 1980. Morphometry of orchid seeds. iii. native california and related species of goodyera, piperia, platanthera and spiranthesi. *Amer. J. Bot.* 67(3): 347-360.
- Arditti, Michaud J.D., Healey P.L., 1980. Morphometry of orchid seeds. ii. native california and related species of calyps, cephalanthera, corallorhiza and epipactis. *Amer. J. Bot.* 66(10): 347–360.
- Arditti & Ghani., 2000. Tansley Review No. 110 Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytol.* 145: 367–421.
- Arditti J., Michaud J.D., Healey P.L., 1979. Native california and related species of cypripedium1. *Amer. J. Bot.* 66(10): 1128-1137.
- Barthlott W., Große-Veldmann B., Korotkova N., 2014. Orchid seed diversity: A scanning electron microscopy survey. *Englera.*, 32:130–239.
- Baskin C., Baskin J., 1998. Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. 666 pp. San Diego: Academic Press. 75 (hardback). *Annals of Botany.*, 86:705–707.
- Bretz F., Westfall P., Heiberger R.M., Schuetzenmeister A., Scheibe S., 2022. Simultaneous Inference in General Parametric Models. (R package multcomp version 1.4-14).
- Brzosko E., Ostrowiecka B., Kotowicz J., Bolesta M., Gromotowicz A., Gromotowicz M., Orzechowska A., Orzolek J., Wojdalska M., 2017. Seed dispersal in six species of terrestrial orchids in Biebrza National Park (NE Poland). *Acta Societatis Botanicorum Poloniae.*, 86:1–14.

- Chaudhary, B., Chattopadhyay, P., & Banerjee, N. (2014). Modulations in seed micromorphology reveal signature of adaptive species-diversification in *Dendrobium* (Orchidaceae). *Open Journal of Ecology*, 4 (2): 1-10
- Christenhusz, M. J. M, Byng JW. 2016. *The number of known plants species in the world and its annual increase. Phytotaxa*, 261(201): 10-11646.
- Dangat B., Gurav R., 2016. Studies on seed morphometry of *Habenaria* species from Western Ghats, India. *Richardiana*., 16: 174-188.
- Diantina S., McGill C., Millner J., Nadarajan J., Pritchard H.W., McCormick A.C., 2020. Comparative seed morphology of tropical and temperate orchid species with different growth habits. *Plants*., 9.2: 161.
- Dressler R.L., 1995. Phylogeny and Classification of the Orchid Family. Robert L. Dressler. *The Quarterly Review of Biology*., 70:84–84.
- Fan X.L., Chomicki G., Hao K., Liu Q., Xiong Y.Z., Renner S.S., Gao J.Y., Huang S.Q., 2020. Transitions between the terrestrial and epiphytic habit drove the evolution of seed aerodynamic traits in orchids. *American Naturalist*., 195:275–283.
- Farminhão J.N.M., Verlynde S., Kaymak E., Droissart V., Simo-Droissart M., Collobert G., Martos F., Stévant T., 2021. Rapid radiation of angraecoids (Orchidaceae, Angraecinae) in tropical Africa characterised by multiple karyotypic shifts under major environmental instability. *Molecular Phylogenetics and Evolution*., 1-15.
- Fay M., 2018. Orchid conservation: how can we meet the challenges in the twenty-first century? *Botanical Studies*., 59: 1-6.
- Fay M.F., Chase M.W., Gardens R.B., 2011. Orchid biology: from Linnaeus via Darwin to the 21st century. *Annals of Botany* 104.3: 359-364.
- Gaillard E., 2003. Pour voir les Orchidaceae autrement., Brochure, 15p.
- Hariyanto S., Pratiwi I.A., Setiti E., Utami W., 2020. Seed Morphometry of Native Indonesian Orchids in the Genus *Dendrobium*. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*., 2020: 1-11.
- Howe F., Smallwood J., 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics*., 13: 201–228.

- Husson A.F., Josse J., Le S., Mazet J., Husson M.F., 2008. FactoMineR}: A Package for Multivariate Analysis., 25 :1-18.
- Juillet N., Dormont L., Schatz B., 2015. Facilitation de pollinisation chez les Orchidaceae trompeuses. *Cah. Soc. Fr. Orch.* 7: 100-236.
- Kassambara A., Mundt F., 2020. factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. *R package version*, 1.
- Kurzweil H., 1993. Seed morphology in Southern African Orchidoideae (Orchidaceae). *Pl. Syst. Evol.* 185 :229-247.
- Mccormick M.K., Jacquemyn H., 2014. What constrains the distribution of orchid populations? *New Phytologist.*, 202:392–400.
- Micheneau, C., Johnson, S. D., & Fay, M. F. 2009. Orchid pollination: from Darwin to the present day. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161(1): 1-19.
- Nakanishi H., 2022. Seed Morphology and Dispersibility of Orchids in Warm Temperate Japan. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica.*, 73:19–33.
- Newman B.J., Ladd P., Batty A., Dixon K., 2007. Ecology of orchids in urban bushland reserves - Can orchids be used as indicators of vegetation condition? *Lankesteriana International Journal on Orchidology*, 7 :313–315.
- Perez-Vera F., 2003. Les Orchidaceae de Côte D'Ivoire. *Biotope Editions*, 6 : 576 p.
- Phillips R.D., Barrett M.D., Dixon K.W., Hopper S.D., 2011. Do mycorrhizal symbioses cause rarity in orchids? *Journal of Ecology*, 99.3: 858-869
- Rasmussen H.N., 2014. Terrestrial Orchids: From Seed to Mycotrophic Plant. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica.*, 32 (4) : 32–33.
- Robin R., 2022. Livret des Orchidaceae sauvages des Bouches-du-Rhône. « *Nature de Provence* », *Conseil départemental des Bouches-du-Rhône.*, 100-220.
- McKendrick, S. L., Leake, J. R., Taylor, D. L., & Read, D. J. 2000. Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: ontogeny of *Corallorhiza trifida* and characterization of its mycorrhizal fungi. *The New Phytologist*, 145(3): 523-537.
- Schatz B., 2015. Reproduction sexuée chez les Orchidaceae. *Biologie.*, 5-60.
- Schoch C.L., Ciufo S., Domrachev M., Hotton C.L., Kannan S., Khovanskaya R., Leipe D.,

- McVeigh R., O'Neill K., Robbertse B., Sharma S., Soussov V., Sullivan J.P., Sun L., Turner S., Karsch-Mizrachi I., 2020. NCBI Taxonomy: A comprehensive update on curation, resources and tools. *Database.*, 1–21.
- Seaton P.T., Hu H., Perner H., Pritchard H.W., 2010. Ex Situ Conservation of Orchids in a Warming World. *Bot. Rev.* 76 :193–203
- Seaton P.T., Pritchard H.W., Marks T.R., 2015. Aspects of Orchid Conservation: Seed and Pollen Storage and their Value in Re-introduction Projects. *Universal Journal of Plant Science* 3(4): 72–76.
- Şeker Ş.S., Şenel G., 2017. Comparative seed micromorphology and morphometry of some orchid species (Orchidaceae) belong to the related Anacamptis, Orchis and Neotinea genera. *Biologia (Poland).*, 72:14–23.
- Smith S.E., Read D.J., Smith J.E., 2009. Mycorrhizal Symbiosis (Third Edition). 73:37-526.
- Suetsugu K., 2020. A novel seed dispersal mode of *Apostasia nipponica* could provide some clues to the early evolution of the seed dispersal system in Orchidaceae. *Evolution Letters.*, 4:457–464.
- Suetsugu K., Kawakita A., Kato M., 2015. Avian seed dispersal in a mycoheterotrophic orchid *Cyrtosia septentrionalis* Avian seed dispersal in a mycoheterotrophic orchid *Cyrtosia septentrionalis*.
- Swarts N.D., Dixon K.W., 2009. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction. *Annals of Botany.*, 104:543–556.
- Team R.C., 2021. R: A Language and Environment for Statistical Computing. *R Foundation for Statistical Computing.*,
- UICN, 2022. Table 1a: Number of species evaluated in relation to the overall number of described species, and numbers of threatened species by major groups of organisms. NOTES: Sources for Numbers of Described Species 21–22.
- Vudala S.M., Ribas L.L.F., 2017. Seed storage and asymbiotic germination of *Hadrolaelia grandis* (Orchidaceae). *South African Journal of Botany.*, 108 :1–7.
- Zamrodah Y., 2020. Vingt-cinquième session du Comité pour les plantes Genève (Suisse), 17 et 20-23 juillet 2020. 15:1–23.
- Zhang G., Hu Y., Huang M.-Z., Huang W.-C., Liu D.-K., Zhang D., Hu H., Downing J.L.,

Liu Z.-J., Ma H., 2023. Comprehensive Phylogenetic Analyses of Orchidaceae Using Nuclear Genes and Evolutionary Insights Into Epiphytism. *Journal of Integrative Plant Biology.*, 65.5 (2023): 1204-1225.

WEBOGRAPHIE

<https://www.mordorintelligence.com/fr/industry-reports/global-vanilla-industry>

<https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names>

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>

ANNEXES

Annexe. 1 : Tableau récapitulatif des mesures de caractères des graines, du mode de vie, de la distribution altitudinale et géographique de toutes les espèces d'Orchidaceae étudiées dans le cadre de ce travail.

Noms des taxons	Distribution géographique	Distribution altitudinale	Mode de vie	N° des graines	Longueur de la graine (µm)	Largeur de la graine (µm)	Rapport longueur sur largeur	Surface de l'embryon (µm²)	Surface de la graine (µm²)	Surface de l'air de la graine (µm²)	Pourcentage d'air de la graine
<i>Aerangis collum-cygni</i> Summerh.	large	plaine (<800 m)	épiphyte	1	230,76	75,3	3,064541833	7080,61	12499,89	5419,28	43,35462152
				2	238,7	71,17	3,353941267	6600,45	11834,33	5233,88	44,22624686
				3	218,69	80,31	2,723073092	8143,87	12875,39	4731,52	36,74855674
				4	215,72	73,39	2,939365036	7157,07	11870,65	4713,58	39,70785088
				5	239,92	63,78	3,761680778	6823,02	11321,71	4498,69	39,73507536
<i>Aerangis gravenreuthii</i> (Kraenzl.) Schltr.	rare/disjointe	montagne (> 800 m)	épiphyte	1	320,2	65,47	4,890789675	7746,16	17136,99	9390,83	54,79859649
				2	304,57	72	4,230138889	8544,57	16102,78	7558,21	46,93729903
				3	274,93	65,63	4,189090355	7503,52	14599,94	7096,42	48,60581619
				4	211,85	71,27	2,972498948	8506,13	14712,71	6206,58	42,18515827
				5	231,24	73,21	3,158584893	7477,04	13215,43	5738,39	43,42189395
<i>Ancistrochilus rothschildianus</i> O'Brien	large	plaine (<800 m)	épiphyte	1	647,88	99,9	6,485285285	15515,4	39155,44	23640,04	60,37485468
				2	469,59	113,31	4,144294414	18517,98	38721,53	20203,55	52,17652815
				3	359,61	91,05	3,949588138	12982,08	29031,35	16049,27	55,282548
				4	376,91	77,18	4,883519046	7506,09	22986,99	15480,9	67,34635548
				5	410,6	107,68	3,813150074	16017,13	28634,28	12617,15	44,063095
<i>Ancistrorhynchus schumannii</i> (Kraenzl.) Summerh.	rare/endémique	montagne (> 800 m)	épiphyte	1	232,28	55,65	4,173944295	3958,73	12507,58	8548,85	68,34935295
				2	256,5	57,32	4,474877879	5740,95	12783,54	7042,59	55,09107806
				3	215,74	67,32	3,204693999	6031,01	12375,15	6344,14	51,26515638

				4	230,96	65,06	3,549953889	6077,15	11910,8	5833,65	48,97781845
				5	235,74	55,46	4,250631085	7185,7	12538,34	5352,64	42,69018068
<i>Ancistrorhynchus tenuicaulis</i> Summerh.	large	montagne (> 800 m)	épiphyte	1	134,31	52,52	2,5573115	3352,24	5622,73	2270,49	40,38056247
				2	147,07	58,4	2,518321918	4575,06	6702,66	2127,6	31,74262159
				3	183,02	52,52	3,484767708	4564,48	8010,59	3446,11	43,01942803
				4	148,32	70,47	2,104725415	4881,88	8205,82	3323,94	40,50710349
				5	119,35	50,51	2,362898436	2665,64	5485,92	2820,28	51,40942631
<i>Bolusiella zenkeri</i> (Rolfe) Schltr	large	plaine (<800 m)	épiphyte	1	140,01	64,5	2,170697674	5036,52	7371,52	2335	31,67596371
				2	166,36	54,66	3,043541895	4573,03	6638,47	2065,44	31,11319325
				3	145,5	51,27	2,83791691	3745,14	5476,52	1731,38	31,61460197
				4	160,11	64,9	2,467026194	5840,91	7468,07	1627,16	21,78822641
				5	139,4	53,21	2,619808307	4364,56	5533,77	1169,21	21,12863382
<i>Bulbophyllum encephalodes</i> Summerh.	rare/disjointe	montagne (> 800 m)	épiphyte	1	146,42	49,65	2,949043303	3006,11	5603,4	2597,29	46,35203626
				2	162,75	60,09	2,708437344	5741,81	8213,93	2472,12	30,09667723
				3	171,02	64,7	2,643276662	5594,43	7936,69	2342,26	29,511799
				4	141,84	48,65	2,915519013	3474,73	5339,4	1864,67	34,92283777
				5	139,77	49,23	2,839122486	3851,94	5609,38	1757,44	31,33037876
<i>Bulbophyllum sandersonii</i> subsp. <i>stenopetalum</i> (Kraenzl.) J.J.Verm.	large	plaine (<800 m)	épiphyte	1	261,23	76,11	3,432269084	6712,69	15507,71	8795,02	56,71385395
				2	250,2	92,47	2,705742403	11116,88	18467,89	7351,01	39,8042765
				3	182,88	82,27	2,222924517	6315,62	11054,61	4738,99	42,86890266
				4	244,08	73,31	3,329422998	7663,5	11963,24	4299,74	35,94126675
				5	258,04	73,02	3,533826349	10144,81	13299,16	3154,35	23,7184153
<i>Bulbophyllum</i> sp. nov aff. <i>saltatorium</i>	rare/endémique	montagne (> 800 m)	épiphyte	1	127,34	55,46	2,296069239	3369,64	5818,27	2448,63	42,08519027
				2	158,01	54,35	2,907267709	4578,58	6906,74	2328,16	33,7085224
				3	125,23	48,63	2,575159367	3045,84	4580,29	1534,45	33,50115386
				4	116,92	42,61	2,743956818	2323,89	3799,39	1475,5	38,83518144
				5	129,41	47,94	2,699415937	2522,53	3780,17	1257,64	33,26940323

<i>Calypetrochilum aurantiacum</i> (P.J.Cribb & Laan) Stévar, M.Simo & Droissart	rare/disjointe	plaine (<800 m)	épiphyte	1	187,26	52,69	3,553995065	3115,36	6833,48	3718,12	54,41034436
				2	206,02	54,92	3,751274581	4209,06	7456,43	3247,37	43,55127051
				3	193,08	54,58	3,537559546	5229,82	8001,73	2771,91	34,6413838
				4	171,07	48,08	3,558028286	4054,64	6332,82	2278,18	35,97417896
				5	188,14	62,03	3,033048525	5423,55	7610,85	2187,3	28,73923412
<i>Calypetrochilum christyanum</i> (Rchb.f.) Summerh.	large	plaine (<800 m)	épiphyte	1	282,26	61,53	4,587355761	4422,76	13648,59	9225,83	67,59548056
				2	316,66	63,69	4,971895117	8790,21	16362,19	7571,98	46,27730151
				3	289,74	70,3	4,121479374	7670,23	15031,82	7361,59	48,97337781
				4	278,57	66,8	4,170209581	7938,29	14651,95	6713,66	45,82093168
				5	263,44	65,76	4,006082725	7995,85	13174,63	5178,78	39,30873201
<i>Calypetrochilum emarginatum</i> (Afzel. ex Sw.) Schltr.	large	plaine (<800 m)	épiphyte	1	189,58	67,42	2,811925245	5969,18	10877,22	4908,04	45,12219115
				2	208,6	62,56	3,334398977	6076,72	10642,27	4565,55	42,90015194
				3	207,5	73,07	2,839742712	5322,2	9682,38	4360,18	45,03210987
				4	179,48	54,81	3,27458493	6629,93	9508,41	2878,48	30,27298991
				5	184,52	62,43	2,955630306	7196,7	9977,57	2780,87	27,87121514
<i>Corymborkis corymbis</i> Thouars	large	plaine (<800 m)	terrestre	1	2336,46	144,49	16,17039241	7204,07	262594,67	255390,6	97,25658179
				2	2001,56	127,45	15,7046685	9565,55	211771,49	202205,94	95,48307943
				3	2027,81	113,91	17,80186112	7976,42	201213,16	193236,74	96,03583583
				4	1903,19	105,5	18,03971564	7380,07	194844,67	187464,6	96,2123316
				5	2041,09	102,33	19,9461546	10890,57	193213,57	182323	94,36345491
<i>Cynorkis aff. debilis</i>	rare/disjointe	plaine (<800 m)	terrestre	1	808,01	125,08	6,459945635	11138,88	72480,12	61341,24	84,63181352
				2	769,23	113,04	6,804936306	12060	57117,44	45057,44	78,88560832
				3	727,61	81,4	8,938697789	9990,81	41343,6	31352,79	75,83468784
				4	616,34	94,29	6,536642274	9456,83	49849,94	40393,11	81,02940545
				5	783,11	104,42	7,499616932	9990,81	53288,79	43297,98	81,2515728
<i>Cyrtorchis chailluana</i> (Hook.f.) Schltr.	large	plaine (<800 m)	épiphyte	1	265,19	68,46	3,873648846	7125,46	13171	6045,54	45,90038721
				2	223,57	62,04	3,603642811	6818,32	12002,22	5183,9	43,1911763
				3	259,78	67,58	3,844036697	7753,85	12064,16	4310,31	35,7282231

				4	239,19	80,42	2,974260134	8362,59	12514,84	4152,25	33,17861035
				5	214,87	58,71	3,659853517	5696,1	9763,76	4067,66	41,66079461
<i>Cyrtorchis okuensis</i> Droissart, Azandi & M.Simo	rare/endémique	montagne (> 800 m)	épiphyte	1	198,51	51,05	3,888540646	4202,23	7134,86	2932,63	41,10283874
				2	129,46	48,14	2,689239717	2002,65	4923,32	2920,67	59,32318029
				3	177,56	55,46	3,201586729	4142,42	6985,35	2842,93	40,69846178
				4	167,73	54,72	3,065241228	4344,48	6582,08	2237,6	33,99533278
				5	190,57	54,82	3,476286027	5598,27	6546,63	948,36	14,48623185
<i>Diaphanathe bidens</i> (Afzel. ex Sw.) Schltr.	large	plaine (<800 m)	épiphyte	1	276,12	70,3	3,927738265	8464,48	14140,93	5676,45	40,141985
				2	280,33	52,75	5,314312796	7342,69	12643,75	5301,06	41,92632724
				3	294,4	72,57	4,056772771	11979,47	17155,15	5175,68	30,16983238
				4	267,07	60,69	4,400560224	8176,66	13008,03	4831,37	37,14144263
				5	282,41	69,28	4,076356813	11668,05	15855,65	4187,6	26,41077471
<i>Diaphanathe pulchella</i> Summerh. var. <i>geniculata</i> Summerh.	rare/disjointe	montagne (> 800 m)	épiphyte	1	363,94	60,53	6,012555757	9191,33	19287,45	10096,12	52,34554075
				2	437,4	63,74	6,862252902	13654,15	22768,59	9114,44	40,03076168
				3	301,36	62,37	4,831810165	6749,97	14898,97	8149	54,6950561
				4	404,08	69,39	5,823317481	13652,44	21662,6	8010,16	36,97690951
				5	301,38	73,6	4,094836957	11146,99	18256,22	7109,23	38,94141284
<i>Diaphanathe vesicata</i> (Lindl.) Schltr.	large	plaine (<800 m)	épiphyte	1	270,67	62,51	4,330027196	7447,77	13178,48	5730,71	43,48536402
				2	276,7	67,97	4,070913638	8394,63	13303,75	4909,12	36,90027248
				3	239,73	57,03	4,203577065	6984,49	11022,15	4037,66	36,632236
				4	229,7	64,24	3,575653798	6476,14	10137,87	3661,73	36,1193229
				5	255,97	61,01	4,195541714	8297,77	11391,98	3094,21	27,1613012
<i>Dolabrifolia aporoides</i> (Summerh.) Szlach. & Romowicz	large	plaine (<800 m)	épiphyte	1	173,06	75,07	2,305315039	6188,64	10836,86	4648,22	42,89268294
				2	139,73	67,29	2,076534403	3108,21	7647,06	4538,85	59,35418318
				3	134,25	74,36	1,805406132	3922,42	8339,1	4416,68	52,96350925
				4	188,58	67,98	2,774051192	5039,94	9305,82	4265,88	45,84098983
				5	167,83	70,89	2,367470729	5907,98	9549,32	3641,34	38,13192981
<i>Dolabrifolia disticha</i> (Lindl.) Szlach. & Romowicz	large	plaine (<800 m)	épiphyte	1	164,97	56,1	2,940641711	5193,62	7840,36	2646,74	33,75788867

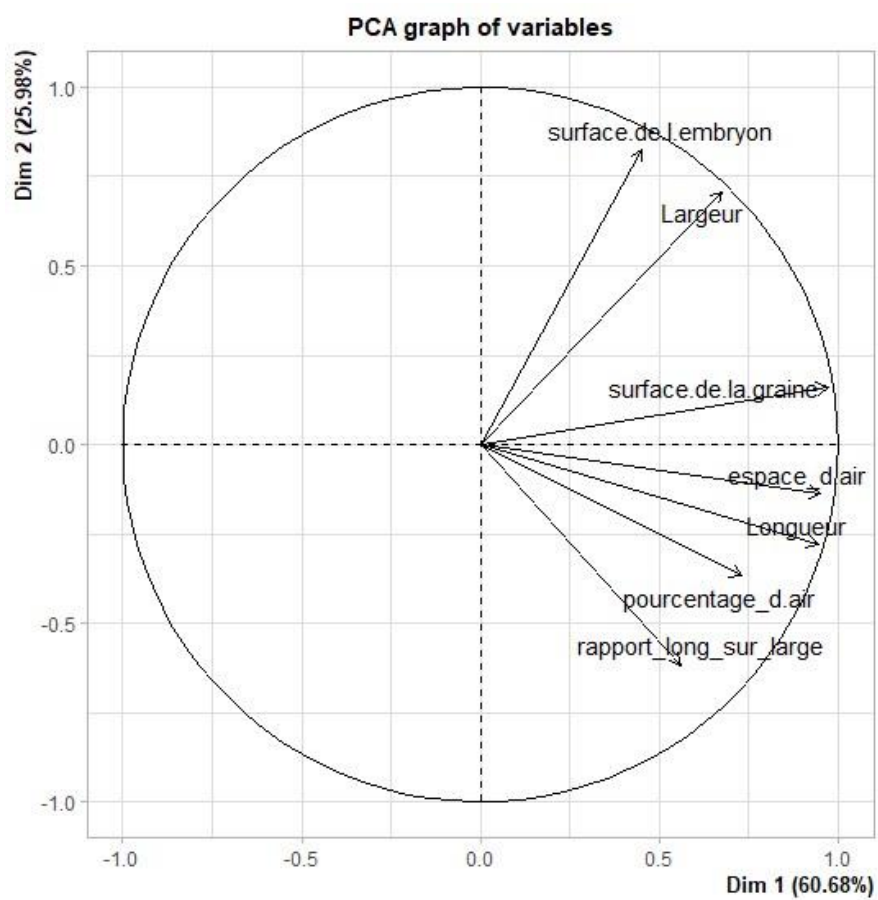
				2	143,46	51,53	2,784009315	3531,33	6113,25	2581,92	42,23481781
				3	152,74	50,51	3,023955652	4276,88	6702,34	2425,46	36,18825664
				4	163,25	53,04	3,077865762	4818,02	7040,24	2222,22	31,56454894
				5	166,34	55,92	2,974606581	5833,87	7802,23	1968,36	25,22817195
<i>Eichlerangraecum eichlerianum</i> var. <i>curvicalcaratum</i> (Szlach. & Olszewski) Szlach., Mytnik & Grochocka	rare/endémique	plaine (<800 m)	épiphyte	1	475,74	38,03	12,50959769	7594,09	18621,47	11027,38	59,21863312
				2	551,45	51,27	10,75580261	11821,52	22807,46	10985,94	48,16818708
				3	580,11	46,48	12,48085198	9549,32	22136,35	12587,03	56,86136152
				4	432,46	62,18	6,954969444	8799,6	21544,7	12745,1	59,1565443
<i>Eichlerangraecum birrimense</i> (Rolfe) Szlach., Mytnik & Grochocka	large	plaine (<800 m)	épiphyte	1	426,18	64,97	6,559642912	11926,18	22769,87	10843,69	47,62297721
				2	541,83	60,96	8,888287402	8963,64	24841,72	15878,08	63,91699126
				3	400,15	81,34	4,919473814	13713,53	30112,34	16398,81	54,45877006
				4	432,3	61,2	7,06372549	9001,24	23022,34	14021,1	60,90214982
				5	472,06	65,42	7,215836136	10245,2	20510,91	10265,71	50,04999778
<i>Eulophia euglossa</i> (Rchb.f.) Rchb.f.	large	plaine (<800 m)	terrestre	1	1442,4	192,68	7,485987129	11824,19	199104,36	187280,17	94,06131036
				2	1418,68	203,36	6,976199843	13856,85	194815,52	180958,67	92,887194
				3	1571,36	189,34	8,299144396	13697,29	186734,97	173037,68	92,66485008
				4	1311,18	177,42	7,390260399	10988,08	166543,17	155555,09	93,40226321
				5	1463,81	173,78	8,423351364	11423,6	158470	147046,4	92,79131697
<i>Graphorkis lurida</i> (Sw.) Kuntze	large	plaine (<800 m)	épiphyte	1	361,54	169,48	2,13323106	6241,54	38274,16	32032,62	83,69254871
				2	357,77	171,19	2,089900111	6655,6	38237,31	31581,71	82,59396385
				3	358,66	148,86	2,409377939	5439,31	36915,28	31475,97	85,26542397
				4	352,83	149,72	2,356598985	6979,06	34759,59	27780,53	79,92191507
				5	321,82	154,15	2,087706779	5626,65	32738,26	27111,61	82,81322831
<i>Habenaria procera</i> (Afzel. ex Sw.) Lindl	large	plaine (<800 m)	terrestre	1	1076,99	157,75	6,827194929	25438,93	109543,85	84104,92	76,7774001
				2	971,07	189,8	5,116280295	31440,89	131565,29	100124,4	76,10244313
				3	1020,09	136,36	7,48085949	22750,33	92896,94	70146,61	75,51014059
				4	1121,69	143,66	7,807949325	25420,24	98557,16	73136,92	74,20761718
				5	917,53	157,97	5,808254732	29702,78	113231	83528,22	73,76797873

<i>Kylicanthe arcuata</i> Descourv., Stévant & Droissart	rare/disjointe	montagne (> 800 m)	épiphyte	1	393,05	46,52	8,44905417	5244,88	12218,91	6974,03	57,07571297
				2	334,66	58,71	5,700221427	8693,45	14344,37	5650,92	39,39468935
				3	371,48	51,78	7,174198532	7357,42	12942,24	5584,82	43,15188097
				4	246,52	51,76	4,762751159	5041,33	9543,66	4502,33	47,17613578
				5	336,93	55,69	6,050098761	8404,89	12788,88	4383,99	34,27970237
<i>Liparis nervosa</i> (Thunb.) Lindl	large	plaine (<800 m)	terrestre	1	456,45	108,65	4,201104464	3623,29	38989,27	35365,98	90,70695604
				2	415,15	110,9	3,743462579	3862,4	38365,79	34503,39	89,93269785
				3	354,89	122,02	2,90845763	3892,09	33203,78	29311,69	88,27817194
				5	408,05	90,38	4,514826289	3789,03	29278,48	25489,45	87,05865195
<i>Liparis</i> sp. nov.	rare/endémique	plaine (<800 m)	terrestre	1	393,89	115,5	3,41030303	6649,58	41578,87	34929,29	84,00730948
				2	381,43	181,45	2,102121797	8878,21	45579,89	36701,68	80,52165111
				3	356,67	170,2	2,09559342	4616,17	44845,56	40229,39	89,70651721
				4	428,46	189,03	2,266624345	6799,52	65036,94	58237,42	89,54514158
				5	395,58	161,5	2,449411765	7408,69	48448,45	41039,76	84,70809696
<i>Listrostachys pertusa</i> (Lindl.) Rchb.f.	large	plaine (<800 m)	épiphyte	1	210,55	58,69	3,58749361	4814,28	10620,81	5806,53	54,67125389
				2	180,79	56,41	3,204928204	3653,83	8577,58	4923,75	57,4025541
				3	165,88	66,1	2,509531014	3897,43	8450,59	4553,16	53,87978828
				4	167,84	59,66	2,813275226	3610,47	7725,34	4114,87	53,26458124
				5	173,39	65,14	2,661805342	5011,32	8833,35	3822,03	43,26818251
<i>Microcoelia microglossa</i> Summerh.	large	plaine (<800 m)	épiphyte	1	636,99	23,69	26,88856057	3539,24	12439,66	8900,42	71,54874008
				2	650,97	37,9	17,17598945	5500,87	14371,39	8870,52	61,72346586
				3	599,44	37,64	15,92561105	5981,46	14799,86	8818,4	59,58434742
				4	530,69	37,76	14,05429025	8049,04	14040,75	5991,71	42,67371757
				5	571,53	35,97	15,88907423	6237,77	11992,39	5754,62	47,98559753
<i>Plectrelminthus caudatus</i> (Lindl.) Summerh. var. <i>caudatus</i>	large	plaine (<800 m)	épiphyte	1	256,17	59,34	4,316986855	7020,8	13678,5	6657,7	48,67273458
				2	230,69	55,53	4,154330992	5598,27	10947,92	5349,65	48,86453317
				3	250,35	54,72	4,575109649	5748,64	10151,22	4402,58	43,36995947
				4	230,79	57,05	4,045398773	6112,6	9793,67	3681,07	37,5862164

				5	240,22	46,22	5,197317179	5689,69	9306,25	3616,56	38,86162525
<i>Podangis rhipsalisocia</i> (Rchb.f.) Summerh.	large	plaine (<800 m)	épiphyte	1	204,19	66,56	3,067758413	6749,97	9737,28	2987,31	30,67910135
				2	194,92	49	3,977959184	5217,22	8165,23	2948,01	36,10443307
				3	198,32	55,15	3,596010879	6783,29	8992,27	2208,98	24,5653211
				4	186,08	64,9	2,867180277	7802,55	9654,4	1851,85	19,18140951
				5	179,48	53,64	3,34601044	5564,53	6810,63	1246,1	18,29639842
<i>Polystachya alpina</i> Lindl.	rare/endémique	montagne (> 800 m)	épiphyte	1	168,23	46,23	3,638979018	2827,97	6075,44	3247,47	53,45242484
				2	176,25	47,18	3,73569309	4339,78	7186,12	2846,34	39,60885707
				4	156,88	53,85	2,913277623	4897,26	7100,69	2203,43	31,03120964
				5	148,96	55,13	2,701977145	4406	6494,51	2088,51	32,15808429
<i>Polystachya cultriformis</i> (A.Thouars) Spreng.	large	plaine (<800 m)	épiphyte	1	255,96	70,13	3,649793241	5174,18	11676,28	6502,1	55,68640012
				2	257	60,82	4,22558369	5327,86	10720,77	5392,91	50,30338306
				3	223,38	54,69	4,084476138	3769,17	8212,86	4443,69	54,10648666
				4	219,61	52,23	4,204671645	4748,81	8910,46	4161,65	46,70522061
				5	236,88	52,78	4,48806366	5202,27	9128,75	3926,48	43,01224154
<i>Polystachya paniculata</i> (Sw.) Rolfe	large	plaine (<800 m)	épiphyte	1	226,08	67,97	3,326173312	6304,84	14681,1	8376,26	57,05471661
				2	233,61	66,87	3,493494841	8249,82	12917,25	4667,43	36,13331011
				3	291,74	80,85	3,608410637	13898,07	18115,25	4217,18	23,27972289
				4	224,68	81,35	2,761893055	8465,97	12616,51	4150,54	32,89768724
				5	210,75	97,98	2,150949173	12284,16	15500,87	3216,71	20,75180296
<i>Porpax grandiflora</i> Seidenf.	rare/disjointe	montagne (> 800 m)	épiphyte	1	229,23	69,32	3,306837853	6035,71	12180,78	6145,07	50,44890393
				2	222,16	56,95	3,900965759	4013,41	9060,19	5046,78	55,70280535
				3	233,3	52,63	4,432832985	5247,98	8979,02	3731,04	41,55286434
				4	171,75	63,51	2,704298536	3821,61	7513,78	3692,17	49,13864926
				5	189,54	60,14	3,151646159	4894,27	7941,39	3047,12	38,37010901
<i>Rangaeris muscicola</i> (Rchb.f.) Summerh.	large	plaine (<800 m)	épiphyte	1	169,84	65,37	2,5981337	3002,37	8272,88	5270,51	63,70828539
				2	177,61	48,76	3,642534865	2093,43	6828,89	4735,46	69,34450548
				3	140,4	63,78	2,201317027	2802,13	6956,3	4154,17	59,71809726

				4	162,79	68,86	2,36407203	5037,38	9065,21	4027,83	44,43173407
				5	145,78	59,9	2,433722871	3200,69	6146,46	2945,77	47,92628602
<i>Rhipidoglossum rutilum</i> (Rchb.f.) Schltr.	large	plaine (<800 m)	épiphyte	1	493,67	57,67	8,560256633	8254,52	19091,37	10836,85	56,76308196
				2	518,47	57,29	9,049921452	5796,91	23713,52	17916,61	75,55440947
				3	449,83	44,42	10,12674471	6019,91	17122,47	11102,56	64,84204674
				4	466,22	46,05	10,12421281	5100,6	15286,42	10185,82	66,63312927
				5	564,4	56,59	9,97349355	9592,89	26485,53	16892,64	63,78063796
<i>Summerhayesia laurentii</i> (De Wild.) P.J.Cribb	large	plaine (<800 m)	épiphyte	1	142,78	38,47	3,711463478	2342,26	5150,15	2807,89	54,52054795
				2	150,42	42,73	3,520243389	3135,97	5877,23	2741,26	46,64204055
				3	149,67	37,26	4,016908213	1749,33	4275,7	2526,37	59,08669925
				4	143,3	49,92	2,870592949	2747,66	5121,53	2373,87	46,35079752
				5	144,41	40,92	3,529081134	2808,75	4926,74	2117,99	42,98968486
<i>Triceratorhynchus comptus</i> (Summerh.) Szlach., Oledrz. & Mytnik	rare/disjointe	plaine (<800 m)	épiphyte	1	405,1	51,77	7,824995171	6429,58	14782,77	8353,19	56,50625695
				2	382,37	43,45	8,80023015	4919,05	11873,21	6954,16	58,57017605
				3	250,41	54,09	4,629506378	6331,32	12098,34	5767,02	47,66786187
				4	316,31	45,07	7,018193921	3806,23	8983,29	5177,06	57,62988838
				5	297,26	54,4	5,464338235	5046,78	10223,84	5177,06	50,6371383
<i>Triceratorhynchus</i> sp. nov.	rare/disjointe	montagne (> 800 m)	épiphyte	1	413,9	51,89	7,976488726	5937,89	15106,15	9168,26	60,69223462
				2	363,67	48,88	7,440057283	6839,25	15607,67	8768,42	56,18019858
				3	353,98	51,58	6,862737495	6107,05	14667,01	8559,96	58,36199744
				4	369,38	52,13	7,085747171	6435,56	12896,75	6461,19	50,09936612
				5	402,45	55,46	7,25658132	8763,29	15065,14	6301,85	41,83067665
<i>Tridactyle anthomaniaca</i> (Rchb.f.) Summerh.	large	plaine (<800 m)	épiphyte	1	217,81	57,91	3,761181143	6136,1	9268,66	3132,56	33,79733424
				2	188,16	74,14	2,537901268	6346,28	9477,12	3130,84	33,03577458
				3	176	59,42	2,961965668	6007,09	9117,43	3110,34	34,11421859
				4	194,37	73,31	2,651343609	7766,67	10045,71	2279,04	22,6866991
				5	229,34	67,7	3,387592319	7600,92	9829,98	2229,06	22,67613973
<i>Tridactyle filifolia</i> (Schltr.) Schltr.	rare/disjointe		épiphyte	1	184,17	64,71	2,846082522	5242,85	8511,25	3268,4	38,40093993

		montagne (> 800 m)		2	187,89	65,91	2,850705508	7071,64	9543,76	2472,12	25,9029984
				3	153,83	57,23	2,687925913	4519,2	6398,39	1879,19	29,36973207
				4	128,04	49,99	2,561312262	3565,29	5016,87	1451,58	28,93397676
				5	154,7	65,69	2,355000761	6119,01	7246,36	1127,35	15,55746609
<i>Vanilla ochyrae</i> Szlach. & Olszewski	rare/endémique	plaine (<800 m)	liane	1	598,55	394,83	1,515968898	116671,77	186223,74	69551,97	37,3486055
				2	599,43	330,45	1,813980935	104278,57	163853,07	59574,5	36,35848874
				3	571,23	443,92	1,286785907	144193,01	197812,65	53619,64	27,10627455
				4	424,91	423,57	1,003163586	96491,6	148773,51	52281,91	35,14194832
				5	542,12	342	1,585146199	85164,66	135024,53	49859,87	36,92652735



Annexe 2 : Cercle de corrélations entre les différentes variables et contribution des axes