
Dépôt Institutionnel de l'Université libre de Bruxelles /
Université libre de Bruxelles Institutional Repository
Thèse de doctorat/ PhD Thesis

Citation APA:

Lachenaud, O. (2013). *Le genre Psychotria (Rubiaceae) en Afrique occidentale et centrale: taxonomie, phylogénie et biogéographie* (Unpublished doctoral dissertation). Université libre de Bruxelles, Faculté des Sciences – Sciences biologiques, Bruxelles.

Disponible à / Available at permalink : <https://dipot.ulb.ac.be/dspace/bitstream/2013/209442/6/8e0a21bd-cb6a-42fb-85ed-1923b3032e1a.txt>

(English version below)

Cette thèse de doctorat a été numérisée par l'Université libre de Bruxelles. L'auteur qui s'opposerait à sa mise en ligne dans DI-fusion est invité à prendre contact avec l'Université (di-fusion@ulb.be).

Dans le cas où une version électronique native de la thèse existe, l'Université ne peut garantir que la présente version numérisée soit identique à la version électronique native, ni qu'elle soit la version officielle définitive de la thèse.

DI-fusion, le Dépôt Institutionnel de l'Université libre de Bruxelles, recueille la production scientifique de l'Université, mise à disposition en libre accès autant que possible. Les œuvres accessibles dans DI-fusion sont protégées par la législation belge relative aux droits d'auteur et aux droits voisins. Toute personne peut, sans avoir à demander l'autorisation de l'auteur ou de l'ayant-droit, à des fins d'usage privé ou à des fins d'illustration de l'enseignement ou de recherche scientifique, dans la mesure justifiée par le but non lucratif poursuivi, lire, télécharger ou reproduire sur papier ou sur tout autre support, les articles ou des fragments d'autres œuvres, disponibles dans DI-fusion, pour autant que :

- Le nom des auteurs, le titre et la référence bibliographique complète soient cités;
- L'identifiant unique attribué aux métadonnées dans DI-fusion (permalink) soit indiqué;
- Le contenu ne soit pas modifié.

L'œuvre ne peut être stockée dans une autre base de données dans le but d'y donner accès ; l'identifiant unique (permalink) indiqué ci-dessus doit toujours être utilisé pour donner accès à l'œuvre. Toute autre utilisation non mentionnée ci-dessus nécessite l'autorisation de l'auteur de l'œuvre ou de l'ayant droit.

----- **English Version** -----

This Ph.D. thesis has been digitized by Université libre de Bruxelles. The author who would disagree on its online availability in DI-fusion is invited to contact the University (di-fusion@ulb.be).

If a native electronic version of the thesis exists, the University can guarantee neither that the present digitized version is identical to the native electronic version, nor that it is the definitive official version of the thesis.

DI-fusion is the Institutional Repository of Université libre de Bruxelles; it collects the research output of the University, available on open access as much as possible. The works included in DI-fusion are protected by the Belgian legislation relating to authors' rights and neighbouring rights. Any user may, without prior permission from the authors or copyright owners, for private usage or for educational or scientific research purposes, to the extent justified by the non-profit activity, read, download or reproduce on paper or on any other media, the articles or fragments of other works, available in DI-fusion, provided:

- The authors, title and full bibliographic details are credited in any copy;
- The unique identifier (permalink) for the original metadata page in DI-fusion is indicated;
- The content is not changed in any way.

It is not permitted to store the work in another database in order to provide access to it; the unique identifier (permalink) indicated above must always be used to provide access to the work. Any other use not mentioned above requires the authors' or copyright owners' permission.

D 03955



communication refusée

Université Libre de Bruxelles

Faculté des Sciences

Département de Biologie des Organismes

Evolution Biologique et Ecologie

ULB

**Le genre *Psychotria* (Rubiaceae)
en Afrique occidentale et centrale :
taxonomie, phylogénie et biogéographie**

Volume I

Thèse présentée pour l'obtention du titre de Docteur en Sciences

par

Olivier Lachenaud

Septembre 2013

Membres du Jury :

Pierre Meerts
Patrick Mardulyn
Olivier Hardy
Elmar Robbrecht
Petra De Block
Porter P. Lowry II

Université Libre de Bruxelles
Université Libre de Bruxelles
Université Libre de Bruxelles
Jardin Botanique National de Belgique
Jardin Botanique National de Belgique
Missouri Botanical Garden

Président
Secrétaire
Promoteur
Co-promoteur
Examinatrice
Examineur

Université Libre de Bruxelles



003546108

1

Table des matières

Index des figures et tableaux	4
Résumé	6
Summary	7
Remerciements	8
Chapitre 1 : Introduction	11
1.1. Contexte général de l'étude	11
1.2. Région d'étude	16
1.2.1. Cadre politique	16
1.2.2. Topographie	17
1.2.3. Climat	21
1.2.4. Formations végétales et phytogéographie	23
1.3. Historique de la classification du genre <i>Psychotria</i>	26
1.3.1. Description originale du genre	26
1.3.2. Historique de l'étude des espèces africaines	26
Chapitre 2 : Morphologie des <i>Psychotria</i> d'Afrique occidentale et centrale	29
2.1. Introduction	30
2.2. Port	38
2.3. Appareil végétatif	39
2.3.1. Rameaux	39
2.3.2. Feuilles	40
2.3.3. Stipules	43
2.4. Inflorescences et bractées	44
2.5. Fleurs	46
2.5.1. Généralités	46
2.5.2. Calice, ovaire et disque	46
2.5.3. Corolle	47
2.5.4. Etamines et style	48
2.6. Fruits	52
2.7. Différences avec les genres voisins	56
2.7.1. Généralités	56
2.7.2. <i>Chassalia</i> Comm. ex Poir.	57
2.7.3. <i>Chazaliella</i> E.M.A.Petit & Verdc. (= <i>Margaritopsis</i> Sauv.)	57
2.7.4. <i>Hymenocoleus</i> Robbr.	58
2.7.5. <i>Geophila</i> D.Don	58
2.7.6. Autres genres africains susceptibles de confusion	58
Chapitre 3 : Ecologie des espèces	61
3.1. Introduction	62
3.2. Habitats	62
3.2.1. Les espèces de sous-bois	62

3.2.2. Les espèces forestières héliophiles	63
3.2.3. Les espèces savanicoles	63
3.3. Biologie reproductive	64
3.3.1. Phénologie	64
3.3.2. Pollinisation	64
3.3.3. Dispersion	65
3.3.4. Multiplication végétative	65
3.4. Adaptations remarquables	66
3.4.1. Symbiose bactérienne	66
3.4.2. Espèces collectrices d'humus	67
Chapitre 4 : Phylogénie du genre <i>Psychotria</i> [chapitre en anglais]	71
4.1. Introduction	72
4.2. Material and methods	74
4.3. Results	75
4.4. Discussion	78
4.4.1. Comparison between nuclear and chloroplastic data	78
4.4.2. Comparison with previous results	78
4.4.3. Specific delimitation	79
4.4.4. Implications for infrageneric classification	79
Chapitre 5 : Diversité et endémisme des <i>Psychotria</i> en Afrique occidentale et centrale	97
5.1. Introduction	98
5.2. Matériel et méthodes	99
5.3. Résultats	101
5.3.1. Analyse globale de diversité	101
5.3.2. Chorologie globale des espèces	102
5.3.3. Distribution des espèces à aire restreinte	102
5.4. Discussion	103
5.4.1. Richesse relative des domaines	103
5.4.2. Centres locaux d'endémisme	105
Chapitre 6 : Eco-géographie des clades et évolution des caractères	119
6.1. Introduction et méthodes	137
6.2. Résultats et discussion	138
6.2.1. Biogéographie et phylogénie	138
6.2.2. Ecologie et phylogénie	139
6.2.3. Signal phylogénétique des caractères morphologiques	139
Chapitre 7 : Conclusion et perspectives	143
Bibliographie (commune aux volumes I, II et III)	147
Annexes	163
Annexe 1: Liste des spécimens utilisés dans notre étude phylogénétique	164

Annexe 2: Marqueurs utilisés dans notre étude phylogénétique, amorces correspondantes et températures d'annealing	177
Annexe 3: Arbres phylogénétiques par maximum de vraisemblance	178
Annexe 4: Liste des publications de l'auteur	191

Index des figures et tableaux

Fig. 1. Carte des localités prospectées par l'auteur	13
Fig. 2. Carte politique de la région d'étude.....	15
Fig. 3. Distribution du genre <i>Psychotria</i> en Afrique occidentale et centrale	16
Fig. 4. Carte du relief de l'Afrique occidentale et centrale	18
Fig. 5. La dorsale camerounaise et ses différents massifs	19
Fig. 6. La ligne Ngovayang – Mayombe	19
Fig. 7. Carte des précipitations annuelles	20
Fig. 8. Principales régions phytogéographiques de l'Afrique subsaharienne	22
Fig. 9. Les différents domaines de la région guinéo-congolaise	23
Fig. 10. Carte du couvert végétal de l'Afrique occidentale et centrale	25
Fig. 11. Différents types de port dans le genre <i>Psychotria</i>	31
Fig. 12. Nodules bactériens foliaires dans le genre <i>Psychotria</i>	32
Figs. 13 - 15. Fleurs et inflorescences de <i>Psychotria</i>	33-35
Fig. 16. Fruits de <i>Psychotria</i>	36
Fig. 17. Papillons visitant les fleurs de <i>Psychotria</i>	37
Fig. 18. Principales formes de feuilles	40
Fig. 19. Stipules de <i>Psychotria</i>	42
Fig. 20. Différents types d'hétérostylie chez les espèces africaines de <i>Psychotria</i>	51
Fig. 21. Vue dorsale des noyaux de <i>Psychotria</i>	54
Fig. 22. Coupe transversale des graines	55
Fig. 23. Ouverture des noyaux chez différents genres de Psychotrieae	56
Fig. 24. Strict consensus of most parsimonious trees, based on chloroplastic data	84-87
Fig. 25. Strict consensus of most parsimonious trees, based on nuclear data	88-91
Fig. 26. Strict consensus of most parsimonious trees, based on the combination of nuclear and chloroplastic data	92-95
Fig. 27. Refuges forestiers potentiels en Afrique occidentale et centrale	99
Fig. 28. Diversité du genre <i>Psychotria</i> en Afrique occidentale et centrale	111
Fig. 29. Nombre de collections du genre <i>Psychotria</i> pour chaque maille de 2 degrés de côté	112
Fig. 30. Résultats de l'analyse de raréfaction ($k = 25$)	113
Fig. 31. Nombre d'espèces de <i>Psychotria</i> à répartition restreinte par maille de 1 degré de côté.....	114
Fig. 32. Distribution des espèces à répartition restreinte dans le domaine bas-guinéen, montrant les principaux centres d'endémisme locaux	115
Fig. 33. Distribution des espèces endémiques des domaines bas-guinéen et congolais.....	116
Fig. 34. Quelques exemples remarquables de distributions disjointes	117
Fig. 35. Exemples de distributions ouest-africaines disjointes.....	118
Fig. 36. Distribution géographique des espèces étudiées	120
Fig. 37. Altitude moyenne de récolte des espèces étudiées.....	121
Fig. 38. Moyenne pluviométrique annuelle des espèces étudiées	122
Fig. 39. Répartition phylogénétique des différents types de port dans le genre <i>Psychotria</i>	123
Fig. 40. Répartition phylogénétique de l'accumulation d'humus dans le genre <i>Psychotria</i>	124

Fig. 41. Répartition phylogénétique des domaties dans le genre <i>Psychotria</i>	125
Fig. 42. Répartition phylogénétique des nodules bactériens dans le genre <i>Psychotria</i>	126
Fig. 43. Répartition phylogénétique des différents types de stipules dans le genre <i>Psychotria</i>	127
Fig. 44. Répartition phylogénétique des différents types d'inflorescence dans le genre <i>Psychotria</i>	128
Fig. 45. Répartition phylogénétique des différents types de calices dans le genre <i>Psychotria</i>	129
Fig. 46. Répartition phylogénétique de la couleur des fleurs dans le genre <i>Psychotria</i>	130
Fig. 47. Répartition phylogénétique des différentes formes de boutons floraux dans le genre <i>Psychotria</i>	131
Fig. 48. Répartition phylogénétique des différents types d'ovaire dans le genre <i>Psychotria</i>	132
Fig. 49. Répartition phylogénétique des différentes formes de fruit dans le genre <i>Psychotria</i>	133
Fig. 50. Répartition phylogénétique des différentes couleurs de fruits dans le genre <i>Psychotria</i>	134
Fig. 51. Répartition phylogénétique des différents types de noyaux dans le genre <i>Psychotria</i>	135
Fig. 52. Répartition phylogénétique des différents types d'anatomie des graines dans le genre <i>Psychotria</i>	136
Fig. 53. Arbre par maximum de vraisemblance, basé sur les marqueurs chloroplastiques	179-182
Fig. 54. Arbre par maximum de vraisemblance, basé sur les marqueurs nucléaires	183-186
Fig. 55. Arbre par maximum de vraisemblance, basé sur la combinaison des marqueurs nucléaires et chloroplastiques	187-190
Tableau 1. Espèces collectrices d'humus dans la flore d'Afrique tropicale	69
Tableau 2. Distribution des espèces de <i>Psychotria</i> à répartition restreinte	108
Tableau 3. Genres endémiques du domaine bas-guinéen	109
Tableau 4. Genres endémiques du domaine haut-guinéen	110

Résumé

Le genre *Psychotria* est le plus vaste de la famille des Rubiaceae, avec plusieurs centaines d'espèces répandues dans toutes les régions tropicales humides. Les *Psychotria* sont principalement des arbustes (quelques-uns sont lianescents, herbacés ou arborescents) et entrent souvent pour une part importante dans la composition des sous-bois tropicaux. Certains montrent des adaptations remarquables comme la symbiose bactérienne foliaire ou l'accumulation d'humus. En raison de sa taille et des difficultés d'identifications, ce genre reste mal connu, notamment en Afrique occidentale et centrale où il n'a fait l'objet d'aucun travail d'ensemble depuis les années 1960.

Le présent travail a pour objectifs : 1) la révision taxonomique du genre *Psychotria* pour l'Afrique occidentale et centrale; 2) une étude phylogénétique du genre, visant à reconstituer son évolution et améliorer la classification infragénérique ; et 3) une étude biogéographique régionale de ce groupe, afin de définir des centres de diversité et d'endémisme.

Notre travail de taxonomie, fondé sur l'examen des spécimens d'herbier et sur des missions de terrain au Cameroun et au Gabon, nous a conduit à reconnaître l'existence de 232 espèces en Afrique occidentale et centrale, ce qui fait de *Psychotria* le plus vaste genre de plantes dans cette région. Parmi ces espèces, 78 sont nouvelles.

Nos travaux phylogénétiques, basés sur l'étude de deux marqueurs nucléaires (ITS et ETS) et quatre chloroplastiques (rps16, trnG, matK et rbcLa), montrent que la classification de Petit (1964, 1966) est largement à revoir. Il apparaît notamment que les deux sous-genres (*Psychotria* et *Tetrameræ*) reconnus en Afrique, et fondés sur la présence ou l'absence de nodules bactériens foliaires, ne sont pas monophylétiques, certaines espèces ayant secondairement perdu leurs nodules. Nos résultats soutiennent également le rattachement du genre monospécifique *Peripeplus* à *Psychotria*.

Le genre *Psychotria* montre une diversité remarquable, associée à un taux d'endémisme élevé, dans le domaine bas-guinéen (Cameroun et Gabon principalement) où plusieurs centres d'endémisme ont été identifiés. Ceux-ci sont localisés non seulement dans les massifs montagneux de l'intérieur, dont la flore particulière est bien connue, mais également dans les régions littorales. L'Afrique de l'ouest, moins diversifiée, montre cependant un fort endémisme localisé principalement dans deux centres, l'un situé au Liberia et dans l'ouest de la Côte d'Ivoire, l'autre vers la frontière Côte d'Ivoire/Ghana. Le bassin du Congo, comparable en diversité à l'Afrique de l'Ouest, est relativement pauvre en endémiques.

Ces résultats suggèrent que les forêts du Cameroun et du Gabon auraient relativement bien résisté aux périodes sèches passées, et remettent notamment en question l'hypothèse d'une disparition des forêts littorales du golfe de Guinée au cours du Pleistocène.

Mots-clés : *Psychotria*, Rubiaceae, Afrique, taxonomie, phylogénie, biogéographie, forêts tropicales, sous-bois, région guinéo-congolaise, endémisme, plantes collectrices d'humus.

Summary

Psychotria is the largest genus in the Rubiaceae family, with several hundred species in wet tropical areas worldwide. *Psychotria* spp. are mostly shrubs (a few being lianas, creepers or trees) and are often an important component of the undergrowth in tropical rainforests. Some show remarkable adaptations such as leaf bacterial symbiosis or litter gathering. Due to its size and identification problems, *Psychotria* remains a little-known genus, especially in West and Central Africa, where no major work has been done on this group since the 1960s.

The aims of the present work are: 1) a taxonomic revision of *Psychotria* in West and Central Africa; 2) a phylogenetic study of the genus, in order to trace its evolution and improve the infrageneric classification; and 3) a regional biogeographic study of the genus, to define centers of diversity and endemism.

Our taxonomical work, based on the study of herbarium specimens and field expeditions in Gabon and Cameroon, led us to recognise 232 species of *Psychotria* in West and Central Africa. *Psychotria* is therefore the largest plant genus in this area. Among these species, 78 are new.

Our phylogenetic work, based on two nuclear markers (ITS and ETS) and four chloroplastic markers (rps16, trnG, matK, rbcLa), shows that Petit's (1964, 1966) infrageneric classification is in need of revision. In particular, we show that the two subgenera present in Africa (subg. *Tetramerae* and subg. *Psychotria*), which are defined by the presence or absence of leaf bacterial nodules, are not monophyletic: a secondary loss of the bacterial nodules has occurred in some species. Our results also support the merging of the monospecific genus *Peripeplus* into *Psychotria*.

The genus *Psychotria* shows a remarkable diversity and a high level of endemism in the Lower Guinea domain (particularly Cameroon and Gabon) where several centers of endemism are identified. These are located not only in the inland hill ranges, which are well known for their particular flora, but also in littoral areas. West Africa is less diverse but also shows a high level of endemism, which concerns mostly two areas, one in Liberia and western Côte d'Ivoire and the other around the Côte d'Ivoire/Ghana border. The Congo basin, comparable in diversity to West Africa, has relatively few endemic species.

These results suggest that the rainforests of Cameroon and Gabon resisted relatively well during historical drier periods. They do not support the hypothesis of a disappearance of the Gulf of Guinea littoral forests during the Pleistocene.

Key words: *Psychotria*, Rubiaceae, Africa, taxonomy, phylogeny, biogeography, tropical rainforests, undergrowth, Guineo-Congolian region, endemism, litter-collecting plants.

Remerciements

Un travail de cette ampleur n'aurait pas été possible sans l'assistance de nombreuses personnes, d'autant plus que sa genèse est longue et remonte bien avant le début de notre thèse.

Notre intérêt pour la flore d'Afrique, et particulièrement pour les Rubiacées, date du début des années 2000 alors que nous résidions en Côte d'Ivoire. C'est d'abord dans la *Flore du Parc National de Taï* et la *Flore Forestière de la Côte d'Ivoire* d'André Aubréville, puis dans la *Flora of West Tropical Africa* et la *Flore du Gabon*, en particulier les deux volumes sur les Rubiaceae de Nicolas Hallé, que nous avons appris la botanique africaine. Aux auteurs de ces ouvrages, nous voudrions exprimer notre reconnaissance.

A notre retour en France, en 2002, nous avons bénéficié des conseils de Francis Hallé, frère de Nicolas et lui-même botaniste renommé, qui nous orienta vers l'Institut de Botanique de Montpellier, dont nous avons commencé à étudier les collections africaines. Nous avons rapidement constaté la nécessité d'une révision du genre *Psychotria*, travail commencé en 2004 et qui était au départ entièrement indépendant de nos études universitaires. Peter A. Schäfer, conservateur de l'herbier de Montpellier, et Joël Mathez, alors directeur de l'Institut de botanique, ont infailliblement soutenu nos recherches. Nous devons aussi remercier Jean-Claude Fauconnet, ancien conservateur chargé des périodiques à la bibliothèque universitaire des Sciences de Montpellier, qui nous a très activement aidé dans nos recherches bibliographiques.

Un travail de cette ampleur nécessitait de visiter les principaux herbiers d'Europe. A cet effet, le projet SYNTHESYS de l'Union européenne nous a accordé trois bourses pour des séjours à l'étranger, respectivement en Belgique (2005), aux Pays-Bas (2006) et au Royaume-Uni (2007). La Fondation Alberta Menega a également financé un séjour de quatre mois et demi à Wageningen (2008) dans le cadre de la rédaction d'un volume de la Flore du Gabon. Au cours de ces visites nous avons non seulement beaucoup avancé dans notre révision des *Psychotria*, mais également noué des contacts qui se sont avérés importants par la suite.

En 2007-2008, nous sommes entré pour sept mois au Jardin Botanique National de Belgique à titre d'attaché scientifique, grâce à l'appui d'Elmar Robbrecht et de Steven Dessein. Le premier devait par la suite devenir co-promoteur de notre thèse, et le second prendre une part active à notre encadrement. C'est durant cette période que nous avons élaboré notre projet de thèse, et que nous avons rencontré Olivier Hardy, qui a accepté de le diriger, et qui a toujours été pour nous un promoteur très attentif. En 2008 nous avons obtenu une bourse de doctorat du F.R.S.-F.N.R.S., qui nous a permis de nous consacrer à plein temps à l'étude des *Psychotria*. Notre thèse ayant duré plus longtemps que prévu, en raison notamment de l'ampleur des résultats, nous avons heureusement pu bénéficier d'une aide pour fin de doctorat du Fonds David et Alice Van Buuren.

Nous remercions également Pierre Meerts, Petra De Block, Patrick Mardulyn et Pete Lowry d'avoir accepté de faire partie de notre jury, en espérant que cette thèse sera à la hauteur de leurs attentes.

Dans le cadre de notre travail nous avons effectué trois missions de terrain: la première au Gabon en 2008, où nous avons pour compagnons de terrain Steven Dessein, Yves Issembé, Steven Janssens et Thomas Nzabi; la seconde au Cameroun en 2009, avec toujours Steven Dessein, Benny Lemaire, Bonaventure

Sonké, Murielle Simo et Hermann Taedoumg; la troisième en 2011, au Gabon, avec Gretchen Walters, Eddy Ngagnia, Jean-Noël Boussiengui, Lié Constant Mougoudy, Patrice Koumba Ipandi et Jean-Robert Ondzaghe. La collaboration de tous nous a été très précieuse. Nous devons en outre remercier l'Herbier National du Cameroun et son directeur Jean-Michel Onana, l'Herbier National du Gabon, l'Agence Nationale des Parcs Nationaux du Gabon, le Missouri Botanical Garden, et la Wildlife Conservation Society-Gabon, qui ont, de diverses manières, contribué à rendre ces expéditions possibles. Les organisations suivantes ont financé notre travail de terrain: la National Geographic Society (Gabon, 2008), le F.R.S.-F.N.R.S. et la Fondation pour Favoriser les Recherches Scientifiques en Afrique (Cameroun, 2009) et la Beneficia Foundation (Gabon, 2011).

Nous avons aussi visité de nombreux herbiers européens et reçu un accueil des plus favorables, notamment de la part de Jan Wieringa, Marc Sosef et Folkert Aleva (Université de Wageningen, Pays-Bas), Thomas Haevermans, Sovanmoly Hul et Jacques Florence (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris), Aaron Davis et Sally Dawson (Royal Botanic Gardens, Kew), William Hawthorne (Oxford), David Harris (Royal Botanic Gardens, Edimbourg) et Matthias Schultze (Institut für Allgemeine Botanik, Hambourg). Nous les remercions tous pour leur assistance ainsi que pour les prêts de spécimens qu'ils nous ont accordés et qui - sujet d'étude oblige - étaient souvent loin d'être de dimensions modestes.

La partie phylogénétique de notre travail a été réalisée en collaboration avec Benny Lemaire (Katholieke Universiteit Leuven) et Maria Kuzmina (University of Guelph, Canada) qui ont séquencé une partie des échantillons. Nos travaux de laboratoire ont été menés sous la supervision de Wim Baert au Jardin Botanique National de Belgique, puis de Frédéric Walmacq et d'Esra Kaymak à l'ULB, que nous remercions tous les trois. Enfin, nous avons été beaucoup aidé, dans nos analyses phylogénétiques, par notre collègue Rosalía Piñeiro dont la gentillesse fut toujours pour nous une source de réconfort.

Parmi les collègues qui nous ont aidé de diverses manières, notamment en partageant avec nous les résultats de leur travail et en collaborant à certaines publications, nous devons mentionner particulièrement Steven Dessen, Carel Jongkind, Tariq Stévant, Bonaventure Sonké, Vincent Droissart, Gilles Dauby, William Hawthorne, David Harris, Hermann Taedoumg, Martin Cheek, Olivier Séné, Benny Bytebier et Quentin Luke.

Nous n'aurions pas pu illustrer l'ensemble des espèces sans la collaboration d'Antonio Fernandez (qui a dessiné plus d'une quarantaine de planches et a en outre réalisé les légendes de nos illustrations), de Kaly Cotteleer, Souren Ohanian et Hans de Vries. Nous leurs sommes vivement reconnaissant pour leur travail et leur talent. Nous remercions également les institutions suivantes qui nous ont autorisé à reproduire des illustrations déjà publiées : l'Institut Fondamental d'Afrique Noire (Dakar, Sénégal), le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, et les Royal Botanic Gardens de Kew (Royaume-Uni), ainsi que les dessinateurs Andrew Brown, Susanna Stuart-Smith, Margaret Tebbs et Hazel Wilks.

Les personnes suivantes nous ont également autorisé à publier leurs photographies, ce dont nous les remercions : Steven Dessen, Vincent Droissart, David Harris, Carel Jongkind, Murielle Simo, Bonaventure Sonké, Tariq Stévant, Hermann Taedoumg, Frank van Caekenberghe, Xander van der Burgt et Bart Wursten. Les photographies des noyaux et de la surface des feuilles ont été réalisées par Iris van der Beeten.

Pour la tâche fastidieuse de géolocalisation des spécimens, nous avons été aidé tout particulièrement par Robert J. Dowsett et Françoise Dowsett-Lemaire, ainsi que par Paul Bamps, Vincent Droissart, Jean-Michel Onana, Adedamola Ogunesan et Arthur Green.

Nous voudrions également exprimer une pensée pour les nombreux collecteurs qui ont contribué à rendre ce travail possible.

Nous remercions pour finir nos parents, pour leur soutien constant durant ces années qui n'ont pas toujours été faciles pour nous.

Bruxelles, 6 septembre 2013

Chapitre 1

Introduction

1.1. Contexte général de l'étude

Les forêts tropicales hébergent une grande partie de la flore de la planète, mais demeurent imparfaitement connues au point de vue botanique. Cela est spécialement vrai pour certains genres d'arbustes de sous-bois, dont la diversité considérable déroute quelque peu les botanistes.

Les Rubiaceae constituent l'une des familles les mieux représentées dans les sous-bois tropicaux. Des 13000 espèces environ que compte la famille à l'échelle mondiale, la plupart se rencontrent dans cet habitat. Ce sont en majorité des arbustes, dont les représentants les plus connus sont les caféiers, *Coffea arabica* L. et *Coffea canephora* Pierre ex Fröhner.

Le genre *Psychotria* est le plus vaste de la famille des Rubiaceae, avec plus de 1000 espèces répandues dans toutes les régions tropicales humides. Le genre est remarquablement diversifié sur les trois continents (Afrique, Amérique et Asie), ainsi qu'à Madagascar et dans la plupart des archipels du Pacifique (Fidji, Nouvelle-Calédonie, Nouvelle-Guinée...). Seule l'Australie, avec 12 espèces, est relativement pauvre.

Les *Psychotria* sont principalement des arbustes, bien qu'il en existe aussi des espèces arborescentes, lianescentes ou herbacées. Ils sont omniprésents dans les forêts tropicales humides, où ils entrent souvent pour une part importante dans la composition des sous-bois. Dans certaines forêts particulièrement riches, il n'est pas rare d'en trouver 5 à 10 espèces différentes sur une surface de quelques mètres carrés.

L'abondance et la diversité des *Psychotria* en font de bons indicateurs de la diversité des forêts. Malheureusement, dans la plus grande partie de son aire, le genre demeure mal connu pour plusieurs raisons: le grand nombre des espèces, la difficulté de les identifier, enfin certaines difficultés de séparation avec les genres voisins.

En Afrique tropicale, le genre *Psychotria* est très largement répandu, à l'exclusion des régions arides du Sahel, de la Namibie et de la corne de l'Afrique. Les espèces africaines ont fait l'objet d'une révision taxonomique par Petit (1964, 1966) qui en dénombre 161. Ce nombre est toutefois fortement sous-estimé pour plusieurs raisons. Tout d'abord, de nombreuses régions étaient alors mal connues des botanistes, particulièrement au Cameroun et au Gabon qui constituent le centre de diversité du genre à l'échelle continentale. D'autre part, une section du genre (sect. *Involucratae*), n'est pas traitée par Petit.

Des travaux plus récents sont disponibles pour l'Afrique de l'Est (Verdcourt 1976c) et la région zambésienne (Verdcourt 1989) mais il n'en existe aucun pour l'Afrique occidentale et centrale, qui regroupe la majorité des espèces africaines. Par ailleurs, les premières analyses moléculaires effectuées sur ce groupe (Andersson 2002b) montrent que la classification infragénérique est en partie à revoir.

Pour toutes ces raisons, un nouveau travail sur les *Psychotria* d'Afrique occidentale et centrale est apparu nécessaire; il fait l'objet de la présente thèse. Nos objectifs étaient les suivants :

- la révision taxonomique du genre *Psychotria* en Afrique occidentale et centrale
- une étude phylogénétique du genre, visant à reconstituer son évolution
- une analyse biogéographique visant à définir des centres de diversité et d'endémisme.

Notre travail de taxonomie s'est principalement fondé sur l'examen du matériel disponible (plus de 11000 échantillons) dans les principaux herbiers d'Europe, ainsi que sur trois missions de terrain au Gabon et au Cameroun. Ces deux pays ont été choisis car ils sont les plus riches en *Psychotria* du continent africain, et ceux où le genre était le moins bien connu : un examen préliminaire des herbiers y montrait en effet la présence de nombreuses espèces nouvelles.

La première mission, antérieure au début de notre thèse, s'est déroulée au Gabon en février-mars 2008 pour une durée de six semaines. La seconde, de même durée, a eu lieu au Cameroun d'avril à juin 2009, période correspondant au pic de floraison des *Psychotria*. La troisième a eu lieu au Gabon en février-mars 2011 et a duré dix-huit jours. Nous avons également prévu de participer à une expédition en République Démocratique du Congo, mais des problèmes de santé nous ont, en dernière minute, empêché de nous y joindre.

Les deux premières missions nous ont permis de visiter de nombreuses localités (Fig. 1). La plupart ont été choisies sur la base de récoltes précédentes établissant leur intérêt ; en particulier, nous avons cherché à retrouver les espèces nouvelles imparfaitement connues. Certains sites non ou très peu prospectés antérieurement, comme les Monts Rumpi (sud-ouest du Cameroun), ont également été visités. Nous avons récolté des herbiers et du matériel en silicagel de toutes les espèces de Rubiaceae rencontrées.

La troisième mission s'est déroulée exclusivement dans les environs de la capitale gabonaise, Libreville, et avait pour objectif l'étude de la flore endémique de cette région, où figurent plusieurs *Psychotria*.

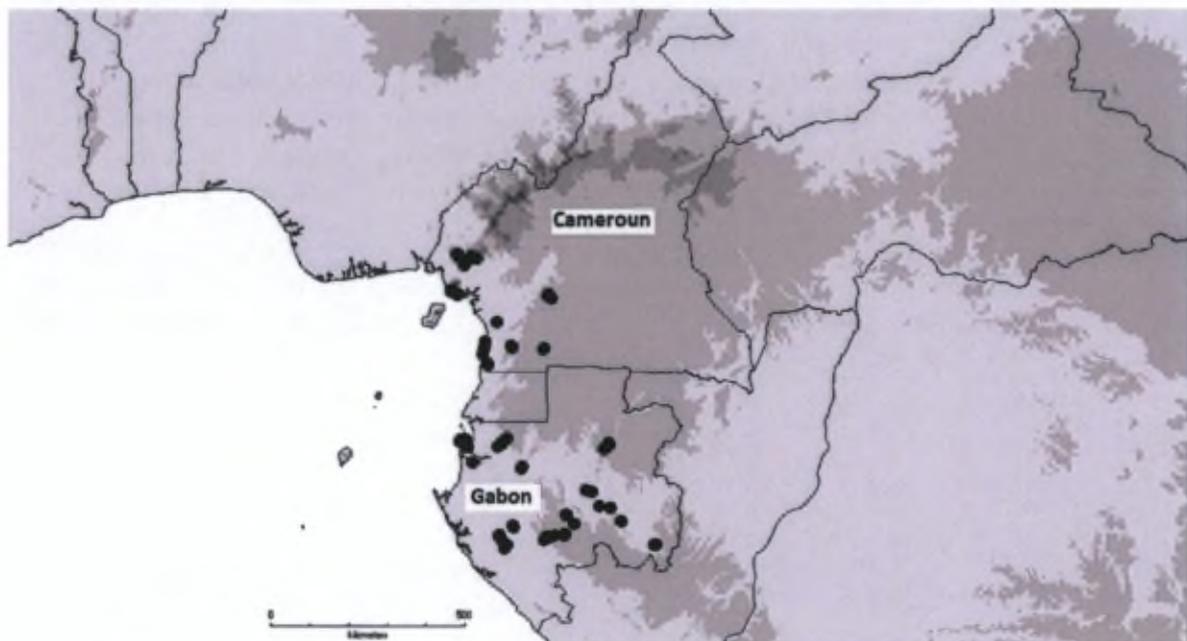


Fig. 1. Carte des localités prospectées par l'auteur (échelle = 500 km).

Au total nous avons récolté, durant ces trois expéditions, plus de 1700 échantillons d'herbier dont 361 de *Psychotria* ; ces derniers représentent 118 espèces dont 40 nouvelles. A une exception près (*P. yaoundensis*), ces nouvelles espèces étaient en fait déjà récoltées auparavant, mais demeuraient non décrites. Nous avons aussi récolté de nombreuses espèces nouvelles appartenant à d'autres groupes, dont une Euphorbiaceae (Lachenaud & Breteler 2011), une Sapotaceae (en cours de description) et une trentaine de Rubiaceae, la plupart non encore décrites.

Nous n'avons pas visité l'Afrique de l'Ouest dans le cadre de cette thèse, et nos séjours antérieurs en Côte d'Ivoire ne nous ont donné qu'une expérience limitée des *Psychotria* de cette région. Cependant, nos contacts avec deux spécialistes de la flore ouest-africaine, William Hawthorne et Carel Jongkind, ont permis d'améliorer très significativement la connaissance régionale du genre.

Notre étude phylogénétique a porté sur 213 espèces. Environ 60% des espèces africaines de *Psychotria* ont été séquencées, ainsi qu'un nombre limité d'espèces originaires des autres continents, et dix espèces représentant des groupes externes. Nous avons séquencé six marqueurs dont quatre chloroplastiques (rps16, trnG, matK et rbcLa) et deux nucléaires (ITS, ETS). La méthodologie sera décrite plus en détail dans le Chapitre 4.

Nos travaux de biogéographie ont consisté, d'une part, à réaliser des cartes de distribution pour chaque espèce et d'autre part, à effectuer des analyses de diversité et d'endémisme. Ici également, nous renvoyons au Chapitre 5 pour une présentation détaillée des méthodes.

Dans ce document, nous présenterons tout d'abord, dans le Chapitre 1, une synthèse du cadre de l'étude (région géographique et historique du genre concerné). Dans le Chapitre 2, nous décrirons la morphologie des espèces africaines du genre et les différences avec les genres voisins, et dans le Chapitre 3, l'écologie des *Psychotria* africains, d'après nos observations de terrain et les données de la littérature. Nous présenterons ensuite les résultats de nos études phylogénétiques (Chapitre 4) et biogéographiques (Chapitre 5). Le Chapitre 6 sera consacré aux relations entre phylogénie, géographie et écologie, et à l'évolution des caractères. Enfin, dans le Chapitre 7 nous présenterons une conclusion et des perspectives de recherche ultérieures.

En raison de sa taille considérable, la révision taxonomique du genre fera l'objet de deux volumes séparés. Les descriptions des espèces, précédées d'une clé d'identification, sont présentées dans le volume II ; les illustrations, les cartes de distribution et la liste des spécimens étudiés dans le volume III.

1.2. Région d'étude

1.2.1. Cadre politique

Notre zone d'étude couvre toute l'Afrique occidentale et centrale, au sud du Sahara et à l'ouest du Rift (Fig. 2). Politiquement, elle regroupe, d'ouest en est, les états suivants: Sénégal, Gambie, Guinée-Bissau, Guinée, Sierra Leone, Liberia, Côte d'Ivoire, Mali, Burkina Faso, Ghana, Togo, Bénin, Nigeria, Cameroun, Guinée Equatoriale (Rio Muni et Bioko), Gabon, Congo-Brazzaville, Angola, Tchad, République Centrafricaine, République Démocratique du Congo (ci-après abrégée en R.D.Congo), Rwanda et Burundi. Le Niger fait logiquement partie de cette zone mais le genre *Psychotria* n'y est pas signalé; il manque également dans le nord du Mali, du Burkina Faso et du Tchad (Fig. 3).

Nous n'avons pas inclus dans notre région d'étude les îles de Sao Tomé et Príncipe, qui ont une flore particulière et pour lesquelles le genre *Psychotria* a déjà fait l'objet d'une révision récente (Alves et al. 2005) recensant 11 espèces dont 7 endémiques.

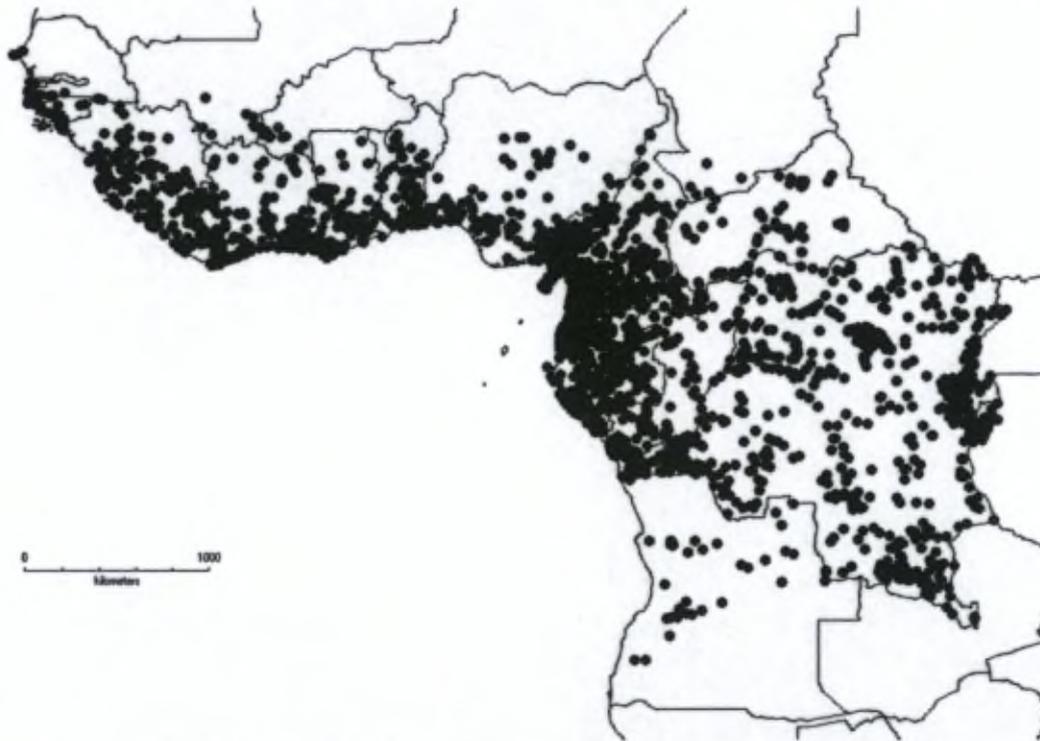


Fig. 3. Distribution du genre Psychotria en Afrique occidentale et centrale. Chaque point représente un échantillon d'herbier étudié dans le cadre de cette révision.

1.2.2. Topographie

Les principaux fleuves de la région sont le **Niger**, la **Sanaga** au Cameroun, l'**Ogooué** au Gabon, et surtout le **Congo** avec ses nombreux affluents.

Le relief de l'Afrique occidentale, jusqu'à la frontière Nigeria/Cameroun, est dans l'ensemble assez plat (Fig. 4), dépassant rarement 500 m d'altitude, à l'exception de trois massifs montagneux: le **Fouta-Djalon** (1515 m) au centre de la Guinée ; la **dorsale Loma-Man** dont les points culminants sont le Pic Bintumane (1947 m) en Sierra Leone et le Mont Nimba (1752 m) à la frontière Guinée/Côte d'Ivoire ; et le **Plateau de Jos** (2010 m) dans le nord du Nigeria.

L'Afrique centrale atlantique a un relief plus accidenté, particulièrement au niveau de la **dorsale Camerounaise** (Fig. 5), une succession de massifs d'origine volcanique s'étendant en arc de cercle sur l'ouest du Cameroun et l'extrême est du Nigeria. Elle comprend, du nord au sud, le Tchabal Mbabo (env. 2460 m), le Plateau de Mambilla (2419 m), le Massif de Bamenda (3011 m), les Monts Bakossi (2411 m), le Mont Nlonako (1825 m), le Mont Kupe (2064 m), les collines de Rumpi (1788 m) et le Mont Cameroun (4095 m), volcan toujours actif qui en est le point culminant. L'île volcanique de Bioko, culminant au Pico Basilé (3011 m) et séparée des côtes camerounaises par un étroit bras de mer de 30 km, peut être considérée comme une annexe de cette dorsale, à laquelle elle était probablement reliée dans le passé.

La partie méridionale de l'Afrique centrale atlantique, entre la Sanaga et le Congo, a une altitude peu élevée (environ 500 m en moyenne) mais un relief très vallonné, marqué par une série de petits massifs montagneux appelée par Droissart (2009: 230) **ligne Ngovayang-Mayombe**. Celle-ci comprend (Fig. 6) les massifs de Mbam-Minkom (1295 m), Ngovayang et Akom II au Cameroun; celui de Monte Alén (1200 m) au Rio Muni ; les Monts de Cristal (env. 1000 m) au nord du Gabon ; le Massif de Koumounabouali et les Monts Doudou (820 m) dans le sud-ouest du Gabon ; les Monts du Chaillu (1023 m) à cheval sur le Gabon et le Congo-Brazzaville ; et le Mayombe (env. 800 m) s'étendant jusqu'à l'embouchure du fleuve Congo.

Le cœur de l'Afrique centrale est occupé par le très vaste bassin du Congo, drainant environ 3.000.000 km² et dont la partie centrale forme une large zone d'altitude inférieure à 500 m, appelée **cuvette congolaise**. L'altitude s'accroît progressivement vers la périphérie du bassin, particulièrement dans l'est de la R.D.Congo où existe une chaîne de hautes montagnes, la **dorsale Congo-Nil** (également appelée Rift Albertin). Les sommets les plus élevés en sont le Ruwenzori (5109 m), point culminant de notre région d'étude, et le Karisimbi (4507 m) dans la chaîne des Virunga.

Au sud, l'intérieur de l'Angola et le sud-est de la R.D.Congo (Katanga) sont occupés par des plateaux d'altitude supérieure à 1000 m.

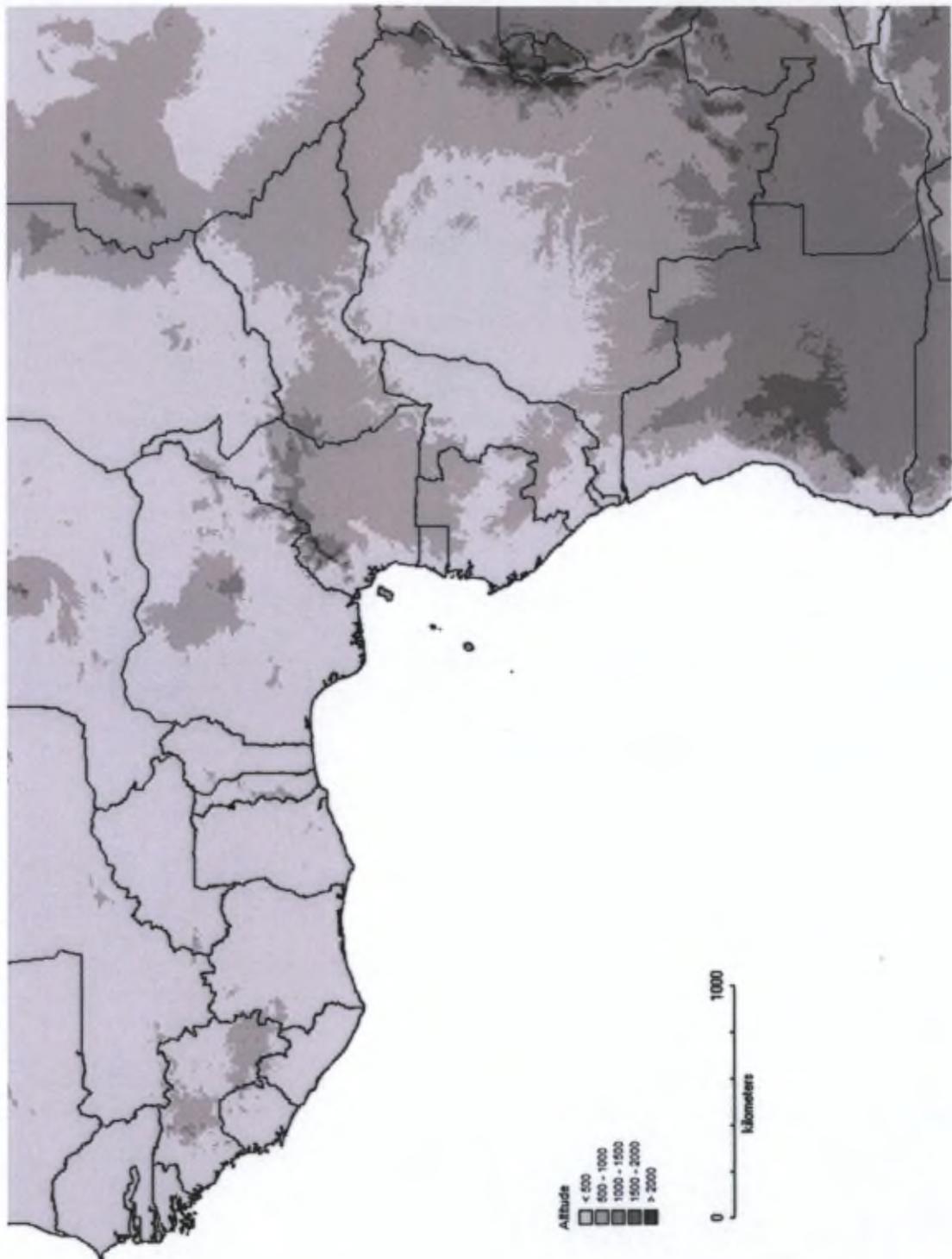


Fig. 4. Carte du relief de l'Afrique occidentale et centrale. D'après les données de Worldclim (www.worldclim.org).



Fig. 5. La dorsale camerounaise et ses différents massifs. Repris de Borrow & Demey (2002)

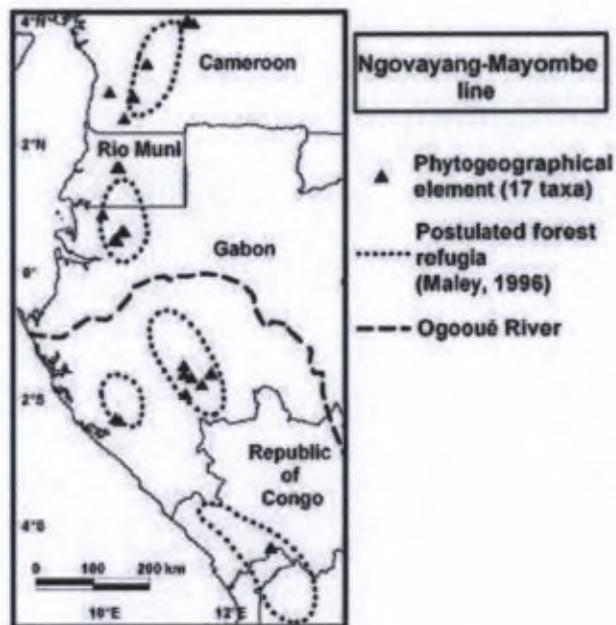


Fig. 6. La ligne Ngovayang – Mayombe. Repris de Droissart (2009)

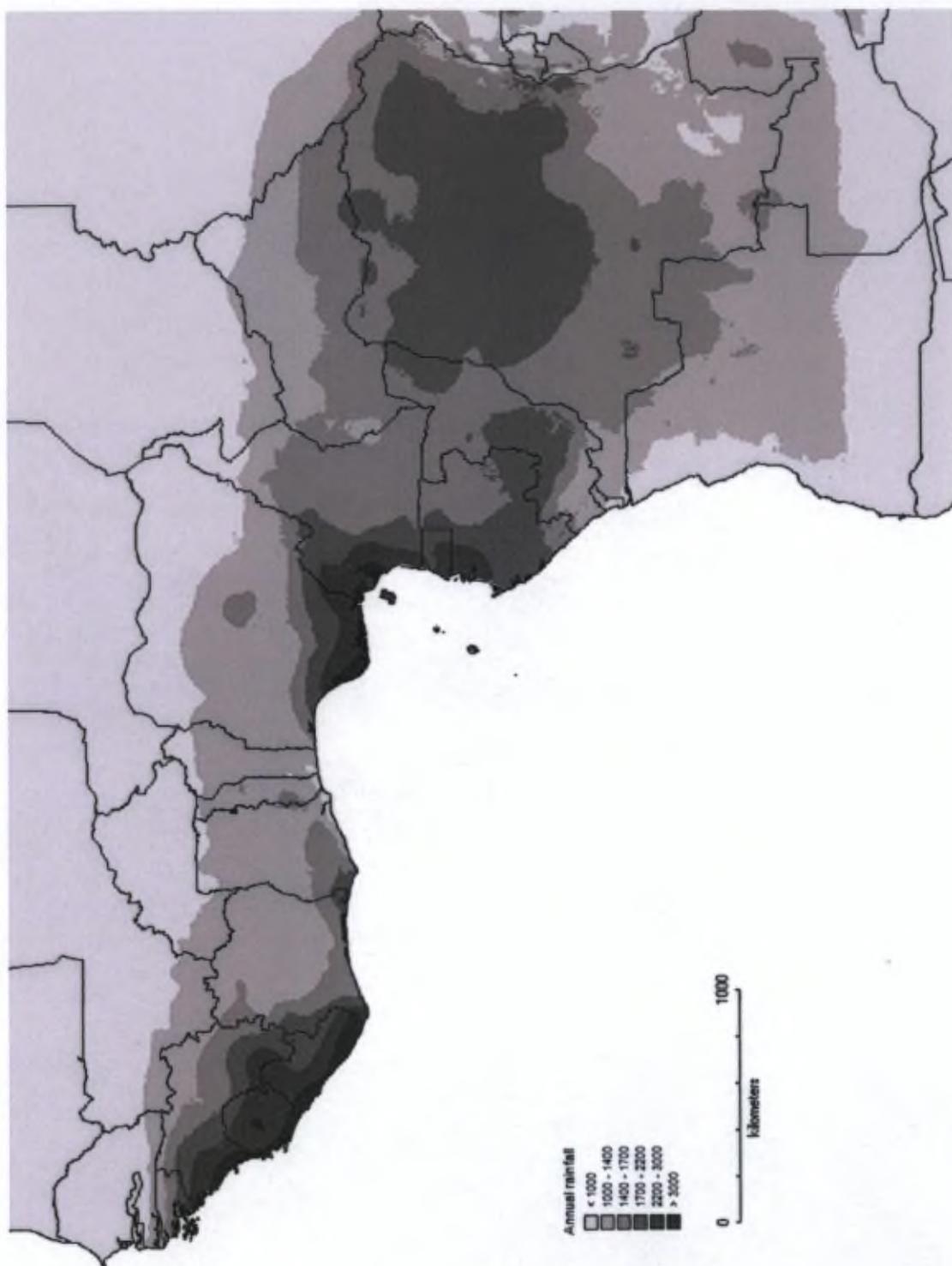


Fig. 7. Carte des précipitations annuelles. D'après les données de Worldclim (www.worldclim.org).

1.2.3. Climat

Les régions situées au voisinage de l'Equateur ont un climat équatorial à saisonnalité relativement peu marquée (particulièrement dans la cuvette congolaise et sur la côte libérienne). Le régime pluviométrique y est bimodal, c'est-à-dire à deux saisons pluvieuses, séparées par deux saisons sèches. Les régions plus éloignées de l'Equateur ont un climat tropical à régime pluviométrique unimodal, et saison sèche généralement très marquée.

La carte de la pluviométrie annuelle est donnée en Fig. 7. Les régions forestières équatoriales ont une pluviométrie toujours supérieure à 1400 mm par an. Les plus humides (> 2200 mm par an) sont le coude du Golfe de Guinée du Nigeria au Gabon, et la côte ouest-africaine de la Guinée au Cap des Palmes. La pluviométrie y atteint localement 5300 mm à Monrovia (Liberia) et 10300 mm à Debundscha sur le flanc sud-ouest du Mont Cameroun, record absolu pour le continent africain. La cuvette congolaise, et la partie sud de la frontière Ghana/Côte d'Ivoire, sont également des zones à pluviométrie assez forte (1700 à 2200 mm).

La pluviométrie annuelle ne reflète que partiellement l'humidité réelle du climat. En effet, certaines régions, notamment dans l'intérieur du Gabon, sont caractérisées par l'abondance des brouillards qui créent un microclimat humide et contribuent à atténuer les effets de la saison sèche.

La pluviométrie décroît progressivement en périphérie de notre région. En deçà de 1000 mm de pluviométrie annuelle, le genre *Psychotria* n'est pas présent, sauf rares exceptions (région de Dakar et massif du Huila en Angola).

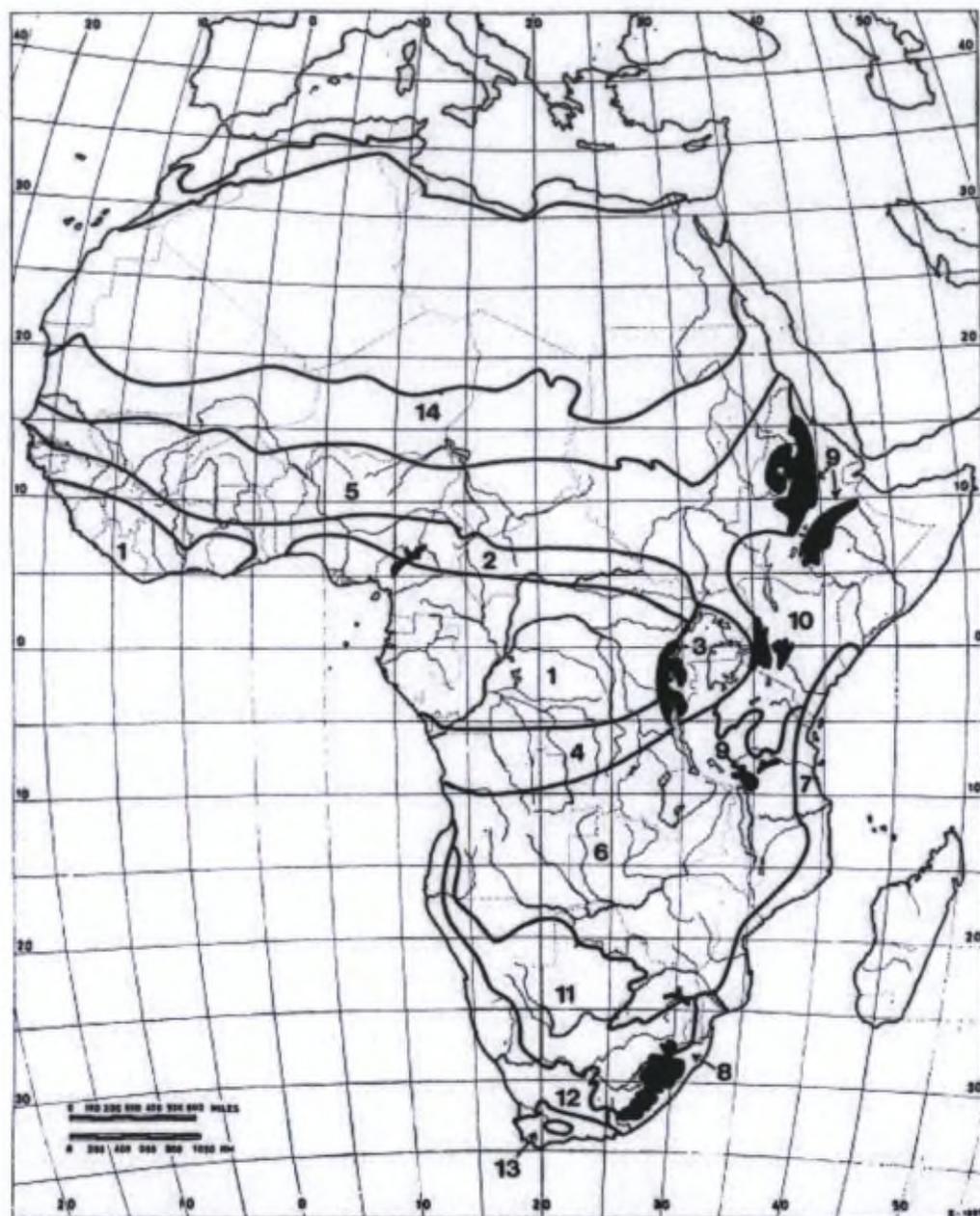


Fig. 8. Principales régions phytogéographiques de l'Afrique subsaharienne. 1, région guinéo-congolaise; 2, zone de transition guinéo-congolaise/soudanaïenne; 3, mosaïque régionale du Lac Victoria; 4, zone de transition guinéo-congolaise/zambésienne; 5, région soudanaïenne; 6, région zambésienne; 7, mosaïque régionale de Zanzibar-Inhambane; 8, mosaïque régionale du Tongaland-Pondoland; 9, région afromontagnarde (principaux massifs seulement); 10, région de la Somalie et du pays Masai; 11, zone de transition du Kalahari-Highveld; 12, région du Karoo-Namib; 13, région du Cap; 14, zone de transition du Sahel. Repris de White (1979: Fig 1).

1.2.4. Formations végétales et phytogéographie

Notre zone d'étude est centrée sur la **région guinéo-congolaise** (White 1979; Fig. 8) qui regroupe les forêts humides d'Afrique occidentale et centrale. Celles-ci représentent le principal massif forestier d'Afrique (Fig. 10), divisé en deux blocs par la zone sèche du **couloir du Dahomey**. Ces forêts sont de type **sempervirent** (toujours vert) au voisinage de l'équateur, ou **semi-décidu** (la plupart des grands arbres étant défeuillés en saison sèche) en périphérie. Les arbres dominants des forêts sempervirentes sont principalement des Légumineuses et des Burseraceae, auxquels on peut ajouter *Sacoglottis gabonensis* (Humiriaceae) et *Lophira alata* (Ochnaceae), tandis que ceux des forêts semi-décidues sont surtout des Sterculiaceae (*Triplochiton*, *Pterygota*, *Mansonia*), des Meliaceae, des Ulmaceae (*Celtis*) et des Combretaceae (*Terminalia*). Des classifications forestières plus détaillées ont été proposées, mais n'ont jusqu'à présent pas dépassé le cadre national (Côte d'Ivoire: Guillaumet & Adjanohoun 1971; Ghana: Hall & Swaine 1981; Cameroun: Letouzey 1968a) et ne concordent pas toujours ; il serait trop long d'en donner ici une présentation détaillée.

Au point de vue chorologique, la région guinéo-congolaise a été divisée en trois sous-régions principales (Fig. 9), appelées sous-centres d'endémisme (White 1979) ou domaines (Denys 1980): le **domaine haut-guinéen** du Sénégal au Ghana, le **domaine bas-guinéen** couvrant l'Afrique centrale atlantique (du Nigeria au Gabon, voire à la chaîne du Mayombe) et le **domaine congolais** couvrant l'essentiel du bassin du Congo. Le domaine haut-guinéen, séparé des deux autres par le couloir du Dahomey, est très bien individualisé. La limite entre les domaines bas-guinéen et congolais est plus floue, la couverture forestière étant continue. Selon White (1979), ces deux domaines sont séparés par une zone de transition pauvre en espèces, l'intervalle de la Sangha, centré sur cet affluent du Congo; il émet l'hypothèse que cet intervalle pourrait être un ancien corridor de savanes (White 1979: 30-31). Nous discuterons ce point plus en détail dans le Chapitre 5.

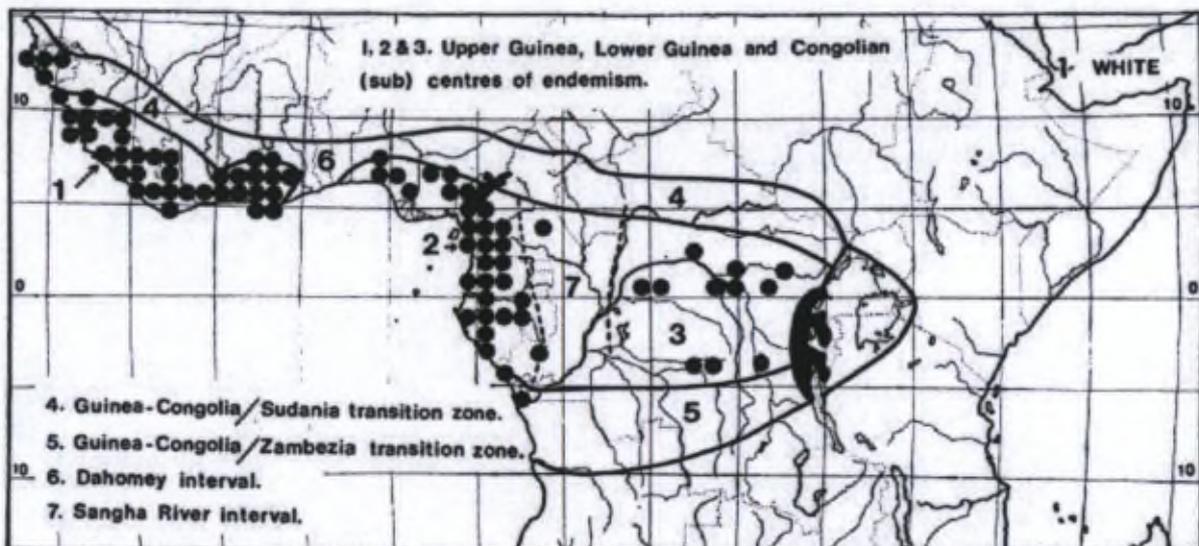


Fig. 9. Les différents domaines de la région guinéo-congolaise. Repris de White (1979: Fig 1).

Les forêts d'Afrique centrale sont encore assez bien conservées, mais celles d'Afrique occidentale ont été fortement défrichées (Fig. 10), au point qu'il devient parfois difficile de parler de "zone forestière"; la situation est particulièrement préoccupante en Côte d'Ivoire et au Ghana.

En périphérie nord de la zone forestière, White (1979) reconnaît une **zone de transition guinéo-congolaise/soudanienne**. Son pendant au sud de l'Equateur est la **zone de transition guinéo-congolaise/zambésienne**. Ces zones sont des mosaïques de forêts semi-décidues et de savanes, généralement boisées, mais parfois steppiques notamment sur les sols pauvres.

Au nord de la zone de transition soudano-guinéenne, se trouve la **région soudanienne**, couverte principalement de savanes boisées ou arbustives. Les *Psychotria* y sont rares et généralement limités au voisinage des cours d'eau. L'extrême nord de notre région est occupé par la **zone de transition sahéenne**, région aride d'où le genre *Psychotria* est absent.

Le sud de l'Angola et le sud-est de la R.D.Congo (Katanga) appartiennent à la **région zambésienne** qui s'étend également, hors de notre zone d'étude, sur la Zambie, le Zimbabwe, le sud-ouest de la Tanzanie et une partie du Mozambique. Cette région se compose de savanes boisées, et de forêts claires appelées **miombo**, d'après le nom vernaculaire des *Brachystegia* spp. (Leguminosae-Caesalpinioideae) qui en sont les arbres dominants. Ces savanes et ces forêts claires sont beaucoup plus riches que celles de la région soudanienne et on y rencontre en particulier plusieurs espèces de *Psychotria* qui se sont adaptées à ce milieu.

Les parties les plus élevées (> 2000 m) de la dorsale camerounaise et de la dorsale Congo-Nil appartiennent à la **région afro-montagnarde**. Elles sont généralement couvertes d'une forêt montagnarde basse ("Elfin forest" des auteurs anglophones) ne dépassant guère 5-7 m de haut, à sous-bois assez éclairé. Les arbres, dont les plus typiques sont des *Syzygium* (Myrtaceae), *Garcinia* (Clusiaceae) et *Schefflera* (Araliaceae) ont des branches souvent très tortueuses et couvertes d'épiphytes. Ces forêts montagnardes descendent occasionnellement à des altitudes plus basses (jusqu'à 1100 m sur le Mont Etinde au Cameroun). Le peuplement ligneux y est relativement peu diversifié et les *Psychotria* n'y sont représentés que par quelques espèces, qui cependant peuvent être très abondantes. Au-dessus de l'étage des forêts montagnardes s'étendent des landes à Ericaceae et/ou des prairies d'altitude. Les *Psychotria* n'y sont présents que de manière très occasionnelle et ne dépassent pas 3300 m d'altitude.

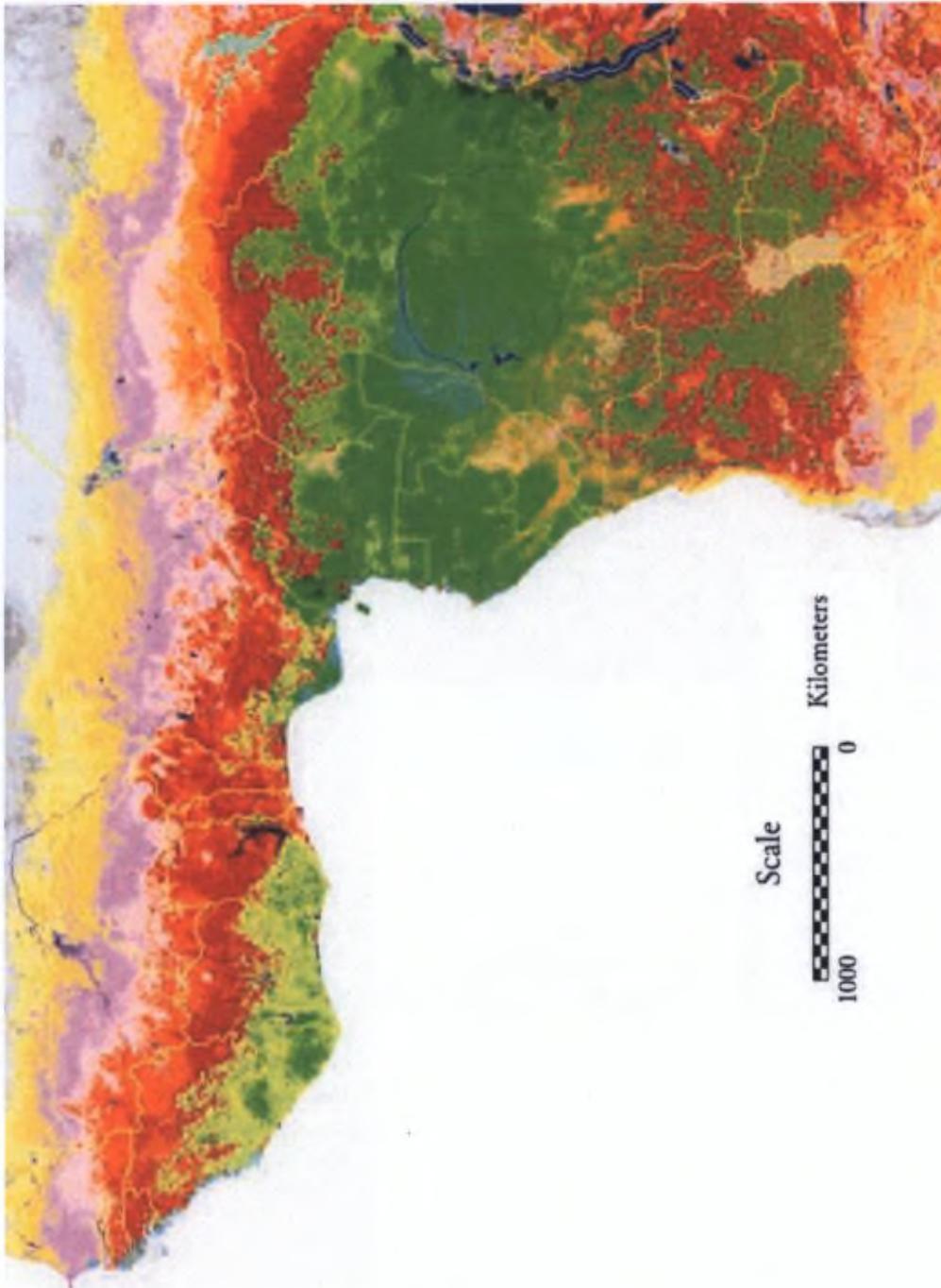


Fig. 10. Carte du couvert végétal de l'Afrique occidentale et centrale. Les forêts matures apparaissent en vert foncé ; les zones forestières dégradées en vert clair ; les savanes arborées en rouge et orangé. Modifié d'après Mayaux et al. (2004 : Fig. 2). © Journal of Biogeography.

1.3. Historique de la classification du genre *Psychotria*

1.3.1. Description originale du genre

Le genre *Psychotria* fut décrit par Linné (1759: 929), avec pour seule espèce *Psychotria asiatica* L. Linné confondait en fait sous ce nom deux espèces différentes, l'une originaire d'Asie et à laquelle doit être réservé le nom de *P. asiatica* (Petit 1964: 9-13 ; Davis et al. 2001), l'autre provenant de la Jamaïque et qui doit désormais s'appeler *P. brownii* Spreng. Le nom de genre *Psychotria* est conservé contre *Psychotrophum* P.Browne, nom antérieur de Browne (1756: 160).

Plusieurs autres genres, décrits ultérieurement, sont aujourd'hui considérés comme synonyme de *Psychotria*. Deux d'entre eux doivent particulièrement retenir notre attention, car certaines espèces africaines y ont été longtemps classées: *Grumilea* Gaertn. décrit à l'origine pour une espèce du Sri Lanka (Gärtner 1788: 138) et *Cephaelis* Sw., créé par Swartz (1788 : 45) pour un groupe d'espèces américaines caractérisées par leurs inflorescences en capitules involuclés.

On doit également signaler le genre *Chassalia* Comm. ex Poir., décrit par Poirét (1817) et qui a souvent été considéré comme synonyme de *Psychotria*, mais est aujourd'hui reconnu comme genre distinct.

1.3.2. Historique de l'étude des espèces africaines

Première période: 1806-1876

L'exploration botanique de l'Afrique ayant été plus tardive que celle des autres continents, c'est seulement au début du XIXe siècle que Salisbury (1806) décrit la première espèce africaine de *Psychotria*. En raison de ses inflorescences en capitules, il la rattacha au genre *Cephaelis*, sous le nom de *C. peduncularis* Salisb. [= *Psychotria peduncularis* (Salisb.) Steyerl.]. Une seconde espèce, *Cephaelis bidentata*, synonyme de la précédente, fut publiée par Roemer & Schultes (1819).

Delile (1826) décrit le *Psychotria nubica* Del. du Soudan; il fut le premier à utiliser ce nom de genre pour une espèce africaine, mais il le fit probablement à tort, car la description (nous n'avons pas pu retrouver le matériel type) suggère que l'espèce n'est pas un véritable *Psychotria*.

Schumacher (1827) publia six espèces de *Psychotria* provenant de l'actuel Ghana; toutes, sauf une, sont aujourd'hui classées dans d'autres genres.

De Candolle (1830) décrit la première espèce africaine de *Grumilea*, *G. psychotrioides* DC. [= *Psychotria psychotrioides* (DC.) Roberty]. Don (1834) décrit deux espèces africaines de *Cephaelis*, et Bentham (in Hooker 1849) trois espèces de *Psychotria*.

Hooker (1869) créa le genre *Camptopus* Hook.f. pour une espèce d'Afrique centrale (*C. mannii* Hook.f.). Ce genre, séparé de *Cephaelis* principalement par ses ovaires à 3-4 loges, fut abandonné peu après par son auteur (Bentham & Hooker 1873: 128) et placé en synonymie de *Cephaelis*.

Deuxième période : 1877-1962

Hiern (1877a) révisa la famille des Rubiaceae pour la Flora of Tropical Africa ; il est ainsi le premier monographe des *Psychotria* africains. Il reconnut dans le genre 61 espèces, la plupart nouvelles, qu'il classa en cinq sections : *Tetramerae*, *Paniculatae*, *Confertiflorae*, *Bracteatae* et *Chasalia*, différant entre elles par des caractères tels que la longueur du tube de la corolle, le développement des bractées, le nombre de parts florales et la structure (ramifiée ou non) de l'inflorescence. Hiern traita *Grumilea* (9 espèces) et *Cephaelis* (10 espèces) comme genres distincts de *Psychotria*, le premier par ses graines à endosperme ruminé, le second d'après ses inflorescences en capitules involuclés. Il accepta en revanche la synonymie de *Camptopus* avec *Cephaelis*, établie par Bentham & Hooker (1873).

Les auteurs de la fin du XIXe siècle et du début du XXe siècle adoptèrent généralement dans ses grandes lignes la classification de Hiern, mais en utilisant souvent le nom de genre *Uragoga* Baill. au lieu de *Cephaelis* (Schumann 1897, 1899, 1903; Schumann & Krause 1907; Krause 1912, 1920; Hutchinson & Dalziel 1931). Certains reconnaissaient également *Chassalia* (Schumann 1897, 1899, 1903, Krause 1920, Hutchinson & Dalziel 1931) et plus rarement *Camptopus* (Krause 1920, De Wildeman 1932) comme genres distincts. En outre, deux nouveaux genres apparentés furent créés: *Peripeplus* Pierre (1898) du Gabon, avec pour unique espèce *P. klaineanus* Pierre; et *Megalopus* K.Schum. de Tanzanie (Schumann 1900), séparé d'*Uragoga* par la courbure du tube de la corolle. Ce dernier genre fut rattaché à *Camptopus* par Krause (1920b).

Durant la période 1880-1923, de nombreuses espèces africaines furent décrites dans les genres *Psychotria*, *Grumilea*, *Uragoga* et *Cephaelis* (Oliver 1887; Scott-Elliott 1894; Schumann in Henriques 1892; Schumann 1895, 1899, 1903; Hiern 1898; De Wildeman & Durand 1900; De Wildeman 1905-1907, 1907-1908; Moore 1906, 1907, 1910, 1913; Schumann & Krause 1907; Krause 1912, 1920a; Wernham in Rendle et al. 1913; Wernham 1914, 1917). Aucun travail d'ensemble, cependant, ne fut consacré au groupe, jusqu'à De Wildeman (1924) qui publia un synopsis des espèces africaines de *Psychotria* comprenant la description de nombreuses nouveautés, sans modifier la classification de Hiern. Un autre traitement important fut celui de Hutchinson & Dalziel (1931) dans la *Flora of West Tropical Africa*. Bremekamp (1933) publia également un bref synopsis des espèces de *Psychotria* à nodules bactériens. Enfin, De Wildeman (1936) publia un essai de classification des *Uragoga*, concernant principalement les espèces du bassin du Congo.

Schnell (1950, 1953, 1957, 1960) s'intéressa particulièrement aux *Psychotria* et *Cephaelis* ouest-africains. Il constata l'affinité de ces derniers avec certains *Psychotria* (groupe de *P. vogeliana*) et leur différence avec les *Cephaelis* américains. Il émit donc l'hypothèse d'une évolution parallèle ayant conduit, de manière indépendante, à l'apparition d'inflorescences en capitules involuclés dans ces deux groupes (Schnell 1960).

Troisième période: 1963-2013

La dernière révision, et la plus importante, des espèces africaines de *Psychotria* est celle de Petit (1964, 1966), qui constitue aujourd'hui la base de nos connaissances sur ce groupe. Etudiant tout d'abord la

délimitation du genre, Petit conclut à la synonymie de *Grumilea* avec *Psychotria* : le caractère entier ou ruminé de l'endosperme montre en effet tous les intermédiaires possibles. Il rattacha également à *Psychotria* les espèces africaines de *Cephaelis* (y compris *Camptopus* et *Megalopus*) sur la base des arguments déjà développés par Schnell (1960). En revanche, en se basant notamment sur le mode d'ouverture des noyaux, il sépara de *Psychotria* les genres *Chazalia* (sic), *Geophila*, *Peripeplus*, ainsi qu'un genre nouveau, *Chazaliella*, publié ultérieurement par Verdcourt (1975).

Petit reconnut 161 espèces africaines de *Psychotria*, classées en deux sous-genres, subg. *Psychotria* et subg. *Tetramerae* (Hiern) E.M.A.Petit, ce dernier caractérisé par la présence de nodules bactériens dans les feuilles. Il divisa le sous-genre *Psychotria* en six sections: *Flaviflorae*, *Holostipulatae*, *Paniculatae*, *Bracteatae*, *Confertiflorae* et *Involucratae*. Cette dernière section (regroupant les espèces africaines anciennement classées sous *Cephaelis*) n'était toutefois ni formellement décrite, ni traitée dans sa révision: elle ne fut valablement publiée que bien plus tard (Verdcourt 1975).

La seconde édition de la Flora of West Tropical Africa (Hepper 1963), publiée juste avant la révision de Petit, n'incorporait qu'une partie de ses changements: *Grumilea* y fut rattaché à *Psychotria*, mais *Cephaelis* maintenu comme genre distinct. Le traitement du genre *Psychotria* dans cet ouvrage comporte de nombreuses erreurs, alors que celui des autres genres de Rubiaceae est généralement satisfaisant.

Les auteurs ultérieurs (Verdcourt 1975, 1976c, 1989; Hawthorne & Jongkind 2006) ont adopté la classification de Petit, avec l'addition du genre *Hymenocoleus* Robbr. (Robbrecht 1976) séparé de *Geophila*. Le genre *Psychotria* a fait l'objet de traitements régionaux pour l'Afrique de l'Est (Verdcourt 1976c), la région zambésienne (Verdcourt 1989) et les îles de Sao Tomé et Príncipe (Alves et al. 2005). En Afrique occidentale et centrale, aucun travail d'ensemble ne lui a été consacré depuis les années 1960. Plusieurs espèces ont cependant été décrites par Adam (1973), Hall (1980a), Cheek & Bridson (2002), Cheek & Csiba (2002), Cheek & Sonké (2005), Cheek et al. (2008, 2009) et Jongkind & Lachenaud (2006).

Les récentes études de phylogénie moléculaire (Nepokroeff et al. 1997, Andersson 2002b) ont largement confirmé les délimitations génériques de Petit, mais remettent partiellement en cause la classification infragénérique. Il en sera question plus en détail dans le Chapitre 4.

Chapitre 2

Morphologie des *Psychotria* d'Afrique occidentale et centrale

2.1. Introduction

Nous décrivons dans ce chapitre la morphologie des *Psychotria* d'Afrique occidentale et centrale. Cette description est fondée presque entièrement sur nos observations de terrain et notre étude des spécimens d'herbier (y compris les notes de terrain des récolteurs). Si nous avons bien évidemment tenu compte de la littérature antérieure (notamment Petit 1964, 1966 ; Verdcourt 1976c, 1989), nous avons pris soin de vérifier par nous-même les données qui s'y trouvaient et, sauf mention contraire, tous les caractères signalés ont été effectivement observés par nous.

Nous décrivons successivement le port général de la plante, les parties végétatives (rameaux, feuilles et stipules), les inflorescences, les fleurs et les fruits. Enfin, nous présentons les principales différences avec les genres voisins.

La terminologie des auteurs précédents, notamment Petit (1964, 1966) a été respectée dans la mesure du possible. Les pourcentages indiqués, par exemple concernant la couleur des fleurs et des fruits, ont été calculés sans tenir compte des espèces chez lesquelles le caractère n'est pas connu.

Les espèces est-africaines, et celles de Sao Tomé et Príncipe, sont morphologiquement semblables à celles rencontrées dans notre région d'étude. Nos descriptions, en dehors des pourcentages, sont donc largement valables pour l'ensemble de l'Afrique. En revanche, elles ne s'appliquent pas nécessairement aux *Psychotria* des autres continents, dont certains sont d'ailleurs de position générique controversée.



Fig. 11. Différents types de port dans le genre Psychotria. A, *P. elephantina*, arbuste dressé peu ramifié. B, *P. bifaria* subsp. *bifaria* var. *bifaria*, arbuste dressé très ramifié. C, *P. brandneriana*, herbe rampante. D, *P. venosa*, arbre de 5-10 m. E, *P. rubescens*, arbrisseau monocaule collecteur d'humus à feuilles en rosette (vue d'en haut). F, *P. campoensis*, arbrisseau monocaule collecteur d'humus. G, *P. foliosa*, arbrisseau monocaule collecteur d'humus. H, *P. pumila* var. *pumila*, sous-arbrisseau à rhizomes souterrains. I, *P. oblanceolata*, sous-arbrisseau rhizomateux, photo montrant le rhizome souterrain déterré. Photos: O. Lachenaud (A-C, E-G), S. Dessein (D), B. Wursten (H), T. Stévert (I).

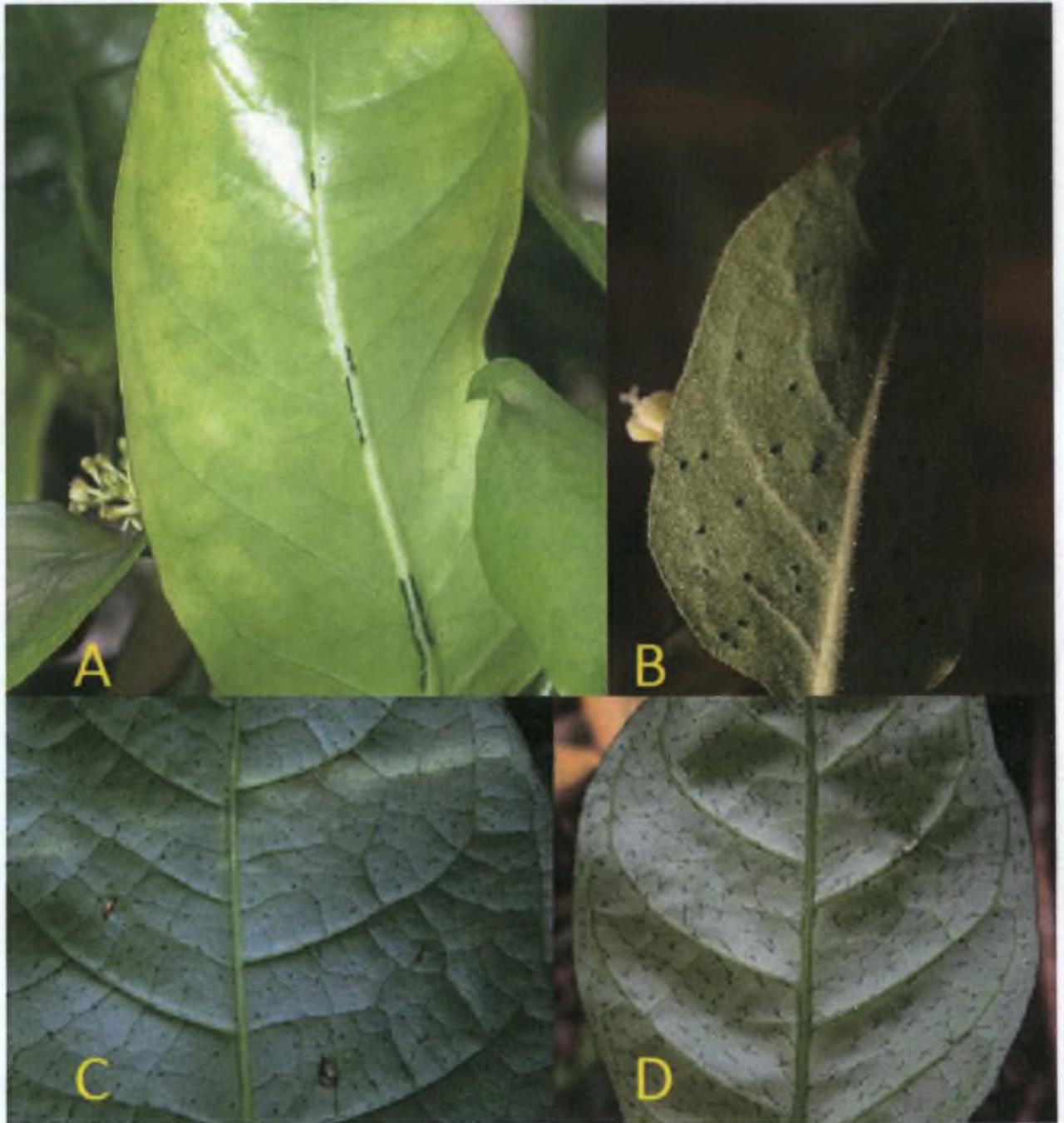


Fig. 12. Nodules bactériens foliaires dans le genre *Psychotria*. A, *P. calva*, nodules linéaires le long de la nervure médiane. B, *P. punctata*, nodules ronds dispersés dans le limbe. C, *P. njumei*, nodules ronds dispersés dans le limbe. D, *P. asterogramma*, nodules +/- étoilés dispersés dans le limbe. Photos : F. van Caekenberghe (A), B. Würsten (B), O. Lachenaud (C, D).

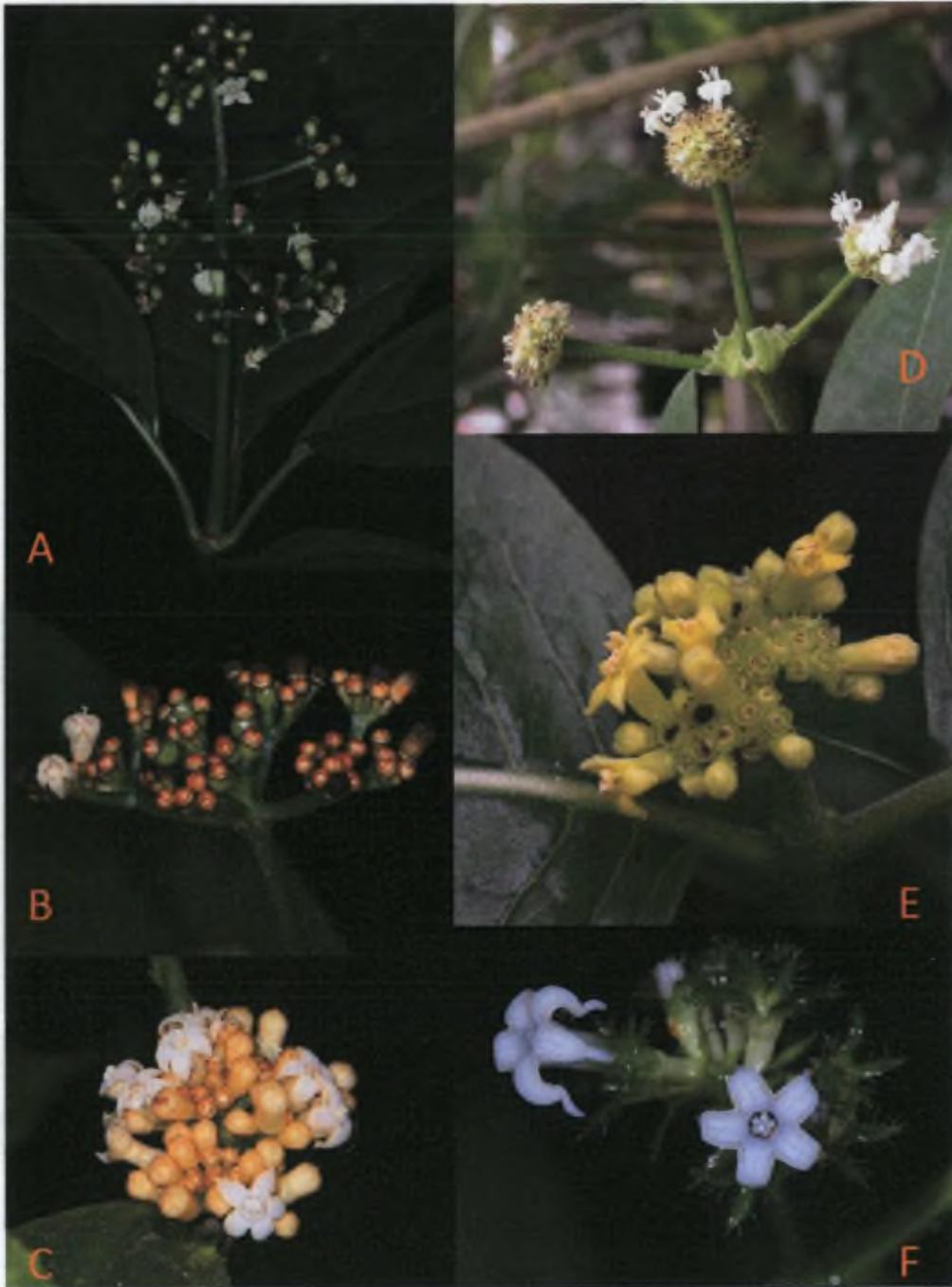


Fig. 13. Fleurs et inflorescences de *Psychotria*. A, *P. taedoungii*, panicle lâche. B, *P. fernandopoensis*, panicle, noter les boutons floraux bruns. C, *P. lehmbachii*, panicle condensée. D, *P. peduncularis*, panicle de trois glomérules avec bractées développées au noeud inférieur. E, *P. eminiana*, panicle condensée. F, *P. ebensis*, détail des fleurs, noter les appendices terminaux des pétales. Photos : S. Dessein (A, B, F), F. van Caekenberghe (D, E), O. Lachenaud (C).

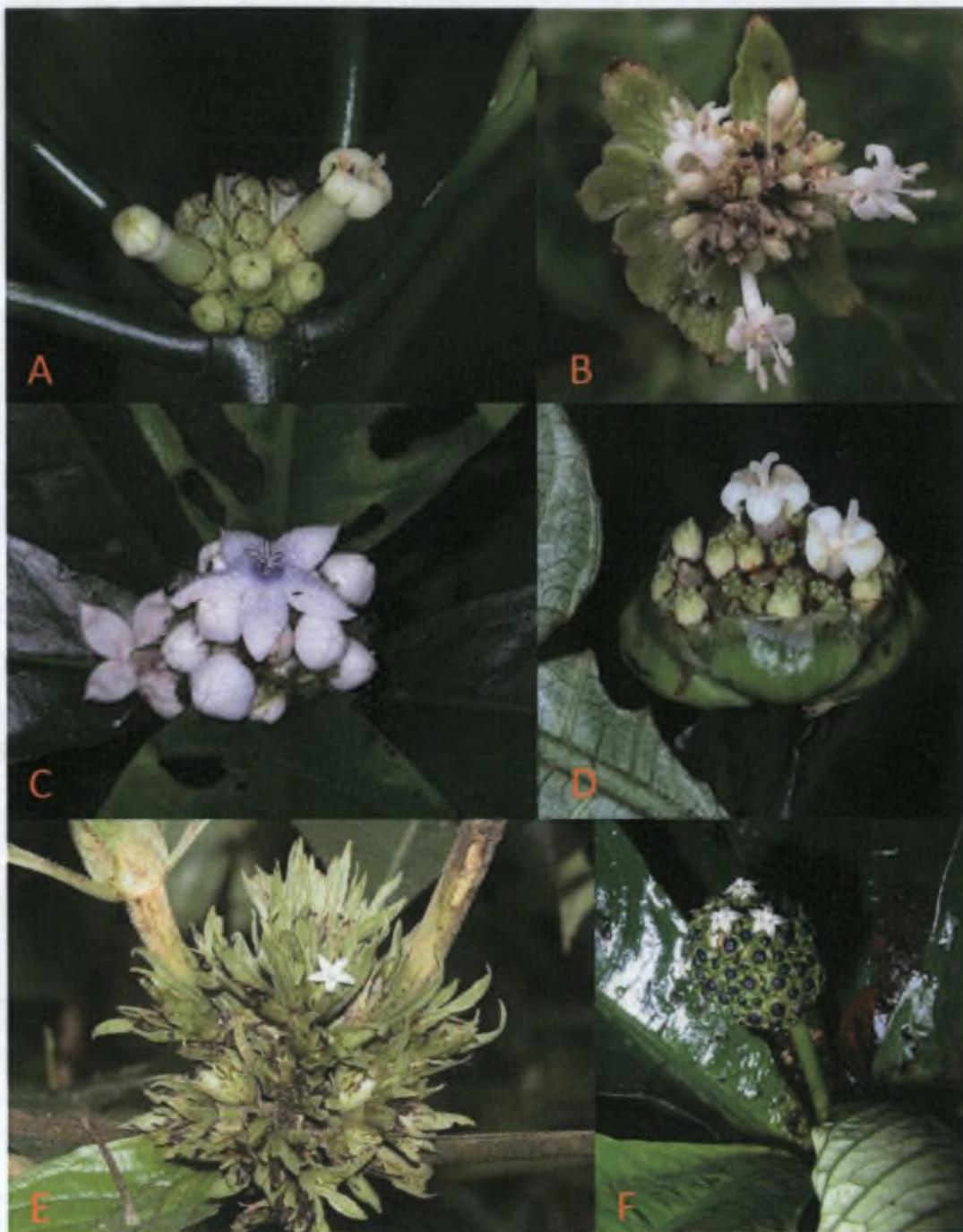


Fig. 14. Fleurs et inflorescences de *Psychotria*. A, *P. psychotrioides*, glomérule. B, *P. bidentata*, capitule à une seule paire de bractées libres. C, *P. globosa*, glomérule; noter les boutons floraux renflés. D, *P. hypsophila*, capitule à 2 paires de bractées libres alternées. E, *P. bracteosa*, inflorescence pseudo-capitée à nombreuses bractées imbriquées. F, *P. kupensis*, glomérule. Photos : S. Dessein (A, D), O. Lachenaud (C, F), F. van Caekenberghe (B) & J.-P. vande Weghe (E).

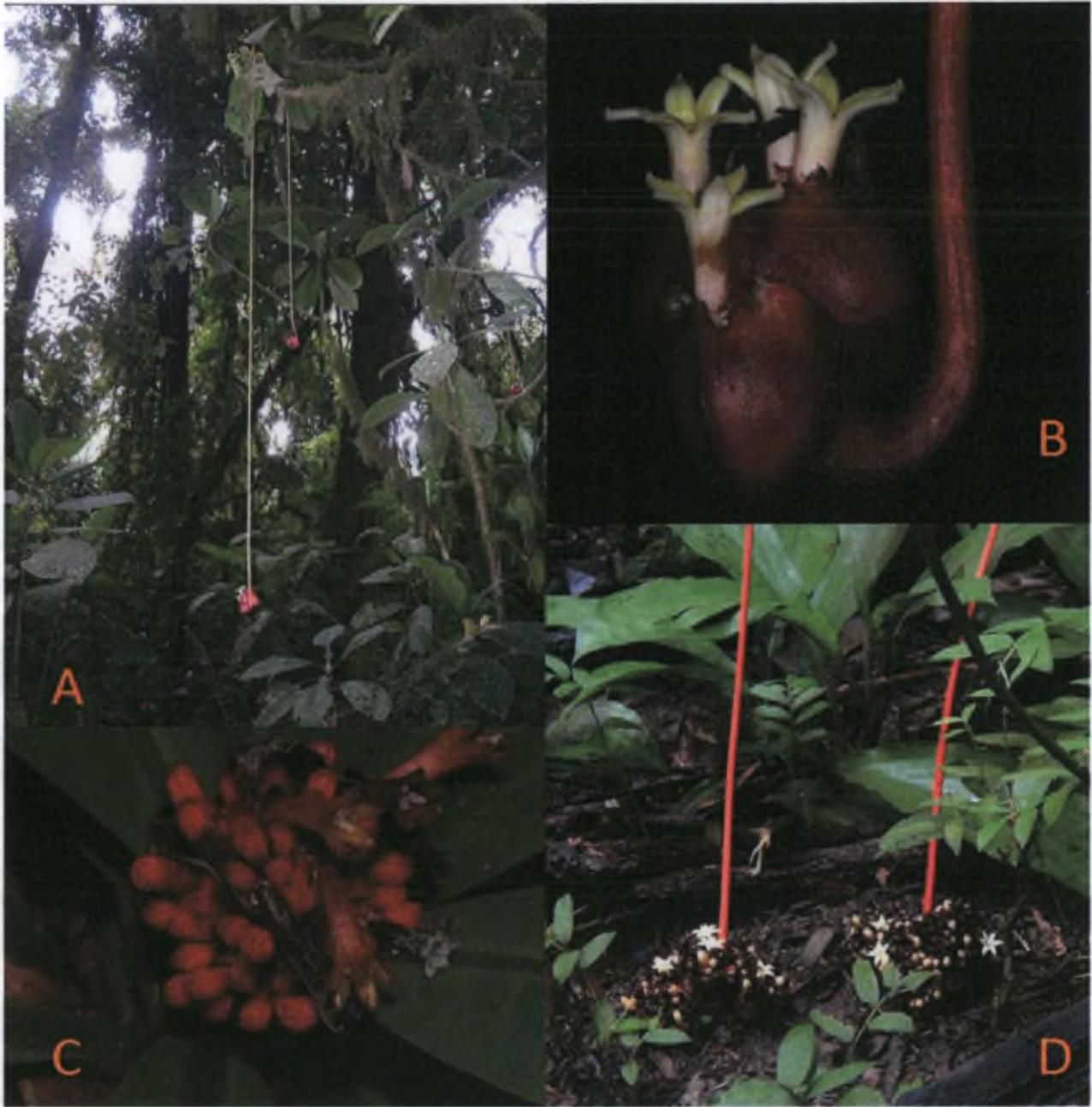


Fig. 15. Fleurs et inflorescences de *Psychotria*. A & B, *P. camptopus*, noter le très long pédoncule pendant. C, *P. rubriflora*, inflorescences sessiles et dressées. D, *P. densinervia*, inflorescences reposant sur le sol. Photos : O. Lachenaud (A), S. Dessein (B), D.J. Harris (C), X. van der Burgt (D).



Fig. 16. Fruits de *Psychotria*. A, *P. punctata*, fruits mûrs. B, *P. varians*, fruits mûrs. C, *P. geophylax*, fruits mûrs. D, *P. sonkeana*, jeunes fruits. E, *P. stenostegia* subsp. *stenostegia*, fruits mûrs. F, *P. thonneri*, fruits mûrs. G, *P. biaurita*, fruits mûrs entourés par une paire de bractées soudées; noter les pédicelles blancs charnus. H, *P. sp. nov.* (Dessein et al. 2585), jeunes fruits, noter les côtes longitudinales saillantes. Photos : F. van Caekenberghe (A), O. Lachenaud (B, C, F), V. Droissart (D), J.-P. vande Weghe (E), C. Jongkind (G), S. Dessein (H).



Fig. 17. Papillons visitant les fleurs de *Psychotria*. A, *P. hypsophila*, fleurs visitées par un *Geometridae* (rivière Ivindo près Makokou, Gabon, photo S. Dessein). B, *P. spathacea*, fleurs visitées par *Acraea niobe*, *Acraeidae* (Sao Tomé, photo T. Stévant).

2.2. Port

Le genre *Psychotria* montre une variabilité de port exceptionnelle (Fig. 11), depuis les petites espèces rampantes et herbacées comme *P. brandneriana*, jusqu'aux arbres de 20 m et plus comme *P. dermatophylla* et *P. gillettii*. Cependant, la grande majorité des espèces sont des arbustes, d'une hauteur comprise entre 0,5 et 5 m. Dans notre région d'étude, 67% des espèces sont toujours arbustives, 17% sont tantôt arbustives tantôt suffrutescentes, 11% sont toujours suffrutescentes ou rampantes, 3% arborescentes et 2% lianescentes. Deux espèces (*P. kwewonii* et *P. hirsutissima*) ont un port tantôt arbustif tantôt lianescent.

Il n'existe pas de *Psychotria* épiphytes en Afrique (ni à notre connaissance ailleurs, les espèces américaines montrant ce port étant maintenant classées dans le genre *Notopleura*). On connaît cependant au moins un cas exceptionnel d'épiphytisme chez une espèce terrestre (*P. cyanopharynx*).

Les arbustes ramifiés - La plupart des espèces africaines entrent dans cette catégorie. La ramification est sympodiale (l'axe émettant des rejets latéraux suite à la floraison du bourgeon apical) et généralement pseudo-dichotomique. Les rameaux sont habituellement obliques ou dressés, au moins vers le sommet (très rarement horizontaux: *P. sitae*), ce qui donne à la plante une silhouette en cône renversé ou en dôme (Fig.11 A-B).

Le modèle architectural de Leeuwenberg (Hallé & Oldeman 1970) semble le plus fréquent chez les espèces arbustives de *Psychotria*, attesté notamment chez *P. subobliqua* (Hallé 2004: 121). Le modèle de Koriba est signalé par Hallé (2004: 121) chez une espèce indéterminée du Congo. Il n'est pas exclu que les modèles de Prévost et Scarrone soient également représentés.

Les arbustes monocaules - Certaines espèces présentent une tige unique, qui est en réalité d'origine sympodiale, formée par une succession de relais latéraux émis suite à chaque floraison terminale. Cette architecture correspond au modèle de Chamberlain (Hallé & Oldeman 1970).

On rencontre surtout dans cette catégorie des arbustes collecteurs d'humus, qui ont un port caractéristique qualifié de "tore en gerbe surélevée" (Blanc 2002 : 209): la tige porte à son sommet une rosette de grandes feuilles spatulées dressées en entonnoir (Fig. 11 E-G), qui retiennent par leur base les débris organiques tombant de la canopée. Les nutriments, résultant de la décomposition de ces débris, sont absorbés par des racines adventives qui se forment sur la tige. Cette adaptation remarquable est discutée en détail dans le Chapitre 3.

La distinction entre arbustes monocaules et ramifiés n'est pas toujours nette: des espèces ordinairement ramifiées sont parfois monocaules (*P. mannii*) et des espèces ordinairement monocaules (*P. anthocleistifolia*, *P. yapoensis*) peuvent, rarement, émettre des ramifications à la suite d'un traumatisme.

Les espèces rampantes - Elles sont assez peu nombreuses en Afrique (*P. abouabouensis*, *P. brandneriana*, *P. humilis*, *P. kitsonii*, *P. manganotii*...). Ce sont des plantes basses (moins de 30 cm de haut), herbacées ou faiblement ligneuses. Leurs tiges feuillées sont rampantes à la base, plus ou moins ascendantes au sommet (Fig. 11C). Leur architecture correspond au modèle de Bell (Hallé 2004: 16).

Les suffrutex rhizomateux - Ce sont des plantes basses (en général moins de 50 cm de hauteur), à rhizomes serpentant juste en-dessous du sol et donnant naissance à des tiges aériennes dressées, généralement non ramifiées (Fig. 11 H-I). Elle diffèrent de la catégorie précédente par le fait qu'il que la partie rampante est entièrement souterraine, défeuillée et bien distincte des axes aériens. Leur architecture correspond également au modèle de Bell.

Ce port, peu habituel chez les Angiospermes, est assez fréquent dans le genre *Psychotria*. On le rencontre chez des espèces de sous-bois comme *P. clausa*, *P. fimbriatifolia*, *P. globosa*, *P. hexamera*, *P. ituriensis*, *P. nodiflora*, *P. nzabii*, ou de savane comme *P. plantaginoidea* (dont les tiges aériennes sont réduites à une rosette) et *P. spithamea*.

Il arrive souvent qu'une même espèce présente des formes dressées et suffrutescentes. Chez les espèces forestières, cela est souvent dû au fait que les tiges tombées à terre s'enracinent et produisent des rejets. On observe ce phénomène chez *P. letouzeyi*, *P. nigropunctata*, etc... Chez les espèces de savane, le port suffrutescent constitue une adaptation aux feux, qui détruisent les tiges aériennes. Une même espèce présentera donc un port suffrutescent dans les savanes fréquemment brûlées, et dressé en conditions abritées (*P. eminiana*, *P. punctata*...)

Les espèces arborescentes - Quelques espèces (*P. articulata*, *P. dermatophylla*, *P. gillettii*, *P. guineensis*, *P. succulenta*, *P. venosa*) ont un port arborescent. Elles peuvent atteindre jusqu'à 27 m de hauteur (signalé par un collecteur chez *P. gillettii*) mais seuls les individus les plus âgés dépassent 10 m. Leur architecture, du moins chez *P. dermatophylla*, correspondrait au modèle de Scarrone (*de Foresta 1887*).

Contrairement aux espèces arbustives, qui poussent habituellement en sous-bois, les espèces arborescentes sont toujours héliophiles. On les rencontre sur les lisières, le long des rives ensoleillées, ou dans certaines forêts basses de montagne.

Les lianes volubiles - Les espèces lianescentes sont peu nombreuses en Afrique (*P. brassii*, *P. ealaensis*, *P. evrardiana*, *P. obovatifolia*, *P. walikalensis*). Ce sont des lianes ligneuses de quelques mètres de haut, à tiges légèrement volubiles. Les *Psychotria* lianescents d'Asie et d'Océanie, qui appartiennent à un groupe différent, ont une architecture plus spécialisée, leurs tiges principales grimpant sur les troncs au moyen de racines-crampons.

2.3. Appareil végétatif

2.3.1. Rameaux

Les rameaux varient de glabres à densément pubescents, et de 1 à 10 mm d'épaisseur. Ils sont le plus souvent lisses, parfois marqués de deux côtes longitudinales. Les rameaux peuvent être pleins ou creux ; ce caractère est souvent variable chez une même espèce et n'a donc qu'une faible valeur systématique.

Les rameaux des *Psychotria* restent en général assez longtemps herbacés ; quelques espèces (*P. albicaulis*, *P. brieyi*, *P. bakossiensis*, *P. copeensis*, *P. wieringae*) sont remarquables par leurs rameaux tôt ligneux et couverts d'une écorce claire (celle-ci étant parfois cachée par les poils à l'état jeune).

2.3.2. Feuilles

Les feuilles des *Psychotria* sont stipulées, opposées et entières, comme c'est presque toujours le cas chez les Rubiaceae. La forme du limbe est assez variable (Fig. 18) et plus encore ses dimensions : les valeurs extrêmes sont de 2 sur 0,2 cm (*P. tenuissima*) à 62 sur 27 cm (*P. densinervia*), la moyenne étant comprise entre 10 et 20 cm. La taille du pétiole est aussi très variable, de 0 à 14 cm. Ces dimensions ont une certaine valeur systématique mais peuvent varier fortement chez une même espèce.

La majorité des *Psychotria* (82% des espèces dans notre région d'étude) ont les feuilles elliptiques à légèrement obovées. Les feuilles oblancéolées (10% des espèces) sont moins fréquentes et très généralement associées à un port collecteur d'humus ; elles ont généralement des pétioles courts. Certaines espèces (8%) ont les feuilles tantôt oblancéolées et tantôt elliptiques. Les formes ovées ou lancéolées sont plus rares et s'observent surtout comme variantes chez des espèces à feuilles ordinairement elliptiques.

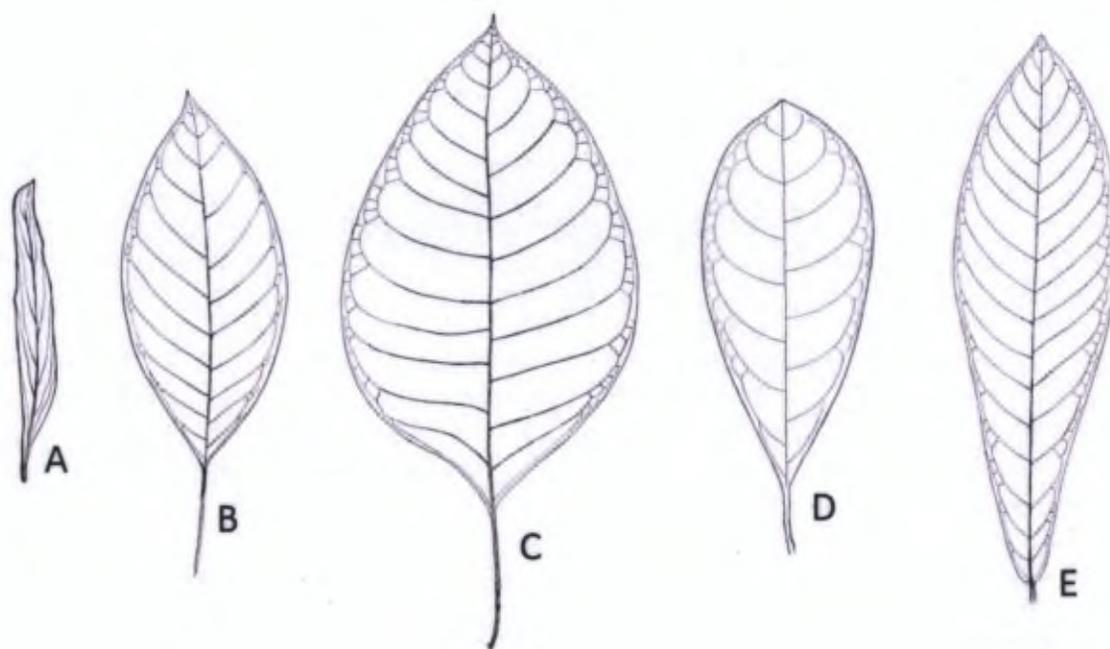


Fig. 18. Principales formes de feuilles. A, feuille lancéolée (largeur maximale vers le milieu, rapport longueur/largeur entre 3 et 10). B, feuille elliptique (largeur maximale vers le milieu, rapport L/l entre 1,5 et 3). C, feuille ovée (largeur maximale en-dessous du milieu, rapport L/l entre 1,5 et 3). D, feuille obovée (largeur maximale au-dessus du milieu, rapport L/l entre 1,5 et 3). E, feuille oblancéolée (largeur maximale au-dessus du milieu, rapport L/l supérieur à 3). Dessins : S. Ohanian (A), A. Fernandez (B-C & E), O. Lachenaud (D).

La consistance du limbe est variable, parfois très mince comme chez *P. manni*, parfois très épaisse et coriace comme chez *P. sycophylla*. Dans le groupe de *P. globosa*, les feuilles sont légèrement crassulescentes et gonflées d'eau à l'état frais, mais deviennent souvent très minces à sec ; on doit donc utiliser ce caractère avec précaution. Il en va de même pour la couleur des feuilles à sec : ce caractère, souvent utilisé par Petit (1964), est effectivement très utile dans certains cas (par ex. *P. laxithyrsa*, *P. arborea* et *P. piolampra*, dont les feuilles restent toujours d'un vert vif), mais chez d'autres espèces il est très variable (*P. calceata*, *P. laurentii*...) et peut dépendre du mode de séchage.

Les feuilles varient de glabres à densément velues sur les deux faces, avec tous les intermédiaires possibles. Les poils, lorsqu'ils sont présents, sont généralement translucides à l'état frais, mais deviennent fréquemment roux à sec. Dans notre région d'étude, 68% des espèces ont les feuilles glabres ou presque (le dessous des nervures étant parfois courtement pubescent), 11% ont les feuilles pubescentes au moins sur le dessous du limbe, et chez 21% d'entre elles ce caractère est variable. La variation est parfois extrême, comme chez *P. avakubiensis*, *P. clausa*, *P. degreefii*, *P. ebensis*, *P. hedraeocephala*, *P. nimbana*, *P. punctata*... où l'on observe à la fois des formes glabres et des formes très velues ; il serait intéressant d'étudier si d'éventuels facteurs écologiques favorisent ce polymorphisme, que l'on observe à la fois chez des espèces savanicoles (*P. punctata*) et forestières.

La nervation des feuilles offre des caractères importants et souvent négligés, qui sont particulièrement utiles pour l'identification des spécimens incomplets. Ils concernent notamment le relief de la nervure médiane à la face supérieure du limbe (la face inférieure est toujours saillante), le nombre de nervures latérales (3 à 37) et leur orientation (étalées à très ascendantes), ainsi que l'apparence et la densité du réseau de nervilles. Les nervures ont parfois une couleur rosée ou brun rougeâtre à la face inférieure (chez *P. anthocleistifolia*, *P. ealaensis*, et les espèces du groupe de *P. camptopus*).

Certains *Psychotria* présentent aux aisselles des nervures, à la face inférieure, de petites fossettes (ou parfois des touffes de poils) appelées **domaties**, qui servent probablement d'abri pour des acariens. Dans notre région, ces domaties s'observent chez 10% des espèces, bien que dans certains cas (*P. articulata*, *P. brassii*, *P. chalconeura*, *P. dermatophylla*...) leur présence ne soit pas constante. On les rencontre principalement chez les espèces lianescentes ou arborescentes de lisière ; elles sont rares chez les arbustes de sous-bois (*P. bilineata*, *P. breteleri*, *P. catetensis*).

Chez 24% des espèces africaines, les feuilles montrent à la face inférieure des **nodules bactériens** se présentant sous forme de taches sombres, soit dispersées dans le limbe (Fig. 12 B-D), soit, plus rarement, limitées aux abords de la nervure médiane (Fig. 12A) et dans ce dernier cas souvent peu visibles en herbier. Ces nodules abritent des bactéries symbiotiques dont il sera question plus en détail dans le Chapitre 3. Leur forme, leur disposition, et leur densité constituent des critères différentiels importants entre les espèces. Ils sont le plus souvent ronds (Fig. 12 B-C), mais peuvent être linéaires (Fig. 12A) ou lobés, plus ou moins en forme d'étoile (Fig. 12D) avec tous les intermédiaires possibles. On observe parfois différentes formes chez une même espèce, comme *P. heterosticta* ou *P. letouzeyi*.

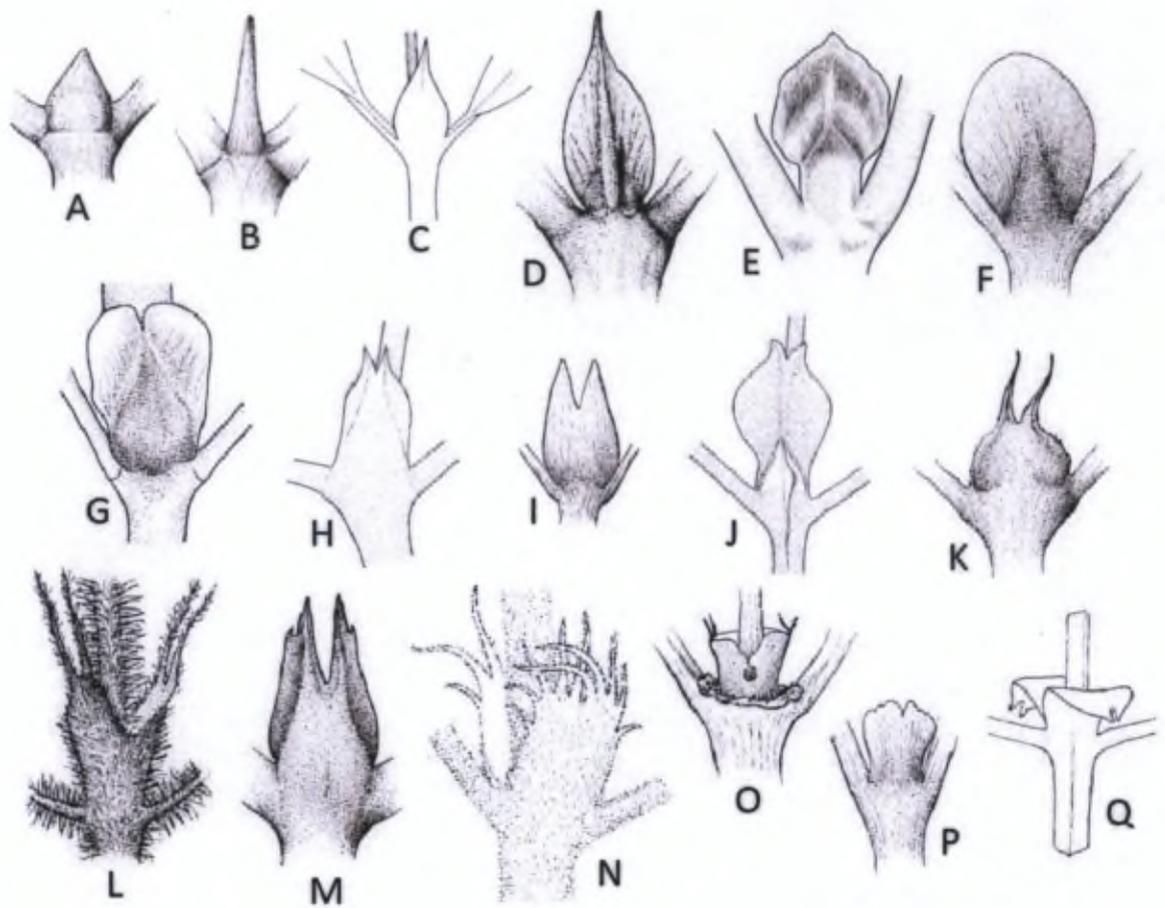


Fig. 19. Stipules de *Psychotria*, vues de dos (sauf L et O de profil). A, *P. cheekii*, stipules triangulaires aiguës. B, *P. acutigemma*, stipules triangulaires formant un bourgeon étroitement conique. C, *P. desseinii* subsp. *desseinii*, stipules triangulaires acuminées. D, *P. taedoungii*, stipules ovées à carène dorsale. E, *P. psychotrioides*, stipules en as de pique, à base épaissie dans le bourgeon. F, *P. camptopus*, stipules obovées. G, *P. succulenta*, stipules échancrées à lobes arrondis. H, *P. ealaensis*, stipules échancrées à lobes aigus. I, *P. voorhoevei*, stipules bifides. J, *P. stenostegia*, stipules bifides à carène basale. K, *P. subpunctata*, stipules bicuspidées à partie basale triangulaire et lobes linéaires. L, *P. hirsutissima*, stipules bifides et soudées en tube à la base. M, *P. alatipes*, stipules bifides avec une dent latérale sur chaque lobe. N, *P. konguensis*, stipules multifides. O, *P. nubisylvae*, stipules courtement bicuspidées et formant une gaine à la base du pédoncule (noter la présence de deux noeuds très rapprochés, l'inférieur ayant persus ses stipules, le supérieur dépourvu de feuilles). P, *P. calceata*, stipules très courtement et irrégulièrement fimbriées. Q, *P. nereii*, stipules gibbeuses et recourbées, courtement échancrées au sommet. Dessins : A, Fernandez (A-B, D, F, I, K, L-M, O-P), O. Lachenaud (C, H, J, N, Q), K. Cotteleer (E, G). Les stipules ne sont pas toutes représentées à la même échelle.

2.3.3. Stipules

Les stipules sont de forme extrêmement variable (Fig. 19) et offrent des caractères très utiles pour l'identification des espèces ; malheureusement, elles ne sont pas toujours visibles en herbier. En effet, elles sont habituellement caduques, parfois dès l'ouverture du bourgeon. Elles se détachent par la base et laissent en tombant une cicatrice annulaire, souvent bordée d'une frange de poils. Quelques espèces seulement (*P. albicaulis*, *P. degreefii*, *P. magnistipula*, *P. nereii*, *P. sitae*) ont des stipules assez longtemps persistantes ; chez *P. sitae* ces stipules deviennent rapidement liégeuses et prennent une couleur beige blanchâtre typique, caractère exceptionnel chez les *Psychotria* et qui rappelle plutôt les genres voisins *Chassalia* et *Chazaliella*.

Les stipules sont interpétiolaires, généralement libres et opposées par deux (94% des espèces) ou plus rarement soudées en tube à la base (6%). Le plus souvent de couleur verte, elles sont cependant brun foncé chez *P. nubisylvae*, rouge vineux dans le groupe de *P. camptopus*, et fréquemment grises ou bleutées dans le groupe de *P. hypsophila*.

Le sommet des stipules est entier chez 22% de nos espèces, bifide ou échancré (rarement multifide) chez 68%, variable chez 10%. Certaines espèces montrent des stipules entières ou bifides sur un même rameau (*P. bilineata*) et l'on ne peut donc donner à ce caractère l'importance primordiale que lui accordait Petit (1964) dans sa classification infragénérique.

Les stipules entières sont le plus souvent de forme triangulaire, avec le sommet aigu ou acuminé (Fig. 19 A-C) ; ce type est répandu principalement chez les espèces sans nodules et à bractées réduites. Chez trois espèces (*P. acutigemma*, *P. ingentifolia*, *P. leeuwenbergiana*) les stipules forment d'abord un bourgeon étroitement conique (Fig. 19B) puis prennent au cours de leur développement une forme plus largement triangulaire. Les formes ovées ou obovées sont plus rares (Fig. 19 D-F).

Les stipules bifides ont des lobes généralement aigus (Fig. 19 H-K) ou rarement arrondis chez *P. dermatophylla*, *P. pachycalyx* et *P. succulenta* (Fig. 19G). L'échancrure peut être courte (Fig. 19 G-H) ou profonde (Fig. 19K). Les stipules bicuspidées, à lobes étroits et nettement distincts de la partie basale ± triangulaire (Fig. 19K) sont particulièrement répandues chez les espèces à nodules. Dans les groupes de *P. hypsophila* et *P. vogeliana* (17% des espèces), les stipules sont munies vers la base d'une carène dorsale, généralement bien visible (Fig. 19J), parfois discrète (*P. klainei*, *P. yaoundensis*). Ce caractère, qui avait frappé Salisbury (1806) chez *P. peduncularis*, a été négligé par les auteurs ultérieurs ; ainsi Petit (1964) n'en fait pas mention et ne l'utilise pas dans ses clés.

Les stipules soudées en tube et terminées par 4 lobes (2 de chaque côté, Fig. 19L) s'observent chez 6% des espèces. La hauteur de la soudure est variable (courte chez *P. janssensii* ou *P. gracilicornis*, très développée chez *P. manganotii*) de même que la forme du tube, qui est parfois renflé en sac chez *P. hedraeocephala*. Les espèces à stipules soudées ne sont pas toutes apparentées entre elles : le caractère est apparu au moins quatre fois dans le genre. Il est souvent corrélé à un port bas, des feuilles très velues, et des lobes du calice bien développés.

Les stipules multifides, divisées en plus de 2 segments étroits (Fig. 19N) sont habituelles chez *P. konguensis*, *P. anthocleistifolia* et *P. longicalyx*, fréquentes chez *P. tchoutoi*, exceptionnelles chez d'autres espèces (*P. mannii* et *P. avakubiensis*, qui ont normalement les stipules bifides).

Les espèces du groupe de *P. calceata* sont caractérisées par un polymorphisme original dans la forme des stipules. Celles des noeuds végétatifs (visibles uniquement sur les bourgeons) sont en général fimbriées, c'est-à-dire très courtement et irrégulièrement dentées (Fig. 19P). Les stipules des noeuds florifères, à sommet variablement bicuspidé ou fimbrié, sont \pm jointives par leurs bords (sans être soudées) et forment une gaine à la base du pédoncule ; le noeud correspondant est souvent dépourvu de feuilles (Fig. 19O).

Trois espèces sont remarquables par leurs stipules gibbeuses et recourbées vers l'extérieur (Fig. 19Q) : *P. magnistipula*, *P. nereii*, et *P. cyanopharynx*. Chez ce dernier les stipules servent d'abris pour les fourmis.

Chez quelques espèces (*P. bakossiensis*, *P. psychotrioides*, *P. torrenticola*) les stipules des noeuds florifères sont \pm élargies et entourent les inflorescences à l'état jeune ; on peut de ce fait les confondre avec des bractées.

2.4. Inflorescences et bractées

Les inflorescences des *Psychotria* sont fondamentalement terminales, mais sont souvent rejetées latéralement par la croissance sympodiale du rameau, particulièrement à la fructification (Fig. 16B). Parmi les espèces africaines, seul fait exception *P. nodiflora*, à inflorescences axillaires et généralement opposées par deux.

Ces inflorescences sont très variables dans leur structure. Le type le plus fréquent est une inflorescence ramifiée en grappe de cymes. Le nom exact pour cette catégorie d'inflorescence est **thyrs**, mais nous préférons utiliser celui de **panicule** qui est d'un emploi plus courant dans la littérature francophone (par ex. Petit 1964, 1966). Ces panicules sont très variables (Fig. 13) par leurs dimensions, leur forme d'ensemble (hémisphérique ou pyramidale), ainsi que par la disposition des ramifications (opposées ou verticillées, caractère souvent variable chez une même espèce). Dans certains cas, les ramifications ultimes de l'inflorescence sont condensées en glomérules (Fig. 13D) ou en ombelles.

Les inflorescences en panicules ont des bractées généralement très réduites, voire pratiquement invisibles. Cependant, elles sont bien développées (de forme lancéolée à largement ovale) chez les espèces du groupe de *P. vogeliana*, ainsi que chez *P. ebensis*, *P. radicefera*, *P. brassii* et *P. hirsutissima*.

Les inflorescences non ramifiées et dépourvues de bractées apparentes sont dites en **glomérules** (Fig. 14 A,C,F) si les fleurs sont sessiles, ou en **ombelles** si celles-ci sont pédicellées (Fig. 16B). Il n'existe pas de limite nette entre ces deux types, car des pédicelles invisibles à la floraison peuvent fréquemment s'allonger à la fructification.

Un autre type très particulier d'inflorescence est celle en **capitule involucre** (Figs. 14 B,D & 16 G) qui est entourée de larges bractées, les fleurs étant insérées sur un réceptacle central. Les bractées sont souvent

caduques en fruits et l'inflorescence devient alors une ombelle (Fig. 16 F). L'ensemble des bractées constitue l'**involucre** dont la forme et la structure varie selon les espèces:

- involucre d'une seule pièce à bractées soudées : *P. biaurita* (Fig. 16G), *P. abouabouensis*, *P. guerzeensis*, *P. rubriceps*.
- involucre à une seule paire de bractées, libres et profondément dentées : *P. bidentata* (Fig. 14B)
- involucre à 2 paires (voire plus) de bractées libres et entières : cas le plus fréquent, observé chez *P. clausa*, *P. mangenotii*, et chez toutes les espèces du groupe de *P. hypsophila* (Fig. 14D).

Dans notre région d'étude, 56% des espèces ont les inflorescences toujours en panicules, 16% toujours en glomérules ou en ombelles, et 14% ont des capitules involuclés. Les espèces ayant les inflorescences tantôt en panicules et tantôt en glomérules ne sont pas rares (12%). Il existe aussi quelques cas atypiques : par exemple, *P. bracteosa* (Fig. 14E), *P. micheliae* et *P. yapoensis* et ont des inflorescences pseudo-capituliformes, à ramifications courtes et généralement cachées par les bractées. Chez *P. ombrophila* ces ramifications sont même tout à fait invisibles à la floraison et n'apparaissent qu'en fruits.

Les espèces du groupe de *P. camptopus* sont remarquables par leur **flagelliflorie**: les inflorescences sont portées sur de très longs pédoncules rouges pendants, atteignant plusieurs mètres. Chez *P. camptopus* (Fig. 15 A-B) ou *P. flagelliflora*, les inflorescences restent suspendues en l'air, alors que chez *P. densinervia* (Fig. 15 D) elles reposent à terre, le pédoncule arrivant jusqu'au sol. La fonction de ces pédoncules reste très mystérieuse (attraction des pollinisateurs? rôle dans la dissémination?) d'autant plus qu'une espèce très voisine, *P. rubriflora* (Fig. 15 C), a les inflorescences sessiles et dressées.

Les axes d'inflorescences, lorsqu'ils existent, peuvent être arrondis (cas le plus fréquent), anguleux, ou même largement ailés. Ce caractère, malgré sa variation chez certaines espèces, est souvent utile : citons notamment *P. foliosa* et *P. tetragonopus* à pédoncule carré, et les espèces du groupe de *P. humilis* à pédoncule triangulaire.

Les inflorescences varient de glabres à densément velues, mais sont le plus souvent courtement pubérulentes. Ce caractère, constant chez la plupart des espèces, est très utile mais doit être observé avec une forte loupe : les poils peuvent être extrêmement courts.

La position des inflorescences (dressées, étalées ou pendantes) est également un caractère intéressant, mais qui n'est généralement pas observable en herbier ; on doit donc en prendre note sur le terrain. Elle peut d'autre part varier de manière considérable chez une même espèce, soit en fonction du stade de développement (une inflorescence dressée à la floraison devient fréquemment pendante en fruits), soit de manière tout à fait indépendante comme chez *P. hypsophila*, *P. raynalianum*, etc...

2.5. Fleurs

2.5.1. Généralités

Les fleurs des *Psychotria*, comme celles des autres Rubiaceae, ont un périanthe composé de deux verticilles, le calice et la corolle, cette dernière étant gamopétale et actinomorphe (rarement avec une légère courbure basale dans le groupe de *P. camptopus*).

Le nombre de parts florales est typiquement de 4 à 6, le plus souvent 5; des fleurs de type 3 ou 7 sont très exceptionnelles. Ce nombre varie fréquemment chez une même espèce, ce qui empêche d'accorder une grande importance à ce caractère.

L'ovaire est infère, cas habituel dans la famille. Certains auteurs considèrent la paroi d'un ovaire infère comme faisant partie du calice, mais nous avons suivi l'usage généralement en vigueur chez les rubiologues (notamment Petit 1964) en réservant le terme "calice" à la partie située au-dessus de l'ovaire.

Les fleurs sont normalement hermaphrodites ; un cas inhabituel de dioécie a été signalé chez l'espèce asiatique *P. rubra* (Watanabe et al. 2013).

2.5.2. Calice, ovaire et disque

Le **calice** est de forme très variable (Figs. 14-17) et généralement de couleur verte à blanchâtre, plus rarement beige (*P. geophylax*), rougeâtre (groupe de *P. camptopus*) ou parfois gris bleuté dans le groupe de *P. hypsophila*. Il peut être glabre à densément hirsute.

Chez la plupart des espèces (67%) le calice est courtement cupuliforme, de taille inférieure à 2 mm, à marge tronquée ou à peine dentée, toujours nettement plus court que la corolle. 24% des espèces ont un calice à lobes bien développés, de forme variable (Fig. 13 F, 16 C-D), généralement plus longs que le tube ou à peine plus courts, atteignant jusqu'à 7 mm chez *P. longicalyx*. Beaucoup plus rares sont les calices longuement tubuleux (Fig. 14A) ou plats et étalés en soucoupe (*P. laticalyx*, *P. orbicalyx*).

Le calice est souvent persistant sur le fruit, et ses caractères sont donc très utiles pour l'identification des espèces. Cependant, il peut être endommagé à la longue.

L'**ovaire** est divisé en 2 loges (3-4 dans le groupe de *P. camptopus*) comportant chacune un seul ovule dressé. Il n'offre, par ailleurs, guère de caractères distinctifs.

L'ovaire est surmonté d'un **disque** nectarifère qui entoure le style à sa base. Ce disque, toujours glabre, est de forme cylindrique, hémisphérique ou conique. Il est généralement court (< 1 mm), sauf chez *P. rhynchodiscus* où il est remarquablement développé en bec atteignant 2 mm. Le disque est parfois échancré (particulièrement chez *P. guineensis*) ou marqué de deux fentes au sommet. Sa forme n'est pas toujours facile à observer en herbier, en raison de sa taille réduite et des déformations dues au séchage. Il est donc difficile de l'employer comme caractère distinctif, sauf dans quelques cas particuliers.

2.5.3. Corolle

La corolle est constituée d'une partie basale en tube, et de (3-)4-6(7) lobes qui sont étalés ou réfléchis à maturité. Elle est le plus souvent (83% des espèces) de couleur blanche ou blanc verdâtre, mais presque toutes les couleurs de l'arc-en-ciel sont représentées (Fig. 13-45) :

- fleurs bleu pâle chez *P. biaurita*, *P. bracteosa*, *P. janssensii*, *P. micheliae*, *P. yapoensis*. Chez *P. ebensis* (Fig. 13F) et *P. radicefera*, la couleur varie du blanc au bleu.
- fleurs jaunes chez *P. eminiiana* (Fig. 13E), parfois aussi chez *P. bagshawei* et *P. catetensis*
- fleurs orangées (voire rouges) à l'extérieur, blanches à l'intérieur chez *P. lehmbachii* (Fig. 13C), *P. aurantiiflora*, *P. arborea*, *P. piolampra*, *P. gabonica* et plusieurs espèces voisines.
- fleurs à face externe vert foncé à brunâtre et face interne blanc verdâtre chez *P. dorotheae*, *P. kupensis* (Fig. 14F), *P. limba*, *P. sycophylla*, etc...
- fleurs blanches ou rouges à l'extérieur, jaunes à l'intérieur dans le groupe de *P. camptopus* (Fig. 15).

Le tube de la corolle est généralement d'une longueur comprise entre 1 et 10 mm, rarement jusqu'à 30 mm (*P. biaurita*, *P. micheliae*, *P. yapoensis*). Sa forme varie de cylindrique à largement évasée ; dans ce dernier cas le tube est toujours court (< 5 mm).

Les lobes sont étalés ou réfléchis à maturité, longs de 0,6 à 7 mm, plus courts que le tube ou le dépassant à peine, de forme triangulaire à elliptique, aigus et souvent plus ou moins épaissis au sommet. Ils sont parfois **corniculés**, c'est-à-dire portant au sommet un prolongement dorsal en forme de corne, particulièrement visible sur le bouton floral (Fig. 14D). Ce caractère s'observe chez 13% des espèces, appartenant presque toutes aux groupes de *P. hypsophila* et *P. vogeliana*. Plus rarement, les lobes sont **mucronés** à la face interne, portant un appendice linéaire replié vers l'intérieur dans le bouton (Fig. 13F). Ce caractère se rencontre dans deux groupes non apparentés : d'une part *P. ebensis*, *P. janssensii* et *P. radicefera*, d'autre part *P. satabiei* et *P. raynaliorum*. Chez d'autres espèces on observe parfois un court mucron.

Les boutons floraux sont généralement de forme cylindrique, ou légèrement renflés vers le sommet. Chez quelques espèces (*P. brassii* et groupe de *P. globosa*), ils sont fortement dilatés en tête anguleuse (Fig. 14C).

La face externe de la corolle est glabre à diversement pubescente. Elle est parfois couverte de papilles denses qui lui donnent à sec une couleur grisâtre à brun clair ; ce caractère s'observe chez les espèces lianescentes et chez une partie des espèces arborescentes (*P. articulata*, *P. gilletii*, *P. guineensis*, *P. venosa*).

Chez la quasi-totalité des espèces africaines, l'intérieur du tube de la corolle montre, au moins vers l'insertion des étamines, des poils de densité variable, blancs ou plus rarement bleus (*P. cyanopharynx*, *P. globosa*, *P. janssensii*). Ces poils sont le plus souvent cachés à l'intérieur du tube, mais chez quelques espèces (*P. brassii*, *P. cyanopharynx*, *P. globosa*, *P. vaginalis*) ils dépassent nettement la gorge, voire

s'étendent sur la face interne des lobes (Fig. 14C). Quelques espèces ont la corolle glabre à l'intérieur, caractère toujours associé à un tube largement évasé. La glabréité est constante chez *P. basicordata*, *P. chalconeura* subsp. *chalconeura*, *P. lebrunii* et *P. pendulothyrsa*. Chez *P. breteleri*, *P. bukaensis*, *P. chalconeura* subsp. *duboisii* et *P. ingentifolia*, il existe des individus à corolle glabre intérieurement et d'autre à corolle munie d'un anneau de poils, variation qui ne semble pas liée à l'hétérostylie.

2.5.4. Etamines et style

Les étamines sont en nombre égal à celui des lobes de la corolle, et sont insérées sur le tube entre le tiers inférieur et juste en-dessous du sommet. Les anthères sont à 2 loges qui s'ouvrent chacune par une fente longitudinale. Le style est divisé, parfois courtement, en deux stigmates (3-4 dans le groupe de *P. camptopus*). Ces stigmates sont souvent papilleux, caractère cependant difficile à observer sur le matériel d'herbier.

Les fleurs des *Psychotria* sont presque toujours **hétérostyles**, c'est-à-dire qu'il existe deux, voire trois types de fleurs se rencontrant sur des pieds séparés, et différant par la position des étamines et du style. L'hétérostylie est recensée chez différentes familles de plantes, mais elle est particulièrement fréquente chez les Rubiaceae (Bir Bahadur 1968) et le genre *Psychotria* est celui qui comporte le plus d'espèces hétérostyles.

On distingue deux types principaux d'hétérostylie : la distylie et la tristylie. Cette dernière, caractérisée par la présence de trois hauteurs différentes de style et de deux cycles d'étamines, n'est pas signalée chez les Rubiaceae. La distylie montre de nombreuses variantes qui n'ont pas toutes été clairement distinguées dans la littérature. Nous en avons observé pas moins de six chez les espèces africaines de *Psychotria*, et sommes donc amené à en proposer une nouvelle nomenclature:

- **Distylie complète** (Fig. 20A) : cas habituel caractérisé par la présence de deux types de fleurs, les fleurs **brévistyles** à style inclus et étamines exsertes, et les fleurs **longistyles** à étamines incluses et style exsert. La position réciproque des organes favorise la pollinisation croisée. Cette situation, de très loin la plus fréquente chez les espèces africaines de *Psychotria*, correspond à la "complete heterostyly" de Verdcourt (1958 : 227).
- **Distylie semi-réciproque** (Fig. 20B) : cas similaire au précédent, mais dans lequel les étamines des fleurs brévistyles sont entièrement ou en grande partie incluses dans le tube. On observe cette situation chez *P. brieyi*, *P. ebensis*, *P. laxithyrsa*, *P. radicifera* et *P. rambouensis*. La limite avec le cas précédent n'est pas toujours tranchée, ainsi chez *P. psychotrioides* on observe une assez grande variation dans la position des anthères des fleurs brévistyles.
- **Distylie non réciproque** (Fig. 20C) : ici c'est essentiellement la position du style qui varie entre les deux formes. Les étamines sont toujours exsertes, celles des fleurs brévistyles étant parfois un peu plus petites ou à filets un peu plus courts. Ce type d'hétérostylie est toujours associé à un tube de la corolle court et largement évasé. On le rencontre chez les espèces africaines *P. basicordata*, *P. breteleri*, *P. bukaensis* et *P. leeuwenbergiana*, toutes

probablement apparentées entre elles, et aussi chez l'espèce asiatique *P. rubra*. Ce dernier a des fleurs fonctionnellement dioïques, la forme longistyle ne produisant pas de pollen (Watanabe et al. 2013). Chez *P. breteleri* en revanche, il y a clairement production de pollen dans les fleurs longistyles (Sonké & Beina 3292, BR).

- **Crypto-distylie** (Fig. 20D) : les étamines et le style sont toujours inclus mais insérés à des niveaux différents. Cette situation est rare chez les *Psychotria* africains, où on l'observe seulement chez deux espèces non apparentées : *P. ituriensis* et *P. letouzeyi*. Elle est par contre fréquente dans le genre voisin *Chassalia*.
- **Distylie complète avec forme mixte** (Fig. 20E) : diffère du type habituel par la présence d'une troisième forme à style et étamines tous deux exserts. Ce cas est signalé uniquement chez *P. cyanopharynx* (Petit 1964, obs. pers.). Il ne s'agit pas de tristylie au sens strict, car la longueur du style ne paraît pas différer entre les formes longistyle et mixte (obs. pers.). Le terme de "médistyle" employé par Petit (1964) pour désigner cette dernière nous semble donc inapproprié.
- **Distylie avec forme intermédiaire** (Fig. 20F) : diffère du type habituel par la présence d'une troisième forme à style inclus et anthères affleurant à la gorge, que l'on pourrait qualifier de "semi-brévistyle". On observe cette situation chez *P. hedraeocephala* et *P. oblanceolata*, deux espèces très voisines.

Chez les espèces hétérostyles, les différentes formes peuvent être très inégalement fréquentes (ainsi chez *P. lauracea*, nous avons compté dans le matériel de BR 16 échantillons brévistyles pour seulement 4 longistyles, soit une proportion de 4 à 1). Il peut même arriver que certaines populations soient monomorphes, comme on l'a signalé chez l'espèce sud-américaine *P. carthagenensis* (Consolaro et al. 2011). Les espèces trimorphes seraient particulièrement intéressantes à étudier de ce point de vue. Chez *P. cyanopharynx*, la forme mixte semble fréquente et assez répandue dans l'aire de l'espèce, d'après un examen des échantillons d'herbiers. Chez *P. oblanceolata*, les formes brévistyle, longistyle et intermédiaire ont toutes les trois été observées dans les Monts de Cristal (Gabon) et les deux dernières au moins coexistent dans une même localité (Stévant et al. 3568, BRLU).

Pour ces raisons, il est très difficile de prouver qu'une espèce de *Psychotria* n'est pas hétérostyle. Nous avons cependant de fortes présomptions concernant *P. kupensis* et *P. taedoungii*, dont nous n'avons observé sur le terrain que des individus longistyles (une quinzaine et une dizaine respectivement), et concernant *P. darwiniana* dont, à l'inverse, les 7 échantillons florifères connus sont tous brévistyles.

Chez certaines espèces à nodules, notamment *P. solfiana*, les fleurs brévistyles ont les étamines toutes tournées du même côté de la corolle: l'androcée est donc zygomorphe par torsion des filets. Ce caractère est malheureusement difficile à observer en herbier.

L'hétérostylie est parfois associée à des différences dans la taille des fleurs et dans l'ornementation du pollen (Baker 1956). Chez les *Psychotria* africains, la taille des fleurs ne paraît guère différer entre formes longistyles et brévistyles ; il se pourrait qu'en moyenne ces dernières soient un peu plus grandes, mais seule une étude statistique sur du matériel frais permettrait de le démontrer.

Le pollen des *Psychotria* ne paraît pas non plus différer significativement entre formes brévistyles et longistyles pour ce qui concerne l'ornementation (Johansson 1992 : 27), ce qui n'exclut pas d'éventuelles différences de taille. Les espèces africaines étudiées jusqu'à présent ont des grains 3-4(-5-)colpés, correspondant aux types XV, XVI et XIX de Johansson (1992).

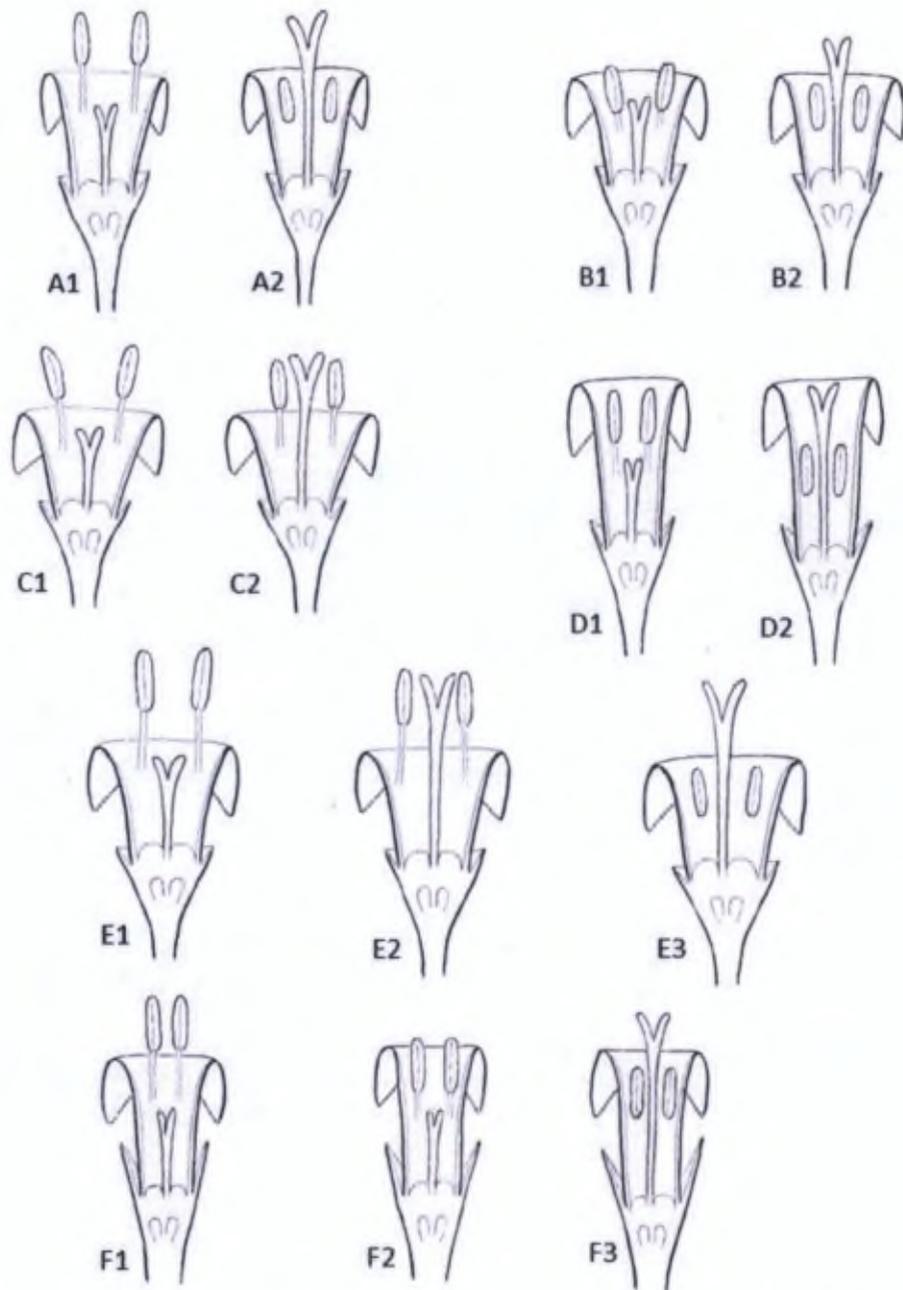


Fig. 20. Différents types d'hétérostylie chez les espèces africaines de *Psychotria*. A, distylie complète (1, forme brévistyle ; 2, forme longistyle). B, distylie semi-réciproque (1, forme brévistyle ; 2, forme longistyle). C, distylie non réciproque (1, forme brévistyle ; 2, forme longistyle). D, crypto-distylie (1, forme brévistyle ; 2, forme longistyle). E, distylie complète avec forme mixte (1, forme brévistyle ; 2, forme mixte ; 3, forme longistyle). F, distylie avec forme intermédiaire (1, forme brévistyle ; 2, forme intermédiaire ; 3, forme longistyle). Dessin de l'auteur.

2.6. Fruits

Les fruits des *Psychotria* sont des **drupes** (fruits charnus à noyaux), de taille comprise entre 3 et 20 mm, de couleur et de forme variable (Fig. 16). Ils peuvent être ellipsoïdes à ovoïdes (53% des espèces), globuleux (13%), ou plus larges que hauts et souvent légèrement bilobés (14%). Leur forme peut varier chez une même espèce, ainsi 16% des espèces ont les fruits tantôt ellipsoïdes et tantôt globuleux.

La majorité des espèces (82%) ont les fruits rouges, ou quelquefois orangés, à maturité. Les autres couleurs de fruit (bleu, blanc ou noir) sont toujours liées, chez les espèces africaines, à la présence de bractées bien développées. Les fruits immatures sont généralement d'un vert foncé uni ; chez quelques espèces (*P. anetoclada*, *P. sitae* subsp. *sitae*, *P. sonkeana*), ils sont remarquablement striés de vert et de blanc (Fig. 16D).

La surface du fruit est presque toujours lisse à l'état frais, quelquefois légèrement ondulée (*P. brassii*, *P. nodiflora*) ou très rarement ornée de dix côtes saillantes chez une espèce camerounaise imparfaitement connue (Fig. 16H). Au séchage, les fruits deviennent généralement côtelés lorsque les noyaux le sont.

Les fruits peuvent être glabres, cas le plus fréquent (86% des espèces), ou nettement velus (8%) ; chez 6% des espèces ce caractère est variable.

Les fruits sont parfois surmontés du calice persistant, dont le tube peut s'accroître durant la maturation (*P. bakossiensis*, *P. kwewonii*, *P. longituba*). Les pédicelles fructifères sont souvent accrescents ; chez les espèces à capitules involuclés, ils deviennent généralement blancs et charnus à maturité (Fig. 16 F-G), ce qui joue probablement un rôle dans l'attraction des disséminateurs. Une espèce, *P. podocarpa*, est remarquable par ses pédicelles fructifères devenant rouge vif, et qui forment un vif contraste avec le fruit noir.

L'exocarpe est généralement mince et mou à maturité, rarement coriace (*P. dewildei*, *P. geophylax*). Le mésocarpe est de consistance et d'épaisseur variable, souvent très aqueux. L'endocarpe, sclérifié, forme la paroi des noyaux.

Les fruits comportent généralement 2 noyaux, plans convexes en section transversale; parfois l'un des deux avorte et celui qui persiste est alors de section +/- circulaire. Les espèces du groupe de *P. camptopus* font exception avec leurs fruits à 3-4 noyaux de section trigone.

L'endocarpe est généralement peu épais et +/- fibreux, dépourvu de fentes de germination, contrairement aux genres voisins *Chassalia* et *Chazaliella*. Fait exception *P. bracteosa* dont les noyaux montrent 5 fentes dorsales partant de la base.

La face dorsale des noyaux (Fig. 21) est lisse chez 48% des espèces, côtelée ou sillonnée chez 46%, variable chez 6%. Les côtes résultent généralement d'une déformation de l'endocarpe qui épouse la forme de la graine ; chez quelques espèces seulement (*P. dorotheae*, *P. pachycalyx*, *P. thonneri*...) elles sont formées par des excroissances dorsales de l'endocarpe. La taille, la forme et l'ornementation des noyaux sont des critères importants pour différencier les espèces.

La face ventrale est plane ou presque (légèrement concave chez *P. latistipula*, *P. reptans* et parfois *P. schweinfurthii*) et munie vers la base d'une petite ouverture raphale.

L'anatomie des graines est un critère très important dans le genre. La Fig. 22 illustre les principaux types de coupe transversale :

- graines entières (Fig. 22 A-C) : 29% des espèces, la plupart appartenant au groupe à nodules bactériens.
- graines à 2 sillons ventraux rapprochés (Fig. 22 D-E) : 16% des espèces, principalement dans les groupes de *P. vogeliana* et *P. hypsophila*, et aussi chez certaines espèces à nodules. Les deux sillons sont parfois très peu visibles, ce qui fait transition avec le type précédent.
- graines à un seul sillon ventral en T ou en Y (Fig. 22 G-J) : cas le plus fréquent (35% des espèces), rencontré surtout chez des espèces sans nodules bactériens et à bractées réduites.
- graines **ruminées**, c'est-à-dire à intrusions nombreuses (et souvent irrégulières) sur les 2 faces (Fig. 22 L-P) : 16% des espèces, dont toutes celles à port arborescent ou lianescent.

Il existe des intermédiaires entre ces types principaux (Fig. 22 F, K, Q). Chez certaines espèces (4%) l'anatomie des graines est variable, parfois assez fortement : ainsi *P. breteleri* et *P. ingentifolia* présentent tantôt un sillon ventral unique ramifié en T, tantôt plusieurs sillons irréguliers.



Fig. 21. Vue dorsale des noyaux de Psychotria. A, *P. fimbriatifolia*, noyau ellipsoïde, lisse (J.Louis 15213). B, *P. articulata*, noyau hémisphérique à surface irrégulière (Stone et al. 3267). C, *P. brieiyi*, noyau ovoïde aigu, lisse (Breteler et al. 9841). D, *P. mannii*, noyau ellipsoïde à 2 côtes très légères visibles seulement vers la base (Dechamps 13181). E, *P. yapoensis*, noyau ellipsoïde à 4 légers sillons dorsaux, certains non visibles car situés sur les côtés (Dekker 13). F, *P. vaginalis*, noyau ovoïde à 4 profonds sillons dorsaux (Carvalho 3451). G, *P. calva* var. *calva*, noyau ellipsoïde à 4 légères côtes dorsales (De Koning 3877). H, *P. peduncularis*, noyau ellipsoïde à 5 côtes saillantes (vanden Berghen 8052). I, *P. dorotheae*, noyau ovoïde à 5 côtes très saillantes formées par des épaisissements de l'endocarpe (Sonké 1060). J, *P. dermatophylla*, noyaux ellipsoïdes à 6 côtes (Breteler et al. 8084). K, *P. ealaensis*, noyaux obovoïdes à ± 7 côtes arrondies partiellement anastomosées (Boyekoli Ebale Congo 311). Chaque graduation de la règle représente 0,5 mm. Photos : Iris van der Beeten.

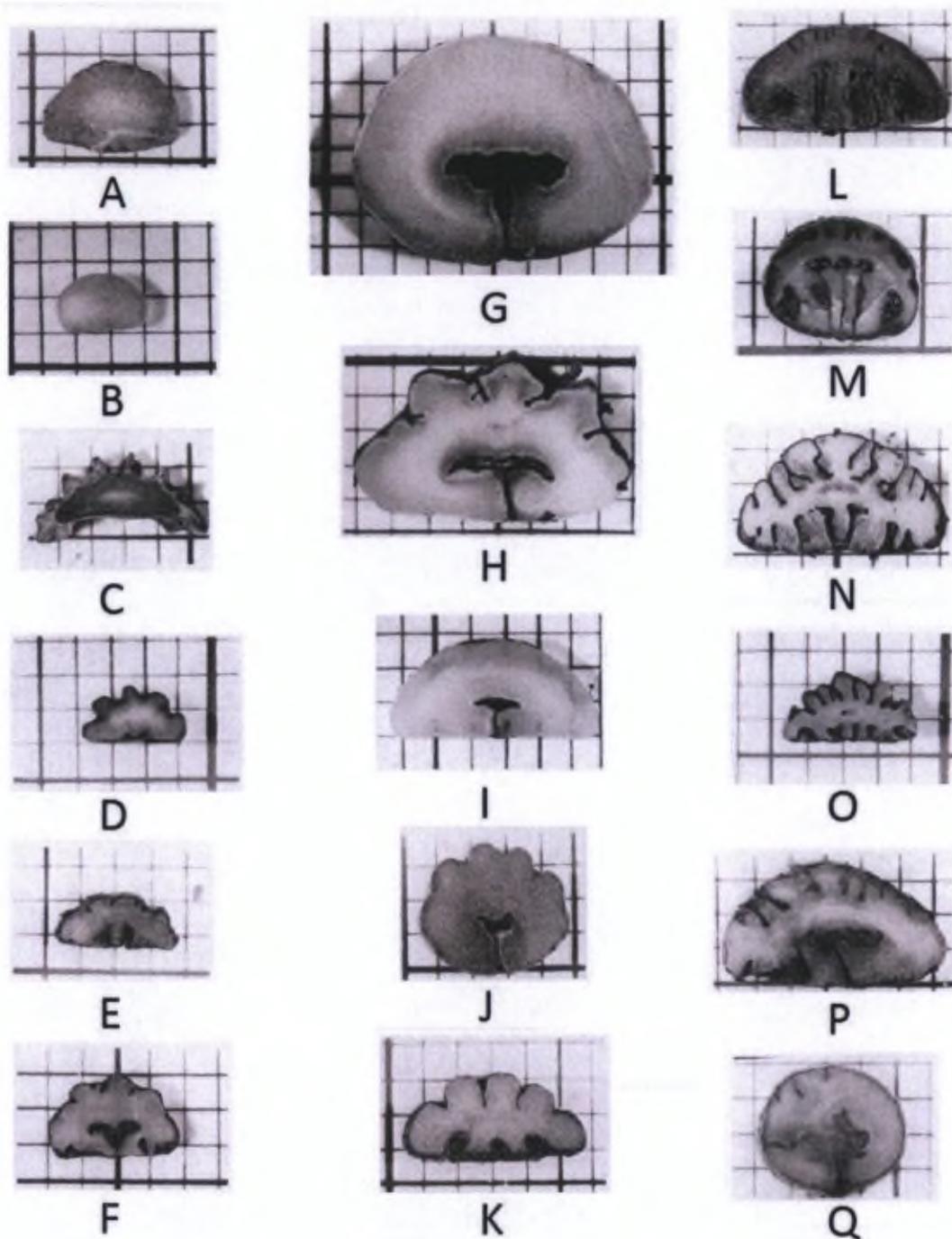


Fig. 22. Coupe transversale des graines. A, *P. lanceifolia*. B, *P. fimbriatifolia*. C, *P. latistipula*. D, *P. vogeliana*. E, *P. cyanopharynx*. F, *P. lauracea*. G, *P. dewildei*. H, *P. dorotheae*. I, *P. auxopoda*. J, *P. ebensis*. K, *P. globosa*. L, *P. cholconeura* subsp. *chalconeura*. M, *P. eminiana*. N, *P. articulata*. O, *P. venosa*. P, *P. psychotrioides*. Q, *P. moninensis* subsp. *butayei*. *Modifié d'après Petit (1964 : photos 1-6).*

2.7. Différences avec les genres voisins

2.7.1. Généralités

Le genre *Psychotria* appartient à la tribu des Psychotrieae, caractérisée par une préfloraison valvaire (les lobes de la corolle ne sont pas recouvrants dans le bouton), des drupes à 2-5 noyaux, des ovules dressés et solitaires dans chaque loge, et des inflorescences généralement terminales. Ce groupe comprend, en Afrique occidentale et centrale, quatre autres genres qui sont souvent confondus avec *Psychotria* : *Chassalia*, *Chazaliella*, *Hymenocoleus* et *Geophila*. La distinction entre ces genres est surtout fondée, depuis les travaux de Petit (1964) sur les caractères des noyaux. Nous donnons ci-dessous une brève présentation de ces genres et de leurs différences avec *Psychotria*.

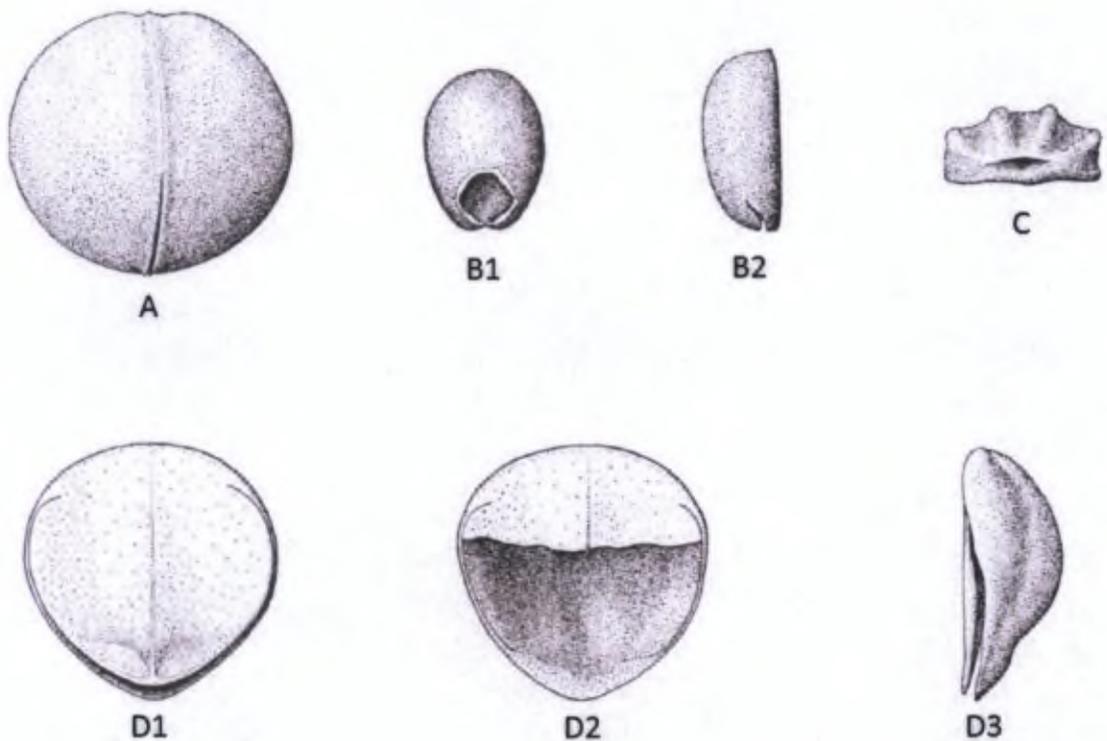


Fig. 23. Ouverture des noyaux chez différents genres de Psychotrieae. A, *Chassalia*, face dorsale. B, *Hymenocoleus*, face dorsale dont une partie est enlevée (B1) ; vue latérale (B2). C, *Geophila*, vue basale. D, *Chazaliella*, noyau s'ouvrant par une fente circulaire basale. C, *Geophila*, noyau vu de la base, s'ouvrant par une courte fente. D, *Chazaliella*, face ventrale (D1), face ventrale dont une partie est enlevée (D2), vue latérale (D3). Modifié d'après Petit (1964). © Jardin Botanique National de Belgique.

2.7.2. *Chassalia* Comm. ex Poir.

Le genre *Chassalia* est répandu dans les régions tropicales de l'Ancien monde ; il compte une trentaine d'espèces (dont un tiers non décrites) en Afrique occidentale et centrale. Il a été fréquemment réuni à *Psychotria* dans le passé (par ex. Hiern 1877 ; De Wildeman 1924) mais est maintenant traité comme genre distinct (Petit 1964 ; Verdcourt 1976c, 1989).

Le genre *Chassalia* diffère de *Psychotria* principalement par ses noyaux qui s'ouvrent par une fente dorsale, partant de la base et arrivant à peu près jusqu'à mi-hauteur (Fig. 23A). Sur les échantillons d'herbier, cette fente est généralement visible à travers la paroi du fruit. Les caractères suivants sont également utiles :

- Les stipules des *Chassalia* sont persistantes et deviennent souvent liégeuses (auquel cas elles peuvent être rapidement endommagées). Celles des *Psychotria* sont caduques, à quelques exceptions près (voir Chapitre 2.3.3).
- Les *Chassalia* ont des fruits bleus ou noirs (exceptionnellement jaune d'or chez l'espèce ouest-africaine *C. hallii* W.D.Hawthorne & Jongkind). Les *Psychotria* ont généralement les fruits rouges ; les espèces à fruits bleus ou noirs diffèrent des *Chassalia* par leurs stipules carénées à la base et leurs inflorescences en capitules involuclés (sauf chez *P. podocarpa*).
- La face ventrale des noyaux de *Chassalia* est généralement concave ou munie d'une ouverture circulaire. Il arrive cependant qu'elle soit plane, par exemple chez *C. pleuroneura* (K.Schum.) O.Lachenaud (Lachenaud & Jongkind 2010).

Les fleurs des *Chassalia* sont généralement hétérostyles, comme celles des *Psychotria*. La courbure du tube de la corolle, souvent utilisée comme caractère dans le passé, n'est pas fiable : beaucoup d'espèces africaines ont un tube droit.

2.7.3. *Chazaliella* E.M.A.Petit & Verdc. (= *Margaritopsis* Sauv.)

Le genre *Chazaliella*, séparé de *Psychotria* par Petit (1964) et validement publié par Verdcourt (1975), compte une trentaine d'espèces africaines, dont un tiers non décrites. Il a été placé par Andersson (2002b) en synonymie du genre américain *Margaritopsis*, ce qui nous paraît correct. Cependant, la plupart des espèces n'ont pas à ce jour été transférées et le nom *Chazaliella* est toujours en usage dans les flores africaines (par ex. Hawthorne & Jongkind 2006).

Les *Chazaliella* diffèrent des *Psychotria* par :

- les noyaux s'ouvrant par deux fentes latérales partant de la base (Fig. 23D)
- les rameaux rapidement couverts d'une écorce liégeuse claire
- les stipules généralement marcescentes

Certains *Psychotria* (*P. albicaulis*, *P. brieiyi*, *P. wieringae*) ressemblent à première vue aux *Chazaliella* par leur écorce claire, mais celle-ci est \pm rugueuse et mate alors que celle des *Chazaliella* est lisse et légèrement brillante, au moins sur les jeunes rameaux (chez certaines espèces, elle devient granuleuse à la longue lorsque la couche externe se détache).

Les stipules des *Chazaliella* sont toujours entières (celles des *Margaritopsis* américains sont parfois bifides). Les inflorescences sont variables, à bractées généralement très réduites. Les fleurs sont petites et normalement hétérostyles, comme celles des *Psychotria*. Les fruits sont rouges ou plus rarement noirs. Les noyaux sont toujours plans à la face ventrale ; contrairement aux indications de Petit (1964 : 23), la face dorsale n'est pas toujours lisse. Les graines sont entières ou à sillon ventral en T.

2.7.4. *Hymenocoleus* Robbr.

Le genre *Hymenocoleus*, décrit par Robbrecht (1975) est exclusivement africain. Il compte douze espèces selon Robbrecht (1977), seize d'après nos estimations. Les *Hymenocoleus* sont des herbes basses (< 50 cm) à inflorescences non ramifiées et parfois munies d'un involucre, à noyaux lisses dorsalement et à fruits orangés. Certains *Psychotria*, notamment *P. fimbriatifolia* et *P. ituriensis*, sont très semblables dans leur port et ont les fruits de même couleur. Cependant, les *Hymenocoleus* diffèrent des *Psychotria* par les caractères suivants :

- les noyaux qui montrent un ou deux profonds sillons longitudinaux à la face ventrale, et s'ouvrent par deux fentes basilaires courtes (Fig. 23B)
- la présence d'un anneau membraneux (parfois difficile à observer) à l'intérieur des stipules.

2.7.5. *Geophila* D. Don

Le genre *Geophila* est pantropical et compte sept espèces en Afrique. Ce sont des herbes rampantes caractérisées par leurs feuilles cordiformes à nervation palmée, ce qui les distingue aisément des *Psychotria* de même port.

Les fleurs des *Geophila* sont apparemment isostyles et ont en tout cas le style et les étamines inclus, ce qui est très rarement le cas chez les *Psychotria* (voir chapitre 2.5.4). Les inflorescences sont non ramifiées et souvent pourvues d'un involucre. Les fruits sont rouges, bleus ou noirs. Les noyaux, à endocarpe dur et côtelé à la face dorsale, s'ouvrent par une fente basilaire courte (Fig. 23C).

2.7.6. Autres genres africains susceptibles de confusion

Les genres *Gaertnera* Lam. et *Trichostachys* Hook.f. étaient autrefois classés dans les *Psychotrieae* mais ont depuis été transférés dans d'autres groupes. Les *Gaertnera* ressemblent aux *Psychotria* par l'aspect général mais en diffèrent par leur ovaire supère, le calice étant situé non pas au sommet mais à la base du

fruit ; ce caractère est très inhabituel chez les Rubiaceae. En outre les *Gaertnera* ont des stipules toujours engainantes, alors que c'est rarement le cas chez les *Psychotria*.

Les *Trichostachys* sont des arbrisseaux, ressemblant par le port à certains *Psychotria*, mais différents par leurs inflorescences en épi (celui-ci étant parfois court et presque gloméruliforme), leurs stipules toujours persistantes, et leurs fruits obovoïdes bleu métallisés, à mésocarpe peu épais et séparé des noyaux par une cavité centrale. Les noyaux sont très petits ($< 1/4$ de la longueur du fruit), parfois soudés deux à deux, et l'albumen des graines est huileux, alors qu'il est dur chez les *Psychotria*.

Les *Psychotria* sont aussi fréquemment confondus avec les genres *Pavetta* L., *Tarenna* L. et *Ixora* L., non apparentés mais assez semblables par l'aspect général. Ceux-ci diffèrent notamment par la préfloraison spiralée et les graines munies d'une ouverture ventrale ; leurs stipules sont toujours persistantes ; les étamines et le style sont tous deux exserts, ce qui est rarement le cas chez les *Psychotria*. Les fruits des *Pavetta* et *Tarenna* sont \pm globuleux, verts ou blanchâtres à l'état jeune, devenant noirs à maturité ; ils ne sont en tout cas jamais rouges. Ceux des *Ixora* sont légèrement bilobés et rougeâtres à l'état jeune, devenant noirs à maturité.

Chapitre 3

Ecologie des espèces

3.1. Introduction

Ce chapitre est consacré à l'écologie des *Psychotria* d'Afrique occidentale et centrale. Nous y présentons d'abord les principaux habitats occupés par le genre (chapitre 3.2), puis la biologie reproductive (chapitre 3.3), enfin deux adaptations remarquables rencontrées chez certaines de nos espèces : la symbiose bactérienne (chapitre 3.4.1) et l'accumulation d'humus (chapitre 3.4.2).

La symbiose bactérienne a été étudiée en détail par divers auteurs (par ex. Miller 1990, Lemaire 2011, Lemaire et al. 2012) ; notre thèse n'apportant pas à ce sujet d'éléments nouveaux, le paragraphe concerné se borne à une synthèse de la littérature.

Le reste du chapitre est fondé principalement sur nos observations de terrain, complétées par les données des étiquettes d'herbier. En effet, il n'existe à ce jour aucune étude relative à la biologie reproductive des *Psychotria* africains, à leur habitat, ou à l'accumulation d'humus chez les plantes africaines (toutes familles confondues). La littérature n'offre, sur ces sujets, que des informations rares et dispersées. La biologie florale des *Psychotria* a cependant fait l'objet d'études sérieuses sur d'autres continents (par ex. Consolaro et al. 2011, Faria et al. 2012, Watanabe et al. 2013), dont les résultats sont brièvement évoqués ici.

3.2. Habitats

Les espèces africaines de *Psychotria* occupent une assez grande variété d'habitats, à l'exclusion de ceux qui sont trop arides. Trois catégories principales peuvent être distinguées: les espèces de sous-bois, les espèces forestières héliophiles et les espèces savaniques.

3.2.1. Les espèces de sous-bois

Les espèces de sous-bois sont de loin la catégorie la plus nombreuse. Ce sont quelquefois de petits arbres (jusqu'à 5-6 m) mais plus souvent des arbustes de 0,5 à 3 m, voire des sous-arbrisseaux rampants ; ils n'atteignent jamais les dimensions plus grandes des espèces héliophiles.

Les *Psychotria* sont presque omniprésents dans le sous-bois des forêts guinéo-congolaises, où ils sont d'autant plus diversifiés et abondants que le climat est humide. Ils affectionnent particulièrement les forêts très humides de moyenne montagne (entre 300 et 1500 m), qui couvrent les versants atlantiques de la dorsale camerounaise et des petits massifs de la ligne Ngovayang-Mayombe. Ces régions à fort endémisme sont caractérisées par un relief vallonné avec de nombreux torrents, pentes humides et rochers suintants, et par un ennuagement régulier qui limite l'évaporation et atténue l'effet de la saison sèche. A l'inverse des strates supérieures qui sont généralement assez mélangées, le sous-bois y est nettement dominé par les Rubiaceae, au point que l'on pourrait parler de forêts à Rubiaceae.

Les forêts de haute montagne, au-dessus de 1500 m environ, montrent un net appauvrissement de la diversité du peuplement arbustif (au contraire des épiphytes, qui rencontrent là des conditions idéales). Les *Psychotria* n'y sont représentés que par quelques espèces ; mais celles-ci sont localement très abondantes, voire dominantes (*P. altimontana*, *P. articulata* s.l.).

Les principaux facteurs affectant la distribution des *Psychotria* dans les sous-bois semblent être la lumière et l'humidité. L'importance de ce dernier facteur se manifeste par la prédilection qu'ont de nombreuses espèces pour les bas-fonds et abords de ruisseaux. Le fait est plus marqué dans les forêts de plaine que dans les régions montagnardes, où l'humidité permanente permet à certaines espèces, habituellement hydrophiles, de pousser sur la terre ferme.

Au point de vue de l'intensité lumineuse, il existe clairement deux tempéraments parmi les *Psychotria* de sous-bois. La plupart des espèces sont nettement sciaphiles, liées aux sous-bois sombres de forêt mature. Certaines espèces toutefois, que l'on pourrait qualifier de "semi-sciaphiles" (*P. brieiyi*, *P. calva*, *P. hypsophila*, *P. klainei*, *P. latistipula*, *P. mannii*, *P. psychotrioides*, *P. thonneri*) ne se rencontrent que dans les sous-bois relativement éclairés, en particulier dans les forêts saxicoles, ou aux abords des rivières qui sont suffisamment larges pour créer une ouverture dans la canopée. Certaines d'entre elles (notamment *P. latistipula*) colonisent parfois aussi les trouées et les bords de pistes en demi-ombre, voire les plantations. Ce ne sont pas des espèces héliophiles à proprement parler, car elles ne se rencontrent jamais en pleine lumière, sauf parfois (*P. brieiyi*, *P. mannii*) aux abords des chutes d'eau où l'atmosphère est très humide.

3.2.2. Les espèces forestières héliophiles

On compte dans ce groupe les espèces lianescentes (*P. brassii*, *ealaensis*, *evrardiana*, *obovatifolia*, *walikalensis*) et la plupart des espèces arborescentes (*P. articulata*, *dermatophylla*, *gillettii*, *guineensis*, *laurentii*, *succulenta*, *venosa*). Ces espèces sont limitées aux lisières forestières à fort ensoleillement. Certaines sont strictement liées aux formations ripicoles, où elles croissent les pieds dans l'eau (*P. ealaensis*, *P. laurentii*). Les autres, comme *P. dermatophylla*, *P. gillettii*, *P. guineensis* et *P. venosa*, sont des plantes pionnières colonisant les clairières et les bords de pistes, où elles peuvent être très abondantes ; on peut aussi les observer sur les lisières forêt/savane où elles forment un front pionnier, avec quelques autres espèces comme *Gaertnera paniculata* (Rubiaceae).

3.2.3. Les espèces savanicoles

Les espèces savanicoles sont peu nombreuses dans notre zone d'étude (*P. adamawae*, *P. eminiiana*, *P. heterosticta* subsp. *heterosticta*, *P. moninensis*, *P. plantaginoidea*, *P. pumila*, *P. punctata*, *P. spithamea*, *P. tenuissima*, *P. welwitschii*) mais peuvent être abondantes localement. Elles sont surtout représentées dans les savanes zambéziennes, et dans une moindre mesure soudaniennes; aucune ne dépasse au nord-ouest le Nigeria.

Ces *Psychotria* savanicoles paraissent affectionner surtout les formations de type "miombo" (forêt claire à *Brachystegia* spp., Caesalpinaceae) ou les sites abrités tels que les collines rocheuses, mais on peut aussi

les rencontrer dans des savanes régulièrement brûlées. En effet, la plupart des espèces ont une aptitude à rejeter de souche après le passage des feux. Il en résulte parfois une variation considérable dans le port : la même espèce peut être un sous-arbrisseau très bas dans les savanes régulièrement brûlées, ou un arbuste dans les stations abritées (*P. eminiiana*, *P. moninensis* subsp. *butayei*).

A l'exception de *P. eminiiana*, les *Psychotria* savanicoles ont tous des nodules bactériens dans les feuilles. Nous ignorons s'il y a à ce fait une explication adaptative.

3.3. Biologie reproductive

3.3.1. Phénologie

La phénologie des espèces africaines n'a pas été étudiée en détail. Les *Psychotria* paraissent fleurir et fructifier une grande partie de l'année, avec toutefois un pic de floraison assez marqué au début de la saison des pluies (avril-mai au Cameroun).

Les fleurs d'une inflorescence ne s'ouvrent jamais toutes en même temps, mais au contraire de manière très progressive. Leur durée de vie est courte : chez l'espèce sud-américaine *P. carthaginensis*, elle est d'un jour seulement (Faria et al. 2012). A l'évidence, le temps de maturation des fruits est bref, puisqu'il n'est pas exceptionnel d'observer des fleurs et des fruits sur la même inflorescence.

3.3.2. Pollinisation

Les fleurs de la plupart des espèces sont probablement entomogames. On peut penser qu'elles sont pollinisées par des insectes "généralistes", car leur structure est assez simple. En Amérique du Sud, les fleurs de *P. carthaginensis* sont principalement pollinisées par des bourdons et des abeilles Halictidae (Consolaro et al. 2011) tandis qu'au Japon, celles de *P. rubra*, qui ont un tube court et évasé, sont principalement visitées par des diptères et des guêpes à langue courte, plus rarement des papillons (Watanabe et al. 2013).

En Afrique, seules quelques observations isolées ont été faites, concernant surtout des papillons. Les fleurs de *P. hypsophila* sont visitées en abondance par un Lépidoptère Geometridae (obs. pers. au Gabon, Fig. 17A) et celles de *P. spathacea*, de Sao Tomé, par le papillon endémique *Acraea niobe* Sharpe, 1893 de la famille des Acraeidae (Fig. 17B). Les fleurs de *P. avakubiensis* et *P. hedraeocephala* sont également visitées par des papillons, d'après les notes de certains récolteurs (*LaCroix 4975, Parmentier & Niangadouma 2568*). Celles de *P. ebensis* sont visitées par un diptère à longue trompe (obs. pers. au Cameroun, mai 2009).

Les espèces du groupe de *P. camptopus*, qui ont des fleurs assez grandes et des inflorescences particulièrement attractives par leurs longs pédoncules rouges, sont probablement pollinisées par des oiseaux nectarivores, en particulier le soui-manga à tête bleue *Cyanomitra oritis* (= *Nectarinia oritis*). Bowden (2001: 36) signale en effet à propos de cet oiseau : "Above 1400 m it is locally abundant around flowering trees, notably an endemic Rubiaceae with long pendulous flowers near ground level". La plante décrite par Bowden correspond sans aucun doute à *P. camptopus*.

Il n'est pas exclu que d'autres espèces soient pollinisées par les soui-mangas. En effet nous avons constaté que ceux-ci visitent une grande variété de fleurs, même petites et peu voyantes, comme celles des *Rauwolfia* et *Alstonia* (Apocynaceae), dont la forme générale n'est pas sans rappeler celle des *Psychotria*.

L'existence de cas d'autofécondation (voire d'apomixie) est également très plausible. Il est en effet curieux qu'une espèce comme *P. pendulothyrsa*, ayant des fleurs petites, peu attractives, et poussant généralement par pieds isolés, parvienne à fructifier en sous-bois. L'hétérostylie, quasiment générale chez les *Psychotria*, constitue en théorie une barrière à l'autofécondation, mais celle-ci n'est pas toujours efficace : ainsi, chez l'espèce sud-américaine *P. carthaginensis*, certaines populations au moins sont auto-compatibles (Faria et al. 2012). Parmi les espèces africaines, l'autofécondation semble exister au moins chez *P. mangenotii*, que nous avons observé fructifiant (quoique peu abondamment) dans les serres du Jardin Botanique National de Belgique, où les échantillons cultivés étaient tous de la forme brévistyle.

3.3.3. Dispersion

De même que la pollinisation, la dispersion des fruits de *Psychotria* reste très mal connue. De toute évidence, ces fruits charnus et colorés sont dispersés par des animaux, mais seules quelques observations isolées ont été faites. Les fruits de plusieurs espèces sont signalés comme recherchés par les oiseaux (*P. chalconeura*, *P. dermatophylla*, *P. gillettii*, *P. succulenta*) ou par les singes (*P. arnoldiana*, *P. articulata*, *P. dermatophylla*, *P. vogeliana*). Les graines semblent avoir une durée de vie très courte; au-delà d'une semaine après la récolte, il n'est généralement pas possible de les faire germer (obs. pers.).

3.3.4. Multiplication végétative

La multiplication végétative est très fréquente chez les *Psychotria*. Elle est particulièrement évidente chez les espèces rampantes (*P. abouabouensis*, *P. brandneriana*...) dont c'est sans doute le mode principal de reproduction. Mais on l'observe aussi très souvent chez les espèces arbustives, qui ont une excellente capacité de bouturage lors des traumatismes : on peut ainsi voir, chez des espèces à port normalement dressé comme *P. letouzeyi*, des individus à souche rampante issue d'une tige tombée à terre. Cette propriété, qui rend les *Psychotria* très faciles à cultiver par boutures, explique certainement en partie l'excellente adaptation du genre aux sous-bois, milieu où les traumatismes (résultant de la chute d'une branche, du passage des animaux, etc...) sont fréquents. Blanc (2002: 260) signale qu'en Guadeloupe "les petits *Psychotria* de sous-bois comme *P. berteroana* [...] ont ainsi envahi de vastes surfaces à la suite du cyclone Hugo en 1989".

3.4. Adaptations remarquables

3.4.1. Symbiose bactérienne

De nombreuses espèces africaines de *Psychotria* sont caractérisées par la présence de bactéries symbiotiques dans leurs feuilles. Ces symbioses foliaires se rencontrent également chez d'autres groupes de plantes, mais elles ont été relativement peu étudiées en comparaison avec les symbioses racinaires. Il en existe deux types : la symbiose foliaire nodulante et la symbiose foliaire non nodulante.

Dans le premier cas, les bactéries symbiotiques forment des nodules foliaires clairement visibles à l'œil nu (Fig. 12). Ce type de symbiose, qui paraît localisé aux régions tropicales de l'Ancien Monde, est signalé chez environ 500 espèces de plantes, appartenant à trois genres de Rubiaceae (*Psychotria*, *Pavetta* et *Sericanthe*) et trois genres de Primulaceae (*Amblyanthus*, *Amblyanthopsis*, et *Ardisia*) (Miller 1990). Chez les *Psychotria*, ces nodules se rencontrent uniquement chez les espèces africaines du sous-genre *Tetramerae*, au nombre de 70 environ.

Ce type de symbiose, bien que de découverte assez ancienne (Zimmermann 1902), est resté longtemps mal connu. En effet, l'association plante – bactéries est obligatoire, et ces dernières n'ont jamais pu être cultivées séparément de leur plante hôte. La présence des bactéries est également indispensable au développement et à la survie de la plante (Gordon, 1963, cité par Lemaire 2011) mais leur rôle exact n'est pas encore connu ; l'hypothèse la plus plausible est celle de la production d'hormones de croissance (van Oevelen et al. 2005). Contrairement à ce qui avait été initialement supposé, ces bactéries ne paraissent pas fixer l'azote de l'air (Miller 1990). Elles sont présentes durant tous les stades de développement de la plante, ce qui suggère une transmission verticale (Miller 1990) mais le mécanisme exact de celle-ci reste à élucider (Lemaire 2011: 8).

Dans un second type de symbiose, les bactéries ne forment pas de nodules mais sont situées dans le mésophylle. Leur présence est donc indétectable à l'œil nu, et ne peut être décelée que par une coupe anatomique, ou par séquençage. La distribution de ce type de symbiose chez les végétaux reste donc très mal connue. Il a récemment été mis en évidence chez plusieurs Rubiaceae africaines des genres *Fadogia* et *Vangueria* (Verstraete et al. 2011) ainsi que chez une vingtaine d'espèces africaines de *Psychotria*, appartenant à un clade différent des espèces à nodules (Lemaire et al. 2012). Il pourrait exister chez d'autres genres de Rubiaceae.

Les bactéries symbiotiques (nodulantes et non nodulantes) des *Psychotria* sont étroitement apparentées entre elles, ainsi qu'à celles des *Pavetta* et *Sericanthe* : l'ensemble forme un groupe monophylétique au sein du vaste genre *Burkholderia* (Lemaire et al. 2012). Les bactéries nodulantes des *Ardisia* appartiennent au même genre, et à un groupe très voisin (Lemaire 2011, Lemaire et al. 2012). Le genre *Burkholderia* comprend, par ailleurs, de nombreuses espèces à l'écologie très ubiquiste : bactéries libres du sol, pathogènes de plantes et d'animaux, symbiotes racinaires de plantes.

L'association entre les Rubiaceae et leurs endosymbiontes foliaires est généralement exclusive, chaque espèce de plante hôte étant associée à un endosymbionte unique. La comparaison entre la phylogénie des bactéries et celle de leurs plantes hôtes montre cependant qu'il n'y a pas eu coévolution stricte : ainsi, les bactéries symbiotiques de certains *Psychotria* sont plus apparentées à celles des *Pavetta* et *Sericanthe*,

qu'à celles des autres *Psychotria* (Lemaire et al. 2012). Il doit donc se produire des transferts occasionnels, peut-être par le biais d'insectes suceurs de sève.

Ces symbioses bactériennes foliaires, encore mal connues, soulèvent de nombreuses questions. On peut notamment se demander si elles ne seraient pas beaucoup plus répandues chez les plantes, les espèces à nodules n'en constituant que la partie visible. Leur éventuel rôle adaptatif en sous-bois serait également à étudier : on remarque en effet que trois genres à bactéries symbiotiques (*Psychotria*, *Pavetta* et *Ardisia*) sont parmi les plus diversifiés dans les sous-bois tropicaux de l'Ancien Monde.

Une autre série de questions a trait aux possibles applications pratiques de ces symbioses. Jusqu'à présent, leur incidence économique a été plutôt négative : les bactéries symbiotiques de certains *Pavetta*, *Fadogia* et *Vangueria* sont à l'origine d'empoisonnements massifs chez les ruminants (Verstraete et al. 2011). On peut néanmoins se demander si certaines bactéries symbiotiques ne produiraient pas des substances d'intérêt agronomique, pharmaceutique ou nutritionnel. En particulier, deux espèces de *Psychotria* à nodules bactériens, *P. calva* et *P. leptophylla*, ont les feuilles comestibles ; il serait intéressant d'étudier leurs propriétés nutritionnelles, d'autant plus que ces plantes sont faciles à cultiver.

3.4.2. Espèces collectrices d'humus

Les arbustes collecteurs d'humus (voir Chapitre 2.2), qui ont la particularité de recueillir les débris végétaux tombant des strates supérieures, sont très caractéristiques de certains sous-bois tropicaux. Ils sont bien représentés sur les trois continents (Afrique, Amérique, Asie). Cependant, ils restent assez méconnus, particulièrement en Afrique où ils n'ont fait l'objet d'aucune étude détaillée jusqu'à présent. Les seules informations, fragmentaires, à ce sujet, se trouvent dans l'ouvrage de Blanc (2002: 209-212). Ayant eu l'occasion d'étudier ces plantes sur le terrain, il nous a paru utile d'en faire une brève présentation.

En Afrique tropicale, les arbustes collecteurs d'humus ont été recensés dans au moins 15 familles d'Angiospermes différentes (Tableau 1). La famille des Rubiaceae compte de loin le plus grand nombre d'espèces, dont pas moins de 27 dans le seul genre *Psychotria*.

Bien qu'appartenant à des groupes très éloignés, les arbustes collecteurs d'humus ont pratiquement toujours le même port, monocaule avec une rosette de grandes feuilles spatulées et presque sessiles (font exception les palmiers du genre *Sclerosperma*, généralement acaules, à feuilles longuement pétiolées et souvent divisées). Il s'agit là d'une convergence adaptative très remarquable, liée de toute évidence à des facteurs écologiques.

Au sein même du genre *Psychotria*, le port collecteur d'humus est apparu de nombreuses fois: les différentes espèces collectrices, malgré leur ressemblance de port, ne sont généralement pas apparentées entre elles (voir Chapitre 6, Fig. 40). De toute évidence, le genre montre une prédisposition à l'accumulation d'humus, qui pourrait être liée à la faculté qu'ont les tiges de *Psychotria* d'émettre des racines adventives.

Chez la plupart des espèces, l'accumulation d'humus est constante ou presque, mais quelques-unes (par exemple *Psychotria lagenocarpa* ou *P. micheliana*) ne sont qu'occasionnellement collectrices : certains de

leurs individus ont un port normal, avec des entrenoeuds plus espacés et des tiges dépourvues de racines adventives.

Les arbustes collecteurs d'humus sont toujours liés aux sous-bois très humides (recevant en général plus de 2000 mm d'eau par an). Dans certaines régions (sud du Cameroun, montagnes de l'intérieur du Gabon), ils sont extrêmement abondants, au point d'envahir littéralement le sous-bois. Ils montrent une tendance très forte à l'agrégation, non seulement au sein d'une même espèce, mais également entre espèces différentes. On peut ainsi rencontrer côte à côte jusqu'à cinq espèces différentes de *Psychotria* collecteurs d'humus, qu'il est parfois aisé de confondre en raison de leur ressemblance de port.

Le port collecteur d'humus ne peut évidemment apparaître que dans les milieux qui reçoivent une chute régulière de débris végétaux, et dont l'atmosphère est suffisamment humide pour ne pas entraîner le dessèchement du manchon de terre autour de la tige : c'est-à-dire dans le sous-bois des forêts pluviales. Cependant, on connaît mal les autres facteurs influençant son évolution. Ce port pourrait constituer une adaptation à la pauvreté des sols tropicaux en nutriments, particulièrement problématique pour des espèces à système racinaire superficiel. A l'appui de cette hypothèse, signalons que les forêts sur sols volcaniques de la région du Mont Cameroun sont remarquablement pauvres en espèces collectrices d'humus, malgré leur climat favorable (nous n'y avons observé que quelques pieds de *P. foliosa*).

Les arbustes collecteurs d'humus ont une croissance lente : Blanc (2002: 210) l'estime à environ 5 cm par an, bien que, dans les premières années, elle soit probablement plus rapide. Ils sont, de ce fait, des indicateurs de forêts anciennes. Etant particulièrement sensibles au dessèchement, ils sont également des indicateurs potentiels de refuges forestiers.

Tableau 1. Espèces collectrices d'humus dans la flore d'Afrique tropicale. Un astérisque (*) signale les espèces chez lesquelles l'accumulation d'humus est seulement occasionnelle

Apocynaceae	<i>Calocramer preussii</i> K.Schum.
Araceae	<i>Culcasia dinklagei</i> Engl. (*), <i>C. panduriformis</i> Engl. & K.Krause
Arecaceae	<i>Sclerosperma</i> spp.
Asparagaceae	<i>Dracaena</i> (plusieurs espèces dont <i>D. adamii</i> Hepper)
Cyperaceae	<i>Mapania</i> (plusieurs espèces)
Euphorbiaceae	<i>Crotonogynopsis</i> spp. <i>Pycnocomma</i> spp.
Flacourtiaceae	<i>Phyllobotryon</i> spp.
Loganiaceae	<i>Mostuea megaphylla</i> Good
Moraceae	<i>Scyphosyce manniana</i> Baill. (*)
Myrsinaceae	<i>Ardisia bracteata</i> Baker, <i>A. hallei</i> Taton, <i>A. mayumbensis</i> (Good) Taton
Ochnaceae	<i>Campylospermum</i> (plusieurs espèces)
Rubiaceae	<i>Chassalia ischnophylla</i> (K.Schum.) Hepper, <i>C. manningii</i> O.Lachenaud ined. <i>Chazaliella letouzeyi</i> Robbr., <i>C. viridicalyx</i> (Good) Verdc. <i>Coffea magnistipula</i> Stoffelen & Robbr. <i>Ixora synactica</i> De Block <i>Oxyanthus brevicaulis</i> K.Krause <i>Pavetta</i> (plusieurs espèces) <i>Psychotria accumulans</i> O.Lachenaud, <i>P. anthocleistifolia</i> O.Lachenaud, <i>P. basicordata</i> O.Lachenaud, <i>P. blydeniae</i> O.Lachenaud & Jongkind, <i>P. bukaensis</i> De Wild., <i>P. campoensis</i> O.Lachenaud, <i>P. foliosa</i> Hiern, <i>P. gigantifolia</i> O.Lachenaud, <i>P. hedraeocephala</i> (Bremek.) O.Lachenaud (*), <i>P. issembei</i> O.Lachenaud (*), <i>P. konguensis</i> Hiern, <i>P. kupensis</i> Cheek, <i>P. lagenocarpa</i> K.Schum. (*), <i>P. ledermannii</i> (K.Schum.) Figueiredo (*), <i>P. letestui</i> (De Wild.) N.Hallé ex O.Lachenaud, <i>P. micheliae</i> (J.G.Adam) Jongkind & Hawthorne, <i>P. micheliana</i> J.G.Adam (*), <i>P. nzabii</i> O.Lachenaud, <i>P. oblanceolata</i> (Good) Ruhsam (*), <i>P. radicefera</i> O.Lachenaud, <i>P. raynaliorum</i> O.Lachenaud, <i>P. rosulata</i> O.Lachenaud, <i>P. rubescens</i> (Hiern) O.Lachenaud, <i>P. spathulifolia</i> O.Lachenaud, <i>P. synactica</i> O.Lachenaud, <i>P. tetragonopus</i> O.Lachenaud & Jongkind, <i>P. uapacifolia</i> O.Lachenaud (*)
Sapindaceae	<i>Deinbollia mezilii</i> D.W.Thomas & D.J.Harris
Sterculiaceae	<i>Scaphopetalum mannii</i> Mast.
Violaceae	<i>Allexis</i> spp. <i>Rinorea</i> (plusieurs espèces)

Chapitre 4

Phylogénie du genre *Psychotria*

A phylogeny of the genus *Psychotria* (Rubiaceae) with emphasis on West and Central Africa.

Olivier Lachenaud, Maria Kuzmina, Olivier Hardy & Benny Lemaire

(Article en préparation)

4.1- Introduction

With over 1.000 species in the tropics worldwide, *Psychotria* L. is the largest genus in the family Rubiaceae and one of the largest in Angiosperms. It is one of the few tropical genera to show considerable diversification on the three continents (Africa, Asia, and America). *Psychotria* spp. are mostly shrubs (with creepers, lianas and medium-sized trees represented as well) and are an important constituent of the undergrowth in tropical rainforests; a few species only have adapted to savannas, and none occur in semi-arid areas. Some species of the genus show remarkable adaptations such as bacterial leaf nodule symbiosis (Miller 1990, Lemaire et al. 2012) or litter accumulation (Lachenaud & Jongkind 2013).

Psychotria has a number of satellite genera, some of them quite large, forming the tribe *Psychotrieae*. These include *Palicourea* Aubl., *Rudgea* Salisb., *Notopleura* (Benth.) Bremek. and *Carapichea* Aubl. (all neotropical), *Chassalia* Comm. ex Poir. (paleotropical), *Hymenocoleus* Robbr. (African), *Streblosa* Korth. (Asian), *Calycosia* A.Gray (Pacific), *Geophila* D.Don (pantropical) and *Margaritopsis* Sauvalle (pantropical including the African *Chazaliella* E.M.A.Petit & Verdc.). Also belonging here are a group of distinctive myrmecophilous genera from Asia and the Pacific, which are tuberised epiphytes: *Hydnophytum* Jack, *Myrmecodia* Jack, *Myrmephytum* Becc., *Squamellaria* Becc. and *Anthorrhiza* Huxley & Jebb.

The taxonomy of this group has long been problematic for several reasons: its huge size and pantropical distribution, the fact that many species are little-known and restricted in range, and problems of generic delimitation, caused by a somewhat reticulate variation pattern. Most of the genera cited above have at one time or the other been included in *Psychotria*. Classification attempts have always been made on a regional scale, and as a consequence show some discrepancies between them.

In Africa, Petit (1964, 1966) adopted a relatively narrow concept of *Psychotria*, separating the genera *Chassalia*, *Chazaliella* and *Geophila* mostly on pyrene characters. He divided *Psychotria* in two subgenera, subg. *Tetramerae* characterised by the presence of symbiotic bacterial nodules in the leaves, and subg. *Psychotria* lacking them. The latter subgenus was further divided in six sections. Petit's classification was followed by subsequent authors, with the further segregation of *Hymenocoleus* from *Geophila* by Robbrecht (1975).

The most influential author on Neotropical *Psychotria* was Steyermark (1972) who adopted a broader concept of the genus than Petit's. He divided Neotropical *Psychotria* in two subgenera, subg. *Psychotria*

with caducous stipules and red fruits, and subg. *Heteropsychotria* with persistent stipules and fruits predominantly blue. The latter subgenus was divided in twelve sections, some of them not formally named. Steyermark separated the genera *Geophila* based on the creeping habit and cordate leaves, *Rudgea* based on the fimbriate stipule appendages, and *Palicourea* based on the peculiar corolla morphology, adapted to pollination by hummingbirds.

The Asian, Pacific and Australasian *Psychotrieae* are generally poorly known and there has been no large regional treatment of the group, but only local monographs, e.g. Smith & Darwin (1988) for Fiji. Authors working in this region typically use a quite broad concept of *Psychotria*, including species which Petit (1964) would not have regarded as belonging to the genus. Several small related genera, of uncertain value, have been described, e.g. *Calycosia* A.Gray, *Gillespiea* A.C.Sm., *Hedstromia* A.C.Sm., *Lecariocalyx* Bremek. or *Streblosa* Korth.

Recent molecular studies, most notably by Nepokroeff et al. (1997) based on ITS, and Andersson (2002b) based on the chloroplastic rps16 intron, have given new insights into the classification of *Psychotrieae*. They have shown that *Psychotrieae* consist of two main clades, the *Palicourea* complex (including *Psychotria* subg. *Heteropsychotria*, *Palicourea*, *Chassalia*, *Geophila*, *Hymenocoleus*, *Chazaliella*, *Margaritopsis*, *Rudgea*, *Carapichea* and *Notopleura*) and the *Psychotria* complex (including *Streblosa*, *Calycosia*, the myrmecophilous genera, and the remainder of *Psychotria*). Some authors have segregated the first clade as tribe *Palicoureeae* (Robbrecht & Manen 2006) but we found the alleged morphological differences between *Psychotrieae* s.str. and *Palicoureeae* to be inconstant, and in the rest of the text will always refer to *Psychotrieae* in the broad sense.

These first molecular results have led to the segregation of two Neotropical genera, *Carapichea* (Andersson 2002a) and *Notopleura* (Taylor 2001). Another major result is that *Psychotria* subg. *Heteropsychotria* is paraphyletic with regards to *Palicourea*, and either will have to be transferred to that genus (which would become extremely diverse morphologically), or this group divided into several smaller genera. The genera *Chazaliella* and *Readea* have been included in *Margaritopsis*, which therefore becomes pantropical (Andersson 2001, Taylor 2005, Barrabé et al. 2012) but most of the necessary combinations have not yet been made. Otherwise, the taxonomy of African species has been little affected, since molecular results largely confirm the generic limits of Petit (1964). On the other hand, they do not entirely confirm his infrageneric classification of *Psychotria*, since while subg. *Tetramerae* is confirmed as monophyletic (Andersson 2002), subg. *Psychotria* is not, with sections *Bracteatae* and *Involucratae* separated from the remainder.

Although Africa was the best represented continent in Andersson's (2002b) study, his sampling was not fully representative of African *Psychotria*, since he included < 20% of the species and in particular he missed a number of morphologically unusual ones. Furthermore, a revision of the genus in West and Central Africa, to be published by the first author, has uncovered more than 75 new species, also unrepresented in Andersson's study. It was therefore felt necessary to make a new phylogenetic study of the genus, with special reference to the African species. Our main objectives were to improve the infrageneric classification, and to resolve the taxonomy of some difficult species complexes.

4.2 - Material and methods

A total of 323 samples, representing 212 species, were sequenced for this study (see list in Appendix 1). These samples came mostly (76%) from silicagel material collected on the field by OL, BL and colleagues. The rest were from material used in Andersson's (2002) previous phylogenetic study (18 %) and from new extractions performed on recent herbarium material by ourselves (6 %). In the case of Andersson's samples, we used his rps16 sequences and sequenced the three other markers ourselves.

As a rule, species were represented by 1-2 samples, but in cases where delimitation was problematic, e.g. *Psychotria brachypus*/*P. hypsophila*, *P. ledermannii*/*P. letestui*, *P. calceata s.l.*, *P. potanthera*, *P. varians*/*P. satabiei*, and species formerly included in *P. globosa* (see discussion), we included all material available.

The genus *Psychotria* was represented by 198 species (308 samples) of which 172 were from tropical Africa, 12 from tropical America, 1 from Madagascar, and the remaining 13 from Asia, Australasia or the Pacific. Being mostly concerned about African *Psychotria*, we tried to have as much an exhaustive sampling as possible for this continent; about 60% of the African species were included, covering almost the full range of morphological variation and representing all subgenera and sections in Petit's (1964, 1966) system; special care was taken to include species with unusual traits. For the extra-African *Psychotria*, we selected a limited number of species from each of the major clades uncovered by Andersson's (2002) previous study. Also included were one species each of *Dolianthus*, *Hydnophytum*, *Myrmecodia*, *Squamellaria* and *Streblosa*, five Asian/Pacific genera shown by previous analyses to be nested within or very closely related to *Psychotria* (Andersson 2002).

Ten species were used as outgroups: four of *Chassalia*, four of *Margaritopsis*, and one each of *Chazaliella* and *Hymenocoleus*. These outgroups were selected since they belong to the *Palicourea* complex, which is sister to the *Psychotria* complex (Andersson 2002).

DNA extractions were made on leaf fragments preserved in silicagel, or more rarely on herbarium material, using a HiBind® DNA column and following the instructions given by the producer. Six different markers were sequenced, including four chloroplastic (rps16, trnG, matK, rbcLa) and two nuclear (ITS and ETS). Corresponding primers are indicated in Appendix 2. Each amplification reaction was performed in 25 µL reaction mix containing 1 µL DNA extract diluted to 1:20, 19.4 µL purified water, 2.5 µL CPL buffer, 1 µL MgCl₂ (50 mM), 0.5 µL dNTP (50 mM), 0.25 µL of forward and reverse primers and 0.1 µL Taq DNA polymerase. Polymerase chain reactions were run for 30 cycles starting at 94°C for 2 min, followed by denaturation at 94°C for 1 min (chloroplastic) or 45 s (nuclear), annealing for 1 min (chloroplastic) or 45 s (nuclear), extension at 72°C for 90 s (chloroplastic) or 1 min (nuclear), and a final extension (72°C for 5 min). Annealing temperatures for the different markers are given in Appendix 2. Sequencing of the purified PCR products was done on an ABI 3730 capillary sequencer.

Sequences were edited using Codon Code 4.0.2 (CodonCode Corporation, www.codoncode.com), and aligned with the MUSCLE algorithm implemented in this software. The alignment was then corrected manually with BioEdit 7.0.4.1 (Hall 1999) following the criteria given by Kelchner (2000). Fragments impossible to align unambiguously (e.g. TA sequence repeats), or which could cause errors in the

automatic indel coding, were excluded from the analysis. Indels were coded automatically using SeqState 1.4.1 (Müller 2005) and following the "simple indel coding" method of Simmons & Ochoterena (2000).

Parsimony analyses were performed with PAUP 4.0 (Swofford 2003) using the following parameters: heuristic search, 100 replicates, random initial trees, TBR algorithm for branch-swapping, and a maximum of 20 trees saved for each replicate. Bootstrap analyses were done with 1000 replicates and heuristic search, with the following parameters: random addition sequence (4 replications) and TBR algorithm for branch-swapping.

Maximum likelihood analyses were run with PhyML 3.0 (Guindon et al. 2010), following a General Time Reversible model, with a gamma distribution and an estimated proportion of invariable sites (GTR+I+G). Since bootstrap would have been extremely time-consuming for such a large dataset, we used the alternative Approximate Likelihood-Ratio Test (Anisimova & Gascuel 2006) as a measure of node support.

We first performed separate analyses on chloroplastic and nuclear markers, and then on a combination of both. The conditions in which different loci can be combined are a much debated subject: some authors (e.g. Baker & DeSalle 1997) argue that combining data from different genes - even if incongruent - is likely to give more accurate results, while others (e.g. Lecomte & Deleporte 2004), recommend use of the incongruence-length difference (ILD) test before combining the data, and exclusion of the misleading data in case of incongruence. The efficiency of the ILD test is however seriously contested (Barker & Lutzoni 2002; Ramírez 2006), so we did not perform it, and rather present separately the results of the three analyses (chloroplastic, nuclear, and combined). Combination of ITS and ETS, which are physically linked, should pose no problems; the same for the chloroplastic markers.

4.3 - Results

Maximum parsimony (Figs. 24-26) and maximum likelihood (Appendix 3) gave highly similar topologies. Bootstrap values superior to 85% (or 65%, respectively) and aLRT values superior to 0,95 (or 0,90, respectively), were interpreted as strong (or moderate) support for a clade. While, nearly always, clades with strong support in the MP analysis are also strongly supported in the ML analysis, the opposite is far from being always true. These differences could be more related to the supporting statistics, than to the reconstruction method itself.

The *Psychotria* complex, including *Psychotria*, *Streblosa*, *Dolianthus*, and the myrmecophilous genera *Hydnophytum*, *Myrmecodia* and *Squamellaria*, is always strongly supported as monophyletic (bootstrap = 100, aLRT = 1) and consists of three main clades.

The first is the **Pacific clade** of Andersson (2002b), which includes *Dolianthus*, the myrmecophilous genera, and several Pacific species of *Psychotria*. This group is strongly supported in all analyses (bootstrap > 97%, aLRT > 0,97).

The second group corresponds to **Clade IV** of Andersson (2002b) and includes four Asian/Pacific species (*Psychotria coptosperma*, *P. daphnoides*, *P. parvula* and *P. serpens*). Support for this clade is moderate in

the chloroplastic analyses (bootstrap = 74%, aLRT = 0, 76) but strong in both nuclear and combined analyses (bootstrap = 100, aLRT = 1).

The third clade, which we call the *Psychotria* core group, includes all African representatives of the genus, the Neotropical species (except those of subg. *Heteropsychotria*, not dealt with here), and two Asian species (*P. asiatica* and *P. rubra*). Support for this clade is always strong (bootstrap > 99%, aLRT > 0,97).

The relationships between these three main clades are equivocal, and the position of *Streblosa* is problematic: in the chloroplastic analyses this taxon is nested within the Pacific clade, whereas nuclear markers place it as sister to the rest of the *Psychotria* complex.

Within the *Psychotria* core group there is some conflict between the topologies inferred from nuclear and chloroplastic markers, mostly concerning the larger clades.

In the **chloroplastic analyses** (Fig. 24), three groups emerge, corresponding with the clades I, II and III of Andersson (2002b). **Clade I**, with strong support (bootstrap = 86%, aLRT = 0,97), is a mixture of African and Neotropical species. It includes (Fig. 24a) the African *P. lucens* as a basal member, several Neotropical subclades (*P. nervosa*, *P. flava* and *P. megistophylla* alliances), and a strongly supported core group of African species belonging to sections *Bracteatae* and *Involucratae*, hereafter referred to as the **bracteate group** (bootstrap = 99%, aLRT = 0,99). Within the bracteate group, several weakly supported subclades (bootstrap < 55%, aLRT < 0,88) are found: one of them is the *P. hypsophila* alliance, another the *P. vogeliana* alliance, while the four remaining species, *P. bidentata*, *P. biaurita*, *P. ombrophila* and *P. yapoensis*, variously form a third subclade (ML analysis) or an unresolved basal polytomy (MP analysis). **Clade II**, with moderate support (bootstrap = 69%, aLRT = 0,91), is almost entirely African, except *P. expansissima* from Madagascar. This group (Fig. 24b) consists mostly of species with bacterial nodules, although some non-nodulated species are included as well (see discussion). The internal resolution of the clade is poor, but there is strong support for the groups *P. ceratalabastron/P. humilis* (bootstrap = 99%, aLRT = 0,98), *P. punctata/P. faucicola* (bootstrap = 98%, aLRT = 0,99), *P. moninensis/P. miombicola/P. tenuissima* (bootstrap = 92%, aLRT = 0,98) and the *P. ebensis* alliance (bootstrap = 93%, aLRT = 0,96). In the ML analysis only, the latter group is sister to the rest of Clade II. **Clade III**, moderately supported (bootstrap = 0,82, aLRT = 0,92), includes the rest of the African species, two Asian species and four Neotropical ones. This clade is poorly resolved internally (Fig. 24c), with a large basal polytomy. However, some of the subgroups show strong support, such as the *P. camptopus* alliance (bootstrap = 100%, aLRT = 1), the *P. clausa* alliance (bootstrap = 97%, aLRT = 0,98) *P. fimbriatifolia/P. ituriensis* (bootstrap = 100%, aLRT = 0,99), *P. arborea/P. piolampra* (bootstrap = 99%, aLRT = 0,99), *P. dermatophylla/P. succulenta* (bootstrap = 98%, aLRT = 0,96) and the two Asian species *P. asiatica/P. rubra* (bootstrap = 100%, aLRT = 0,99). The Neotropical species (*P. mapourioides* alliance) are moderately supported as monophyletic (bootstrap = 84%, aLRT = 0,91).

The **nuclear markers** give a different topology for the core group of *Psychotria* (Fig. 25), with *P. fimbriatifolia* and *P. ituriensis* forming the most basal, strongly supported branch (bootstrap = 100%, aLRT = 1). Several elements previously included in Clade III now form a separate and strongly supported group (bootstrap = 97%, aLRT = 1), which we call **Clade III-bis**. This Palaeotropical clade includes the two Asian species *P. asiatica* and *P. rubra*; the other species are African: *P. zombamontana*, *P. orophila*,

P. ealaensis, and the *P. camptopus* alliance, the latter strongly supported (bootstrap = 100%, aLRT = 1), and sister to *P. ealaensis* (bootstrap = 99%, aLRT = 1). **Clade I** of chloroplastic analyses is retrieved with moderate (bootstrap = 67%) to strong support (aLRT = 1), but now includes all the Neotropical species, even those of the *P. mapourioides* alliance which chloroplastic data placed in Clade III (Fig. 25a). The **bracteate group** splits in two clades, both with strong support (bootstrap = 100%, aLRT = 1) but not supported as sister to each other: the *P. ombrophila* alliance, and the remaining species which we call the **carinate subgroup**. The latter consists of two clades: the *P. vogeliana* alliance, including the atypical *P. bidentata* and *P. abouabouensis*, which is strongly supported in the ML analysis (aLRT = 1) but only weakly so in the MP analysis (bootstrap = 62%), and the *P. hypsophila* alliance with strong support (bootstrap = 99%, aLRT = 1). *P. manganotii* is sister to the rest of the *P. hypsophila* alliance, which is strongly supported (bootstrap = 99%, aLRT = 1). **Clade II** is moderately supported (bootstrap = 59%, aLRT = 0,91) and includes two main subclades (Fig. 25b): the *P. ebensis* alliance, with strong support (bootstrap = 93%, aLRT = 0,96), and the rest of the species which we call the **nodulate group**, with weak (aLRT = 0,79) to moderate support (bootstrap = 83%). The nodulate group, which includes mostly (but not only) nodulated species, is poorly resolved. Well-supported subclades are *P. limba/P. tetragonopus/P. calva/P. subpunctata* (bootstrap = 95%, aLRT = 1), *P. calceata/P. lanceifolia/P. viticoides* (bootstrap = 94%, aLRT = 1), *P. bifaria/P. brachyanthoides* (bootstrap = 100%, aLRT = 1), *P. petiginosa/P. alsophila* (bootstrap = 100%, aLRT = 1), *P. holtzii/P. linearisepala/P. pumila* (bootstrap = 96%, aLRT = 1), *P. mannii/P. anthocleistifolia* (bootstrap = 89%, aLRT = 1), *P. faucicola/P. punctata* (bootstrap = 100%, aLRT = 1) and *P. foliosa/P. reitsmarum* (bootstrap = 97%, aLRT = 1); in the ML analysis the latter group is weakly supported as sister to the rest of the species. **Clade III**, with the exclusion of the various elements discussed above (Clade III-bis, *P. mapourioides* group, *P. fimbriatifolia* and *P. ituriensis*) is now entirely African. It consists of a large core group of species with strong support (bootstrap = 92%, aLRT = 1), and numerous basal taxa with badly resolved topology (Fig. 25c). Among these basal taxa the *P. clausa* alliance (bootstrap = 94%, aLRT = 1), *P. dermatophylla/P. succulenta* (bootstrap = 98%, aLRT = 1), *P. gillettii/P. venosa* (bootstrap = 100%, aLRT = 1) and *P. evrardiana/P. articulata* (bootstrap = 89%, aLRT = 1) emerge as well-supported subclades. The core group of Clade III is poorly resolved internally, although some well-supported subgroups emerge: *P. capensis/P. eminiiana* (bootstrap = 100%, aLRT = 1), *P. arborea/piolampra* (bootstrap = 100%, aLRT = 1), *P. eladii/P. aurantiiflora* (bootstrap = 89%, aLRT = 1), *P. droissartii/P. taedoumgii* (bootstrap = 97%, aLRT = 1), the *P. subobliqua* alliance (bootstrap = 88%, aLRT = 1), *P. bakossiensis/P. sp. nov. "Rumpi"* (bootstrap = 100%, aLRT = 1) and the *P. globiceps* alliance (bootstrap = 97%, aLRT = 1). The latter two subgroups are placed as sister to each other, but with variable support (bootstrap = 59%, aLRT = 1). Other subgroups which are strongly supported in the ML analysis but only weakly or moderately so in the MP analysis are the *P. gabonica* alliance (bootstrap = 68%, aLRT = 1), the *P. chalconeura* alliance (bootstrap = 56%, aLRT = 1) and the *P. varians* alliance (bootstrap = 71%, aLRT = 1).

The **combined analysis** (chloroplastic + nuclear markers) gives results closely similar to those obtained from nuclear markers alone (Fig. 26), with the following exceptions. Within **Clade I**, the **bracteate group** is recovered as monophyletic with strong support (bootstrap = 96%, aLRT = 0,97); it includes two subclades, the *P. ombrophila* group and the carinate group, both strongly supported (bootstrap = 100 and 96%, aLRT = 1 for both). The *P. mapourioides* group is weakly supported as sister to Clade I (MP analysis, bootstrap = 52%) or is part of an unresolved basal polytomy (ML analysis).

4.4 - Discussion

4.4.1. Comparison between nuclear and chloroplastic data

Analyses based on nuclear markers give a better resolved topology than those based on chloroplastic markers. This is a common situation, due to the higher mutation rate of nuclear markers. The positions suggested by both types of markers are congruent for most of the taxa. Major incongruencies, however, concern the position of the *P. mapourioides* alliance (placed in Clade I by nuclear data and Clade III by chloroplastic data), of *P. fimbriatifolia* and *P. ituriensis* (basal in the *Psychotria* core group vs. nested within Clade III) and of *Streblosa* (sister to the rest of the *Psychotria* complex vs. basal in the Pacific Clade). Possible explanations of these incongruencies are incomplete lineage sorting, or problems related to the reconstruction method, e.g. long-branch attraction (Bergsten 2005). The latter explanation is especially likely in the case of *Streblosa*.

The results of the combined analyses are overall very similar to those obtained from nuclear markers; this is largely due to the higher number of polymorphic sites in the nuclear markers.

4.4.2. Comparison with previous results

Our results are generally congruent with the previous study of Andersson (2002b) based on the chloroplastic rps16 intron. It is more difficult to compare them with the ITS study of Nepokroeff et al. (1997), because their sampling is very different from ours, and African species in particular are hardly represented.

Chloroplastic data, not surprisingly, gives a topology highly similar to Andersson's, where all his main clades are retrieved (Clades I, II, III, IV, and the Pacific clade). Nuclear data agrees except in the cases of incongruence reported above, and also in the case of Clade III-bis which is separated from Clade III (a position not supported, but not strongly contradicted by chloroplastic data).

Clade IV and the Pacific clade form basal groups within the *Psychotria* complex, which confirms Andersson's results, but the position of the Pacific clade as sister to the rest of the *Psychotria* complex (including Clade IV), well-supported in his study, is not (nuclear data) or weakly so (chloroplastic data) supported in our results.

An interesting discovery, allowed by our extensive African sampling, is that Clade II, thought to consist only of species with bacterial nodules (Andersson 2002) also includes some non-nodulated species, unrepresented in Andersson's analyses.

A few of the samples used in Andersson's (2002b) study were wrongly identified: *P. brachyanthoides* (= *P. schweinfurthii*), *P. comperei* (= *P. auxopoda*), *P. djumaensis* (= *P. walikalensis* subsp. *montana*) and *P. maingayi* (= *P. punctata*). This explains the anomalous position of *P. brachyanthoides* in Clade I (in our study it belongs to Clade II, which is coherent with the presence of bacterial nodules) and of the Asian *P. maingayi* in Clade II, which only includes African and Madagascan species.

4.4.3. Specific delimitation

Species represented by more than one sample are, in most cases, supported as monophyletic, which brings new support for their delimitation: *P. albicaulis*, *P. alsophila*, *P. auxopoda*, *P. brandneriana*, *P. calva*, *P. cryptogrammata*, *P. desseinii* (two subspecies), *P. dorotheae*, *P. eminiana*, *P. faucicola*, *P. heterosticta* (only var. *heterosticta* was represented however), *P. kimuenzae*, *P. nigropunctata*, *P. nimbana*, *P. psychotrioides*, *P. punctata*, *P. rubripilis*, *P. schweinfurthii*, *P. sitae* (two subspecies), *P. solfiana*, *P. subobliqua*, *P. uapacifolia*, *P. vaginalis*, *P. venosa*, *P. yaoundensis*.

Species not supported as monophyletic include *P. calceata*, *P. potanthera*, *P. varians*, and many species of the *P. hypsophila* alliance (*P. brachypus*, *P. ceratoloba*, *P. hypsophila*, *P. ledermannii*, *P. letestui* and *P. stenostegia*). These cases can be due to low resolution (especially in the *P. hypsophila* alliance), incomplete lineage sorting, hybridisation between related species (e.g. *P. satabiei* is suspected, from morphological evidence, to be a fixed hybrid between *P. varians* and *P. raynaliorum*), or incorrect delimitation. The latter hypothesis is to be seriously considered in the case of highly polymorphic species, e.g. *P. calceata*, *P. ceratoloba*, *P. ledermannii* or *P. varians*.

In several cases, new specific delimitations, proposed in this thesis based chiefly on morphology, are supported by molecular data. For example, *P. globosa*, treated in a very broad way by Petit (1964), is newly split into several species (*P. globosa* s.str., *P. hedraeocephala*, *P. hexamera*, *P. oblanceolata* and *P. vaginalis*) based mostly on characters of the corolla. Molecular data confirms that at least *P. globosa* sensu stricto and *P. vaginalis* are genetically distinct from the rest. *P. bidentata* and *P. hypsophila*, formerly treated as varieties of *P. peduncularis*, differ from the latter in key characters of the involucre (see below) and our molecular study confirm they represent distinct lineages (Figs. 22a, 23a, 24a). *P. anetoclada* and *P. subobliqua*, synonymised under the latter by Petit (1964), differ in calyx morphology (truncate vs. lobed) and pattern of the young fruits (striped vs. plain green). Data from nuclear markers suggests they are not each other's closest relative (Figs. 23c, 24c).

4.4.4. Implications for infrageneric classification

Our data shows the need for revision of Petit's (1964, 1966) infrageneric classification; none of his sections is actually supported as monophyletic in the present study. It also appears that some of the large clades have no obvious morphological support. The present state of knowledge does not allow to suggest a satisfactory alternative classification, though an informal grouping can be proposed. We will discuss first the main clades and then some species of particular position.

Pacific clade – This group is strongly supported as monophyletic (although there is conflict between nuclear and chloroplastic markers regarding the position of *Streblosa*). It includes the myrmecophytic genera, *Calycosia* (according to Andersson 2002), *Dolianthus*, and a number of *Psychotria* species from Hawaii, Fiji, Samoa and New Guinea. Presumably most of the red-fruited Pacific species of *Psychotria* belong here. The group is absent from New Caledonia (L. Barrabé pers. comm.) and apparently also from Australia. So far as known, South-east Asian representatives of this group are limited to the

myrmecophytic genera; however, very few of the Asian *Psychotria* have been sequenced so far, and it is not impossible some may belong here.

We have only limited experience of this group, which is morphologically extremely diverse, regarding e.g. the general habit, stipules, corolla and pyrenes. The presence of *Dolianthus* and the myrmecophytic genera in this group makes the genus *Psychotria* paraphyletic, so if we are to recognise only monophyletic groups, either these genera will have to be merged within *Psychotria* or the latter subdivided. This, however, is beyond the scope of this paper, and can only be done after a serious morphological study of the Pacific Clade members.

Clade IV – This group occurs in south-east Asia, New Guinea, Fiji, Australia, and New Caledonia where it is particularly well represented (L. Barrabé pers. comm.). It is best characterised by white fruits; presumably all Asian/Pacific species of *Psychotria* with this fruit colour belong here. Two strikingly different types of habit are encountered in this group, species from Australia and New Caledonia being shrubby, while those from the rest of the range are specialised climbers with adventitious roots (a habit reminiscent of ivy, *Hedera helix*). These two groups very likely represent different clades, but conclusive phylogenetic support is lacking so far.

White-fruited species of *Psychotria* also occur in Africa (e.g. *P. vogeliana*, *P. bidentata*, *P. elephantina*). However, these differ in having conspicuous bracts and bifid stipules with a basal keel, and belong to different groups, discussed below.

***P. fimbriatifolia* and *P. ituriensis*.** These two species form a well-supported group which is probably the most basal branch in the *Psychotria* core group. Although they differ in flower and stipule morphology, they closely resemble each other in their rhizomatous habit, glomerulate inflorescences, and particularly in their orange fruits with smooth pyrenes and entire seeds. Petit (1964) included them in a very heterogeneous section *Bracteatae*, where they are aberrant due to their smooth pyrenes, entire seeds and non-carinate stipules. A new infrageneric group will be necessary to accommodate them.

***P. ebensis* alliance.** This group of three species from West-Central Africa, *P. ebensis*, *P. janssensii*, and *P. radifera*, is well-supported, and placed by most analyses as sister to the nodulate group. It is well-characterised by the combination of sheathing stipules, paniculate inflorescences, red fruits, pyrenes ridged dorsally, seeds with a T- or Y-shaped ventral furrow, and corolla lobes ending with a linear appendage on the inner side. The latter character is very rare in the genus, being shared by *P. raynalianum* and *P. satabiei* (otherwise unrelated, and having free stipules, glomerulate inflorescences and smooth pyrenes). The relationship to the nodulate species is unexpected, because these differ in e.g. free stipules and corolla with no internal appendages, and have smooth to faintly ridged pyrenes. Petit (1964) placed *P. ebensis* in a broadly defined sect. *Bracteatae* (the other two species were not yet described). Species of the latter, besides lacking internal corolla appendages, normally have free stipules and seeds with two shallow ventral grooves.

Nodulate group. This group, well-supported but internally not well-resolved, includes all African species with bacterial nodules placed in subg. *Tetramerae* by Petit (1966) but also several species lacking these nodules. Most of these non-nodulate elements were left unplaced in Petit's (1964) infrageneric classification, and were already suggested to have some relationship with the nodulate species (Petit 1964:

182). Members of the nodulate group all have red fruits and inflorescences with bracts almost wanting, but they are quite variable e.g. in seed anatomy and do not show any obvious synapomorphy.

Due to low resolution, relationships within this group are not evident. Among the well-supported subgroups, however, most are corroborated by morphology. For example *P. ceratalabastron* and *P. humilis* share corniculate flower buds; *P. alsophila* and *P. petiginosa* share a narrow and internally glabrous corolla tube; *P. moninensis*, *P. miombicola* and *P. tenuissima* are all savanna species with nodules restricted to the midrib, strongly didymous fruits and seeds with a \pm T-shaped ventral groove; *P. faucicola* and *P. punctata* also have seeds with a T-shaped ventral groove, but their nodules are dispersed in the lamina.

The non-nodulate species of this group are evidently not monophyletic. *P. foliosa* and *P. reitsmarum* are probably basal elements of the clade, as suggested in the combined analysis. Their close relationship is supported by morphology, both species having strongly costate pyrenes and seeds with two ventral grooves forming a V. *P. limba* and *P. tetragonopus* form a clade with two nodulated species (*P. calva* and *P. subpunctata*) and it is clear that in their case a secondary loss of the nodules has occurred. The case of the eight remaining species (*P. calceata*, *P. lanceifolia*, *P. marantifolia*, *P. nubisylvae*, *P. patuloneura*, *P. potanthera*, *P. senterrei*, and *P. viticoides*) is not evident. These species form a clade in the combined analysis only, and with weak support; but they are morphologically coherent (e.g. in their entire seeds, and \pm fimbriate stipules surrounding the base of the peduncles) and a close relationship between them makes little doubt. It is unclear whether they lost their nodules, or whether they form an unrecognised basal group.

Bracteate group. This group includes most of the African species placed in sections *Bracteatae* and *Involucratae* (Petit 1964, Verdcourt 1975); excluded are some aberrant species, which are discussed separately above (*P. ebensis*, *P. fimbriatifolia*, *P. ituriensis*) or below (*P. globosa* s.l., *P. camptopus* and relatives). Species of the bracteate group have well-developed bracts, costate pyrenes, bifid stipules, and fruit colours generally other than red. There has been one reversal to red fruits in *P. latistipula*, *P. schweinfurthii*, and *P. kitsonii* (the latter not sequenced, but clearly related to the other two). The bracteate group shows interesting morphological variation, some of which certainly has phylogenetic significance; so the various elements of this group are discussed in some detail below.

The *P. ombrophila* alliance is presumably the most basal clade of the bracteate group, although nuclear markers isolate it from the rest. This is a small and morphologically coherent group of five species, all West African: *P. biaurita*, *P. ombrophila*, *P. yapoensis*, *P. micheliae* and *P. voorhoevei* (the latter two not sequenced, but evidently related). These species have well-developed bracts, dark blue to black fruits, and costate pyrenes, all characters pointing to a position in the bracteate group. They are further characterised by seeds with a deep T-shaped ventral groove, and free stipules lacking a basal keel; in other species of the bracteate group the stipules are keeled, sometimes only slightly so (e.g. *P. klainei*, *P. yaoundensis*).

The *P. hypsophila* alliance is a well-supported group. It includes most of the species placed in sect. *Involucratae* by Verdcourt (1975) but not the type species *P. peduncularis*. Species of this group have white to black (generally blue) fruits, keeled stipules, and flowers in involucrate heads surrounded by at least two pairs of entire free bracts. The seeds are entire or (usually) with two shallow ventral grooves. Resolution in this group is very poor (see section 4.4.3).

The position of *P. mangenotii* as sister to the *P. hypsophila* alliance, suggested by nuclear markers, is coherent with morphology: *P. mangenotii* also has an involucre of entire free bracts, but the species' unique stipules, which are fused into a very long tube, would support its placement in section of its own.

The *P. vogeliana* alliance includes most of the species of sect. *Bracteatae*, save for the excluded elements mentioned above. These species have non-involucrate and generally ramose inflorescences, and (as in the *P. hypsophila* alliance) stipules with a basal keel and seeds with two shallow ventral grooves. *P. peduncularis* also belongs here; this species lacks a true involucre and its designation as the type of sect. *Involucratae* by Verdcourt (1975) is due to a misinterpretation of its identity. Although the monophyly of this group is uncertain (Figs. 22-24), it is practical to recognise it. The fruit colour is quite variable, being white or pale blue in most of the species, red in *P. latistipula*, *P. schweinfurthii* and *P. kitsonii*, and even black in *P. podocarpa* (not sequenced). The red-fruited species are presumably monophyletic, but the white-fruited species probably not, one of them, *P. reptans* (not sequenced here) being apparently related to *P. schweinfurthii* (e.g. in having the pyrenes slightly concave ventrally).

P. abouabouensis, although phylogenetically part of the *P. vogeliana* alliance, differs from the other species in having a peculiar cup-like involucre with the bracts entirely united (i.e., not the same type of involucre as found in the *P. hypsophila* alliance). Three species not included in our analysis, *P. guerzeensis*, *P. rubriceps*, and *P. spathacea*, also show this character and are presumably related. Their exact position with regards to the rest of the *P. vogeliana* alliance needs more study.

The position of *P. bidentata* also needs further investigation. This species is variously placed as a basal element of the bracteate group (chloroplastic data) or within the *P. vogeliana* alliance (nuclear data). It is morphologically unique in having an involucre consisting of a single pair of lobed free bracts, and might have to be placed in its own section when its relationships are better understood.

***P. camptopus* alliance.** This group of Central African species is quite distinct from the rest of the genus in having 3- to 4-locular ovaries, and a corolla which is yellow inside and white to red outside. Most of the species are further remarkable in having extremely long red peduncles (up to several metres), the exact function of which is unknown. Due to the well-developed bracts, *P. camptopus* and relatives were included by Verdcourt (1975) in sect. *Involucratae*, but they are markedly different, not only in their ovaries but also in having red fruits and lacking a basal keel on the stipules. Chloroplastic markers place *P. camptopus* and relatives in a largely unresolved Clade III, to which they bear little resemblance save for the red fruits, while nuclear markers place them in a different clade with *P. ealaensis* as a sister group (see discussion about this species below).

Clade III (sensu stricto). Most of the African species belong to this group, which includes Petit's sections *Holostipulatae*, *Paniculatae*, *Confertiflorae*, and *Flaviflorae* (except *P. limba*, which belongs to the nodulate group). This group is morphologically very complex with considerable and largely reticulate variation, and does not show any obvious synapomorphy. All of its members have red (rarely orange) fruits, which is the usual condition in the genus. All lack bacterial nodules. None of Petit's sections is supported as monophyletic, but the internal resolution of the clade is not good.

Among the well-supported subgroups, most are corroborated by morphology. For example *P. capensis* and *P. eminiiana* share yellow flowers (a condition also found in several Madagascan species, presumably

related but not included in our analysis). *P. bakossiensis* and *P. sp. nov. "Rumpi"* share sessile glomerulate inflorescences, lanceolate calyx lobes, and grey-white stems. *P. eladii* and *P. aurantiiflora* have similar stipules (bifid, hairy at base and margins) and a granulate lower leaf surface. *P. arborea* and *P. piolampra* both have the corolla orange outside, and a bright green colour on drying. Members of the *P. gabonica* alliance also have the corolla orange outside (except *P. cheekii*, the most basal member, which has an entirely whitish corolla).

P. gillettii and *P. venosa* are closely related, as are also *P. dermatophylla* and *P. succulenta*; these two groups closely resemble each other (e.g. in the arborescent habit, inflorescence and stipule shape, seed anatomy) so their position in separate clades is unexpected and likely to be an artifact of phylogenetic reconstruction.

The *P. clausa* alliance is a very distinct group characterised by rhizomatous habit, sheathing stipules, fleshy leaves, long calyx-lobes, and 4-sulcate pyrenes. *P. vaginalis* and *P. globosa* are very close morphologically to this group (although the latter has generally free stipules) and are presumably related, although there is no phylogenetic support for this affinity.

Of particular interest is *P. bracteosa*, type of the monospecific genus *Peripeplus*, which was accepted by Petit (1964) based on the supposedly axillary inflorescences (they are actually terminal) and pyrenes opening by 4 dorsal slits (the material seen by us shows 5 slits, which is nevertheless aberrant in *Psychotria*). *P. bracteosa* has an unusual facies but shows no significant differences from *Psychotria* apart from the opening of the pyrenes, and phylogenetic analyses show it to be nested within *Psychotria*, where it has an unresolved position in Clade III. The suggested affinities with *P. succulenta* and *P. dermatophylla* (chloroplastic markers) or *P. walikalisensis* (nuclear markers) are weakly supported, and rather unlikely in view of morphology.

P. lucens – This species occupies a basal position in Clade I. This is rather unexpected since, from a morphological point of view, it does not significantly differ from the species of Clade III.

P. ealaensis – The position of this species is problematic. Chloroplastic markers place it at an unresolved basal position in Clade III, while nuclear markers place it as sister to the *P. camptopus* group, in a separate clade (III-bis). It shows little morphological similarities to the latter apart from a red leaf midrib, but on the other hand, it closely resembles *P. walikalisensis* and *P. brassii* in the climbing habit and the presence of +/- flattened hairs inside the corolla tube, two very unusual characters in the genus. Such a level of convergence is rather difficult to believe, so we have doubts about the topology given by nuclear markers, which could be the result of long-branch attraction (both *P. ealaensis* and the *P. camptopus* group have rather long branches).

Fig. 24. Strict consensus of most parsimonious trees, based on chloroplastic data. See detail of Clades I-III on following pages. Black and grey stars denote Asian/Pacific and Neotropical species, respectively.

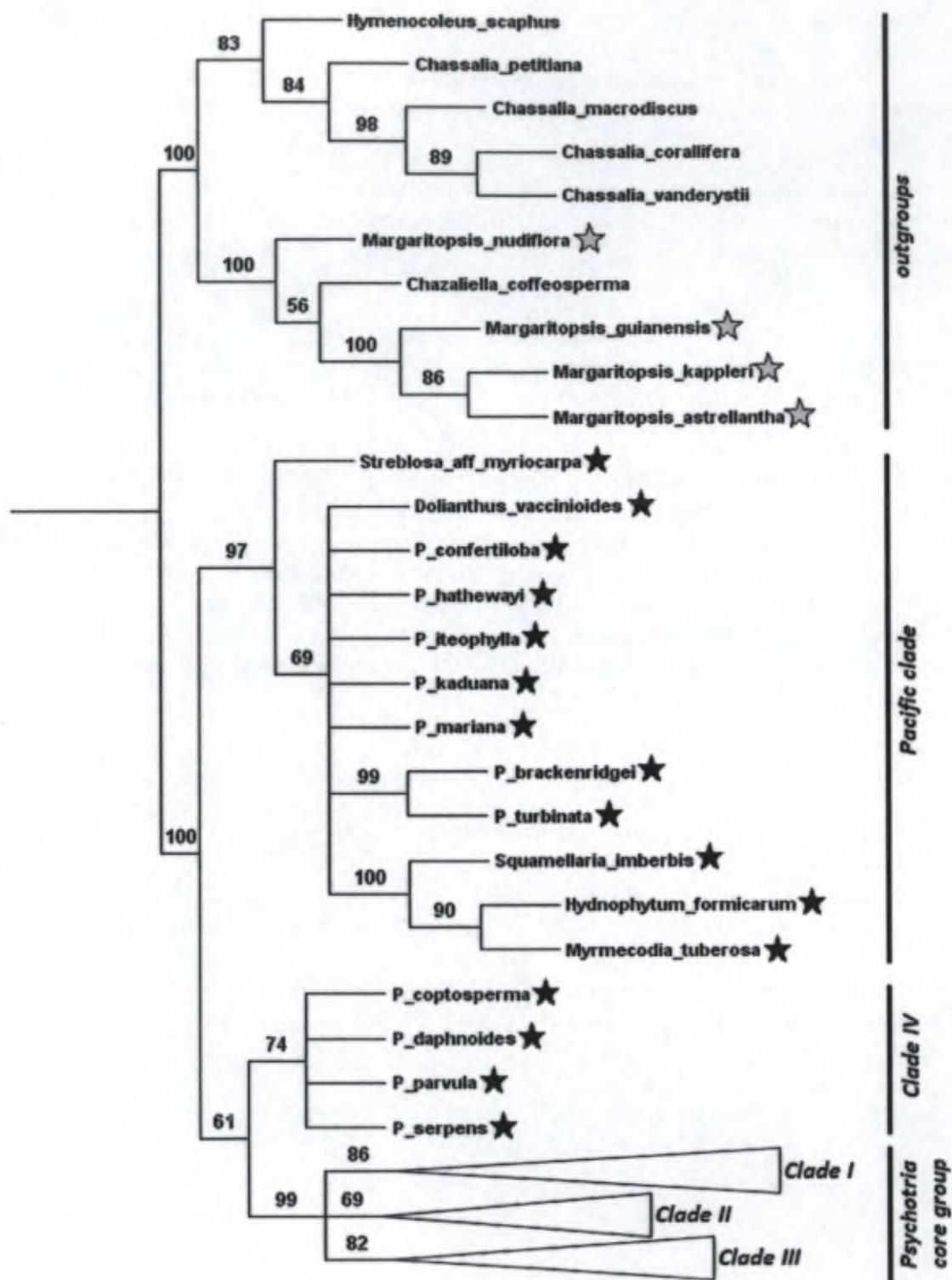


Fig. 24a. Continued from Fig. 24, detail of Clade I
A grey star denotes Neotropical species.

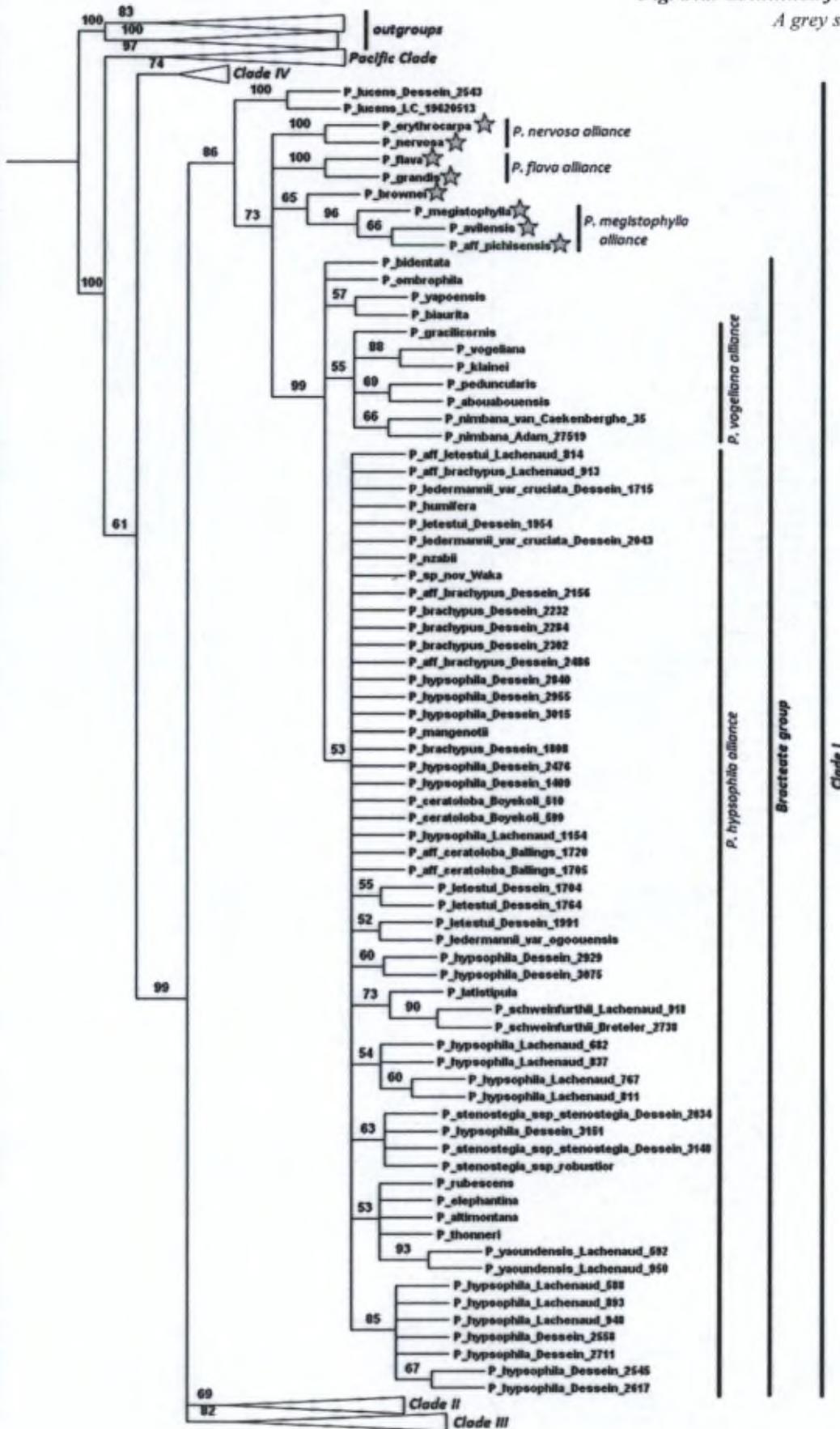
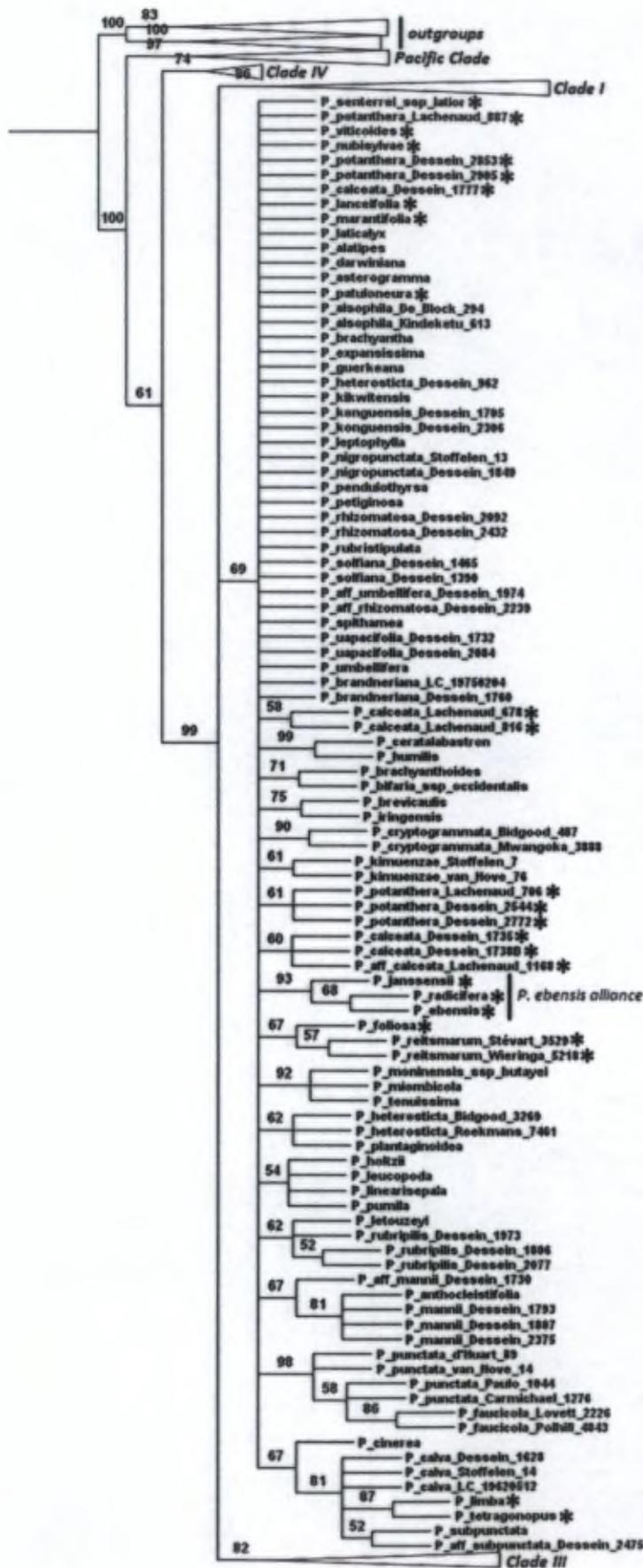


Fig. 24b. Continued from Fig. 24, detail of Clade II.
An asterisk denotes the non-nodulated species.



Clade II

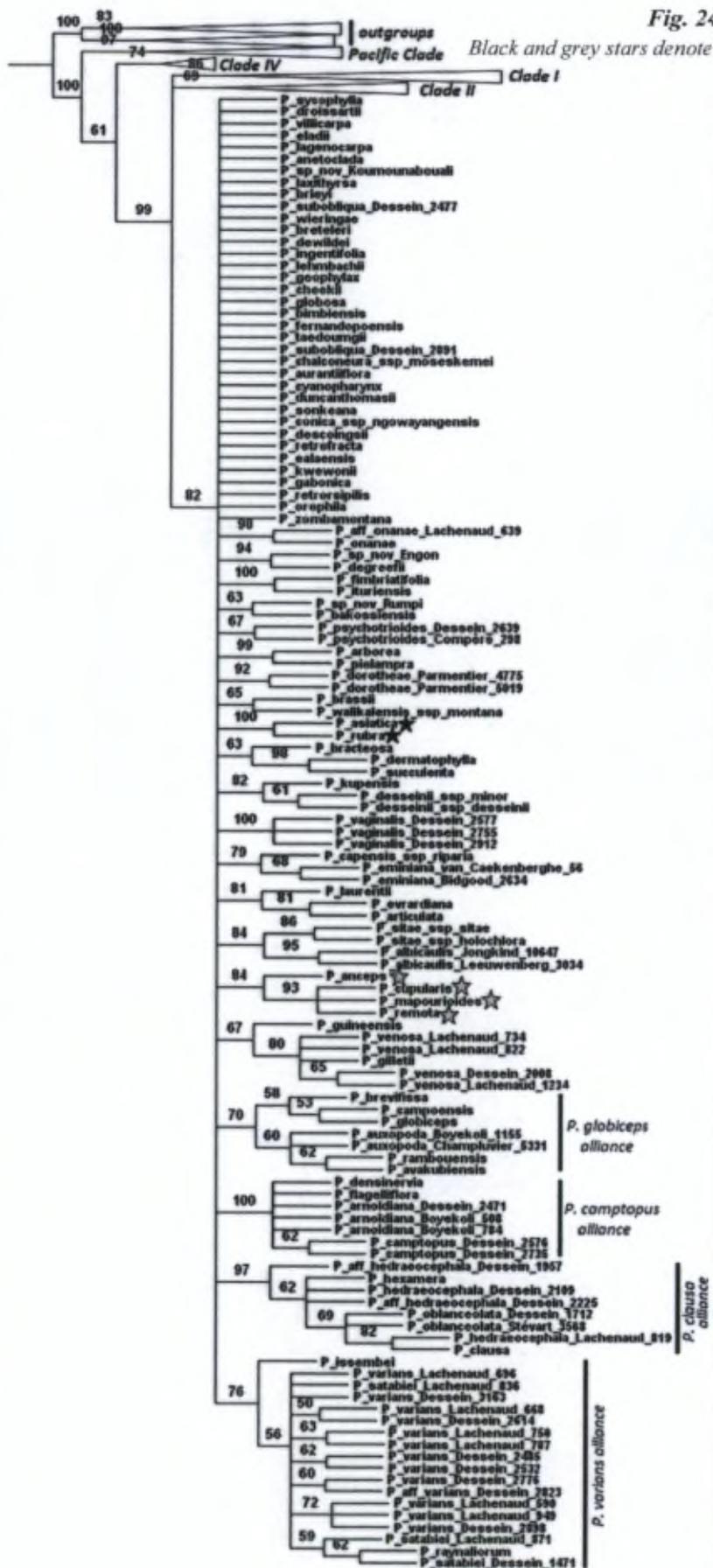


Fig. 24c. Continued from Fig. 24, detail of Clade III. Black and grey stars denote Asian/Pacific and Neotropical species, respectively.

Fig. 25. Strict consensus of most parsimonious trees, based on nuclear data. See detail of Clades I-III on following pages. Black and grey stars denote Asian/Pacific and Neotropical species, respectively.

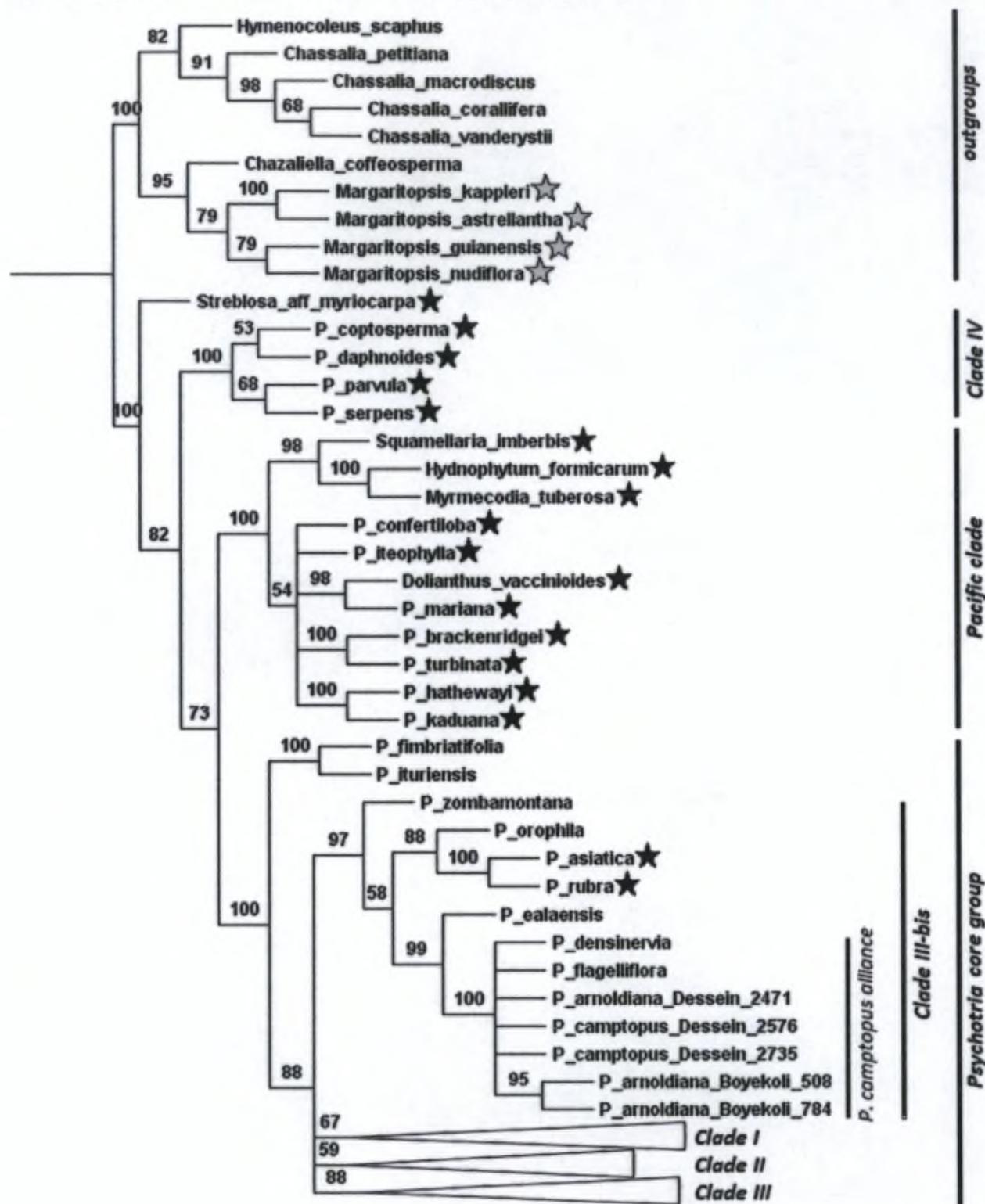
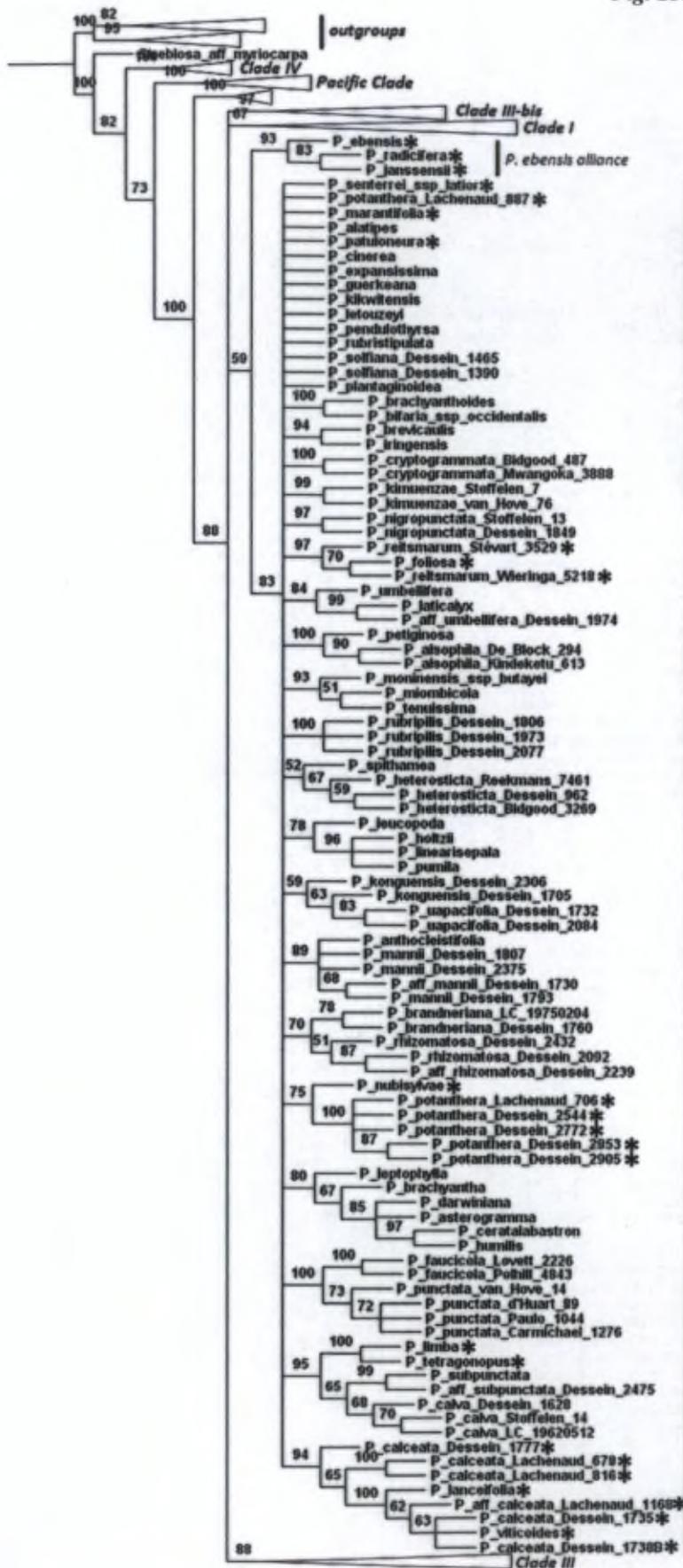


Fig. 25b. Continued from Fig. 25, detail of Clade II
 An asterisk denotes the non-nodulated species.



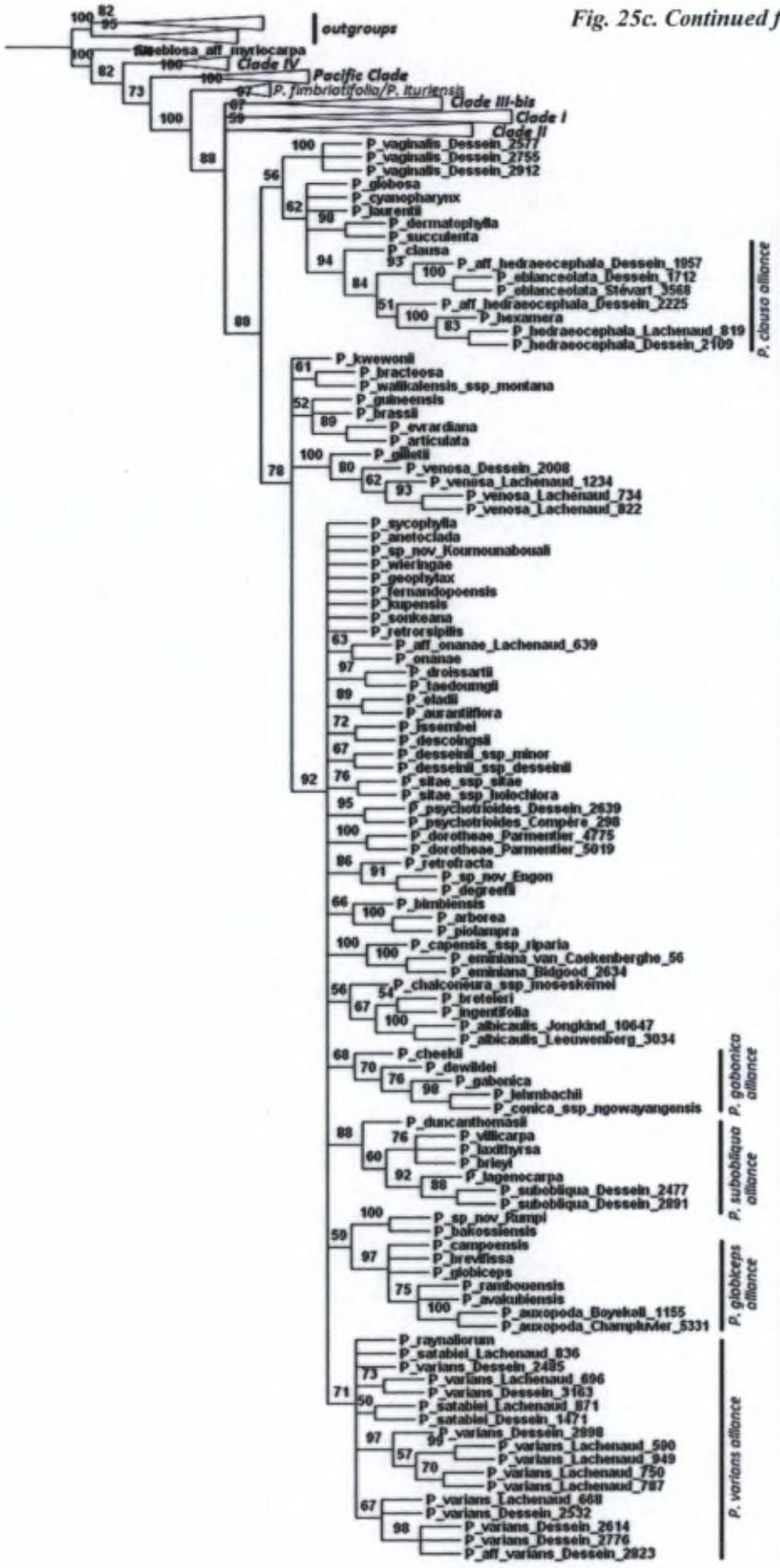
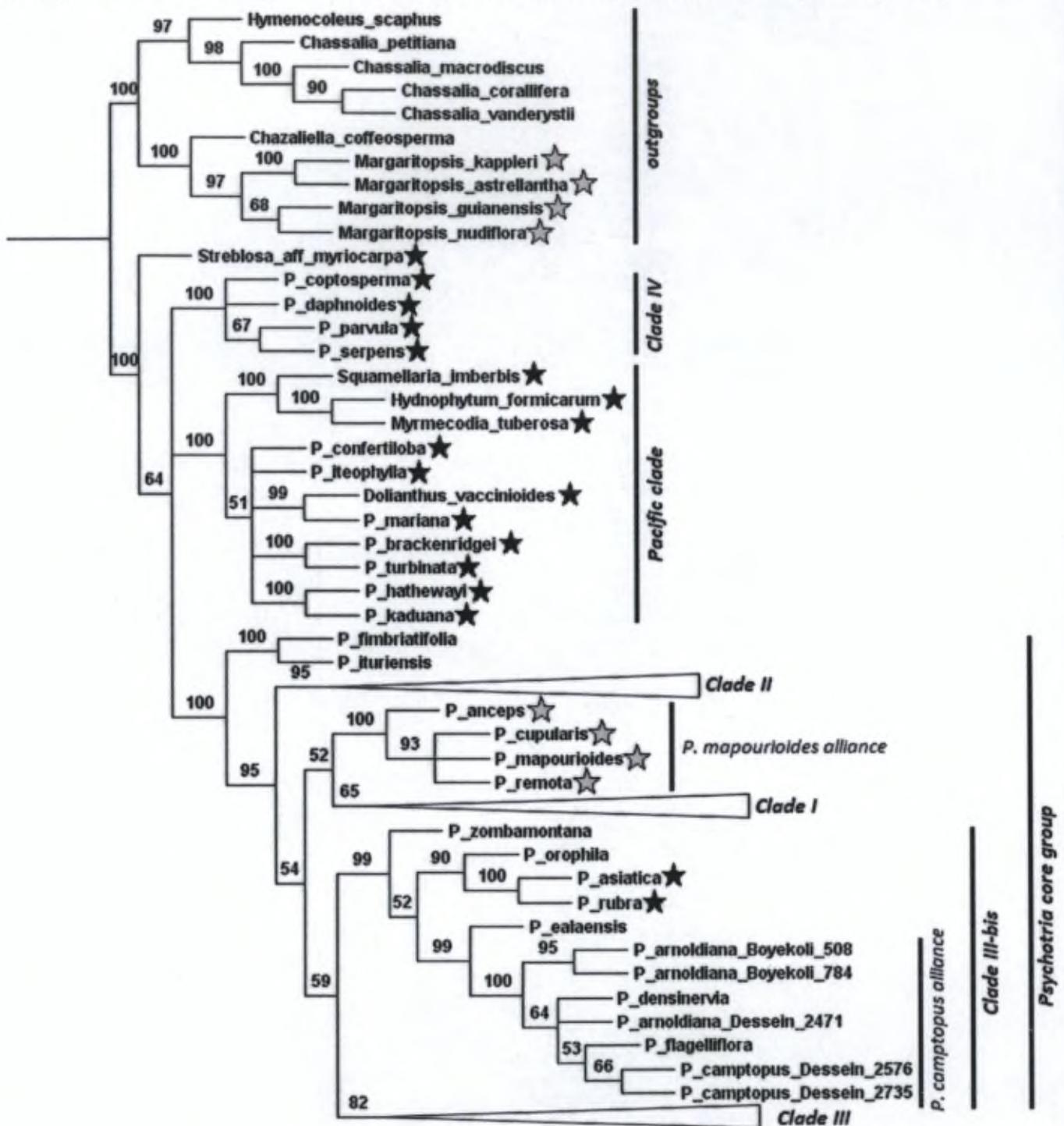


Fig. 25c. Continued from Fig. 25, detail of Clade III

P. clausa alliance
P. gabornica alliance
P. subobliqua alliance
P. gibbiceps alliance
P. varians alliance

Fig. 26. Strict consensus of most parsimonious trees, based on the combination of nuclear and chloroplastic data. See detail of Clades I-III on following pages. Black and grey stars denote Asian/Pacific and Neotropical species, respectively.



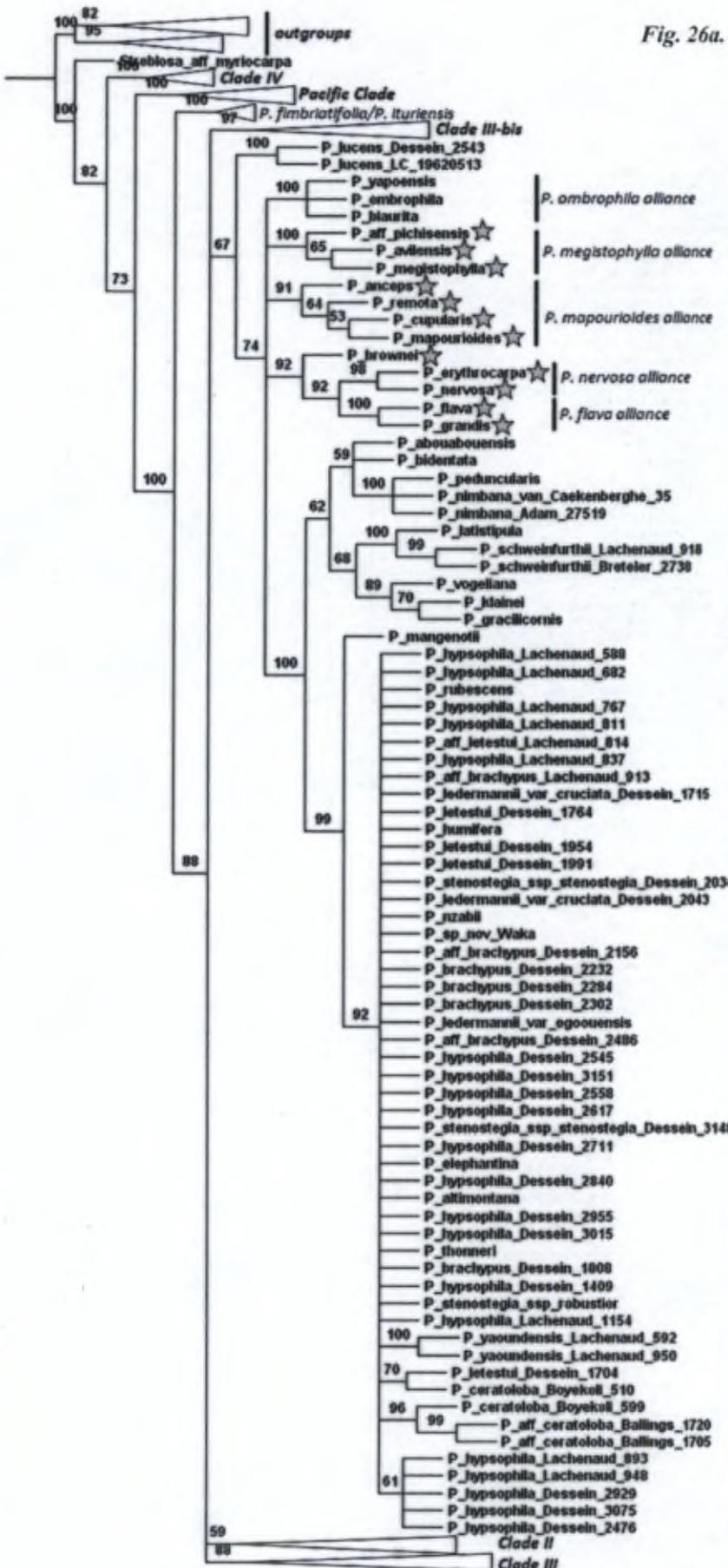


Fig. 26a. Continued from Fig. 26, detail of Clade I
A grey star denotes Neotropical species.

P. vogeliana alliance

P. hypsophila alliance

Bractea group

Clade I

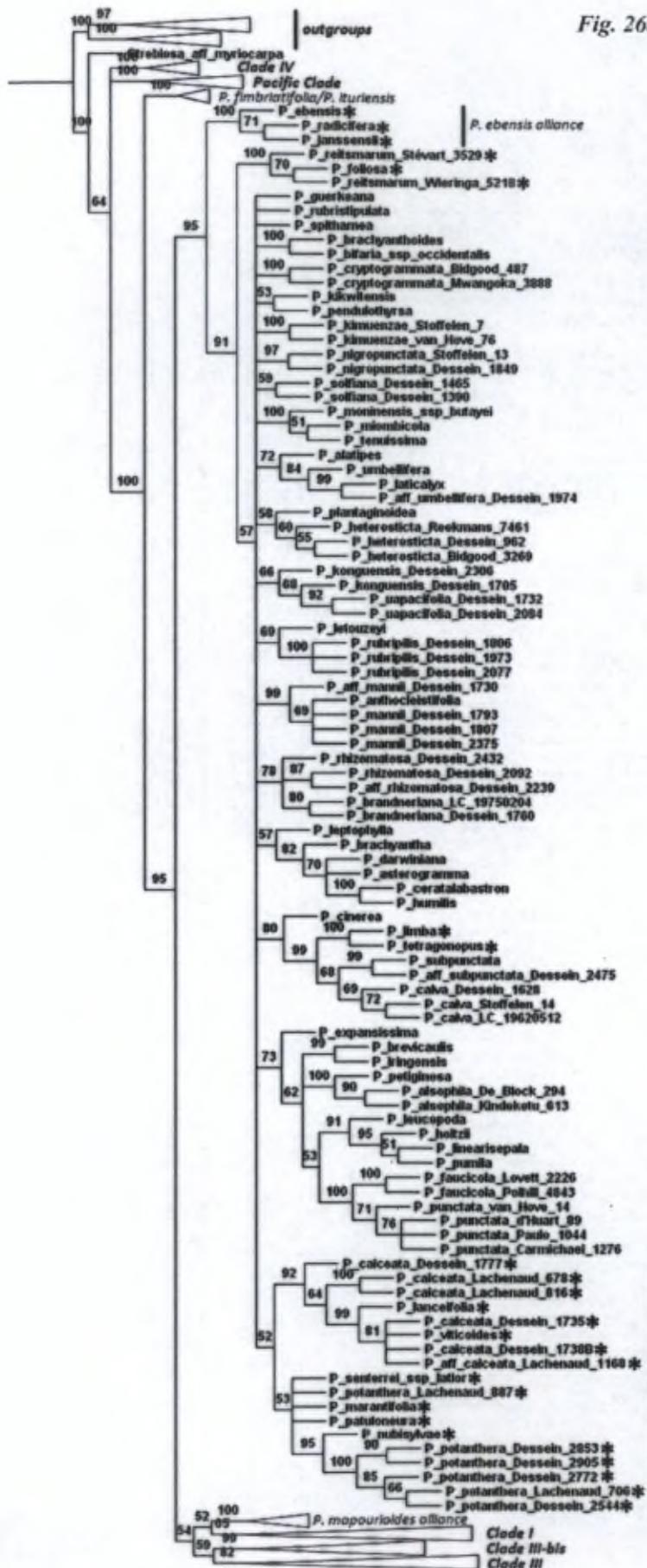


Fig. 26b. Continued from Fig. 26, detail of Clade II
An asterisk denotes the non-nodulated species.

Nodulate group

Clade II

P. calceata alliance

Clade I
Clade III-bis
Clade III

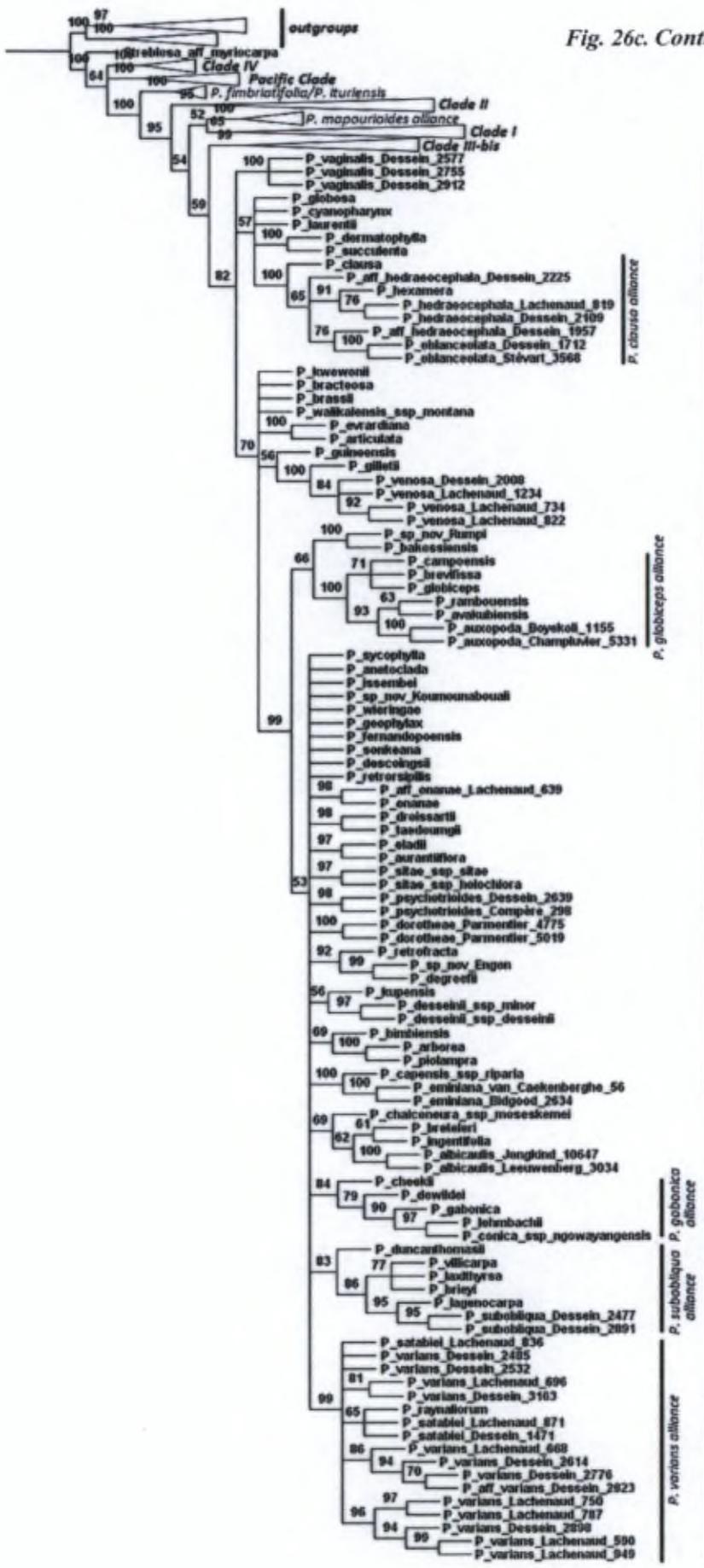


Fig. 26c. Continued from Fig. 26, detail of Clade III

Chapitre 5

Diversité et endémisme des *Psychotria* en Afrique occidentale et centrale

5.1 - Introduction

La végétation de l'Afrique tropicale n'est pas du tout homogène: on y trouve de nombreux milieux ayant des flores très différentes, tant par la composition que par la richesse spécifique. Deux tâches différentes se posent donc aux phytogéographes: la première consiste à décrire la variation observée, et la seconde à rechercher les facteurs susceptibles de l'expliquer.

Au point de vue descriptif, le travail le plus complet à ce jour est celui de White (1979, 1983) qui reconnaît en Afrique subsaharienne 14 régions phytogéographiques principales (Fig. 8). Sept de ces régions sont représentées en Afrique occidentale et centrale (voir Chapitre 1.2 pour la définition de notre cadre géographique). La région guinéo-congolaise est la plus étendue et également la plus diversifiée au point de vue floristique. Elle constitue le principal bloc forestier du continent africain, s'étendant de la Guinée jusqu'à la dorsale Congo-Nil avec une unique interruption au niveau du couloir du Dahomey (région sèche couvrant le Bénin, le Togo et l'est du Ghana).

La région guinéo-congolaise forme, par rapport au reste de l'Afrique, un ensemble très cohérent; cependant, sa composition floristique n'est pas homogène. Trois blocs principaux y ont été définis, appelés sous-centres d'endémisme (White 1979) ou domaines (Denys 1980): à l'ouest le domaine haut-guinéen, au centre le domaine bas-guinéen, et à l'est le domaine congolais (Fig. 9). Si le premier domaine, isolé par le couloir du Dahomey, est très bien individualisé, la délimitation des deux autres prête davantage à discussion. White (1979) considère qu'ils sont séparés par une zone plus pauvre en espèces, l'intervalle de la Sangha, centré sur cet affluent du Congo (Fig. 9). Pour Denys (1980), en revanche, les deux domaines sont contigus.

A une échelle plus fine, les botanistes ont depuis longtemps remarqué que certains secteurs sont particulièrement riches en espèces endémiques, comme le bassin du Cavally à la frontière Liberia/Côte d'Ivoire (Guillaumet 1967) ou le sud-ouest du Cameroun. Par ailleurs, de nombreuses espèces présentent, au sein d'une zone forestière continue, des distributions disjointes: Aubréville (1936) signalait notamment ce phénomène en Côte d'Ivoire chez plusieurs espèces de *Caesalpinaceae*.

Ces distributions fragmentées et/ou restreintes ont été généralement interprétées comme le résultat d'évènements paléoclimatiques. L'hypothèse d'une aridification récente du continent, ayant fragmenté une zone forestière autrefois continue, a d'abord été formulée par Aubréville (1949), puis développée par de nombreux auteurs, notamment Maley (1987, 1996) et a suscité de nombreuses discussions (par ex. White 1993, Sosef 1994, Robbrecht 1996). Selon Maley, la forêt aurait très fortement régressé au cours du Pleistocène pour ne subsister que dans certains refuges forestiers, localisés dans des régions montagneuses (Fig. 27). Ce dernier point contredit en partie Aubréville (1949) pour qui les refuges forestiers d'Afrique de l'ouest auraient été localisés près de la côte. Colyn et al. (1991) ont d'autre part proposé l'existence d'un refuge fluvial de plaine dans le bassin du Congo.

La révision taxonomique des *Psychotria* d'Afrique occidentale et centrale, effectuée dans le cadre de notre thèse, offre un cadre idéal pour une étude biogéographique, vu la grande diversité et la très large répartition du genre. Les *Psychotria* sont répandus dans presque toute l'Afrique tropicale, à l'exclusion des régions arides du Sahel, de la Namibie et de la corne de l'Afrique. Le genre est essentiellement forestier (il ne compte que quelques espèces adaptées aux savanes) et particulièrement diversifié dans la région

guinéo-congolaise, avec plus de 200 espèces. Les *Psychotria* sont en outre présents dans tous les types de forêts ; leur habitat est moins spécialisé, par exemple, que celui des *Begonia* précédemment étudiés par Sosef (1994) qui ont une forte affinité pour les régions de collines et sont largement absents des zones littorales.

Dans cette étude, nous identifierons tout d'abord les centres de diversité et d'endémisme des *Psychotria* en Afrique occidentale et centrale. Nous confronterons ensuite nos résultats avec ceux des travaux antérieurs, et discuterons des conclusions que l'on peut en tirer.

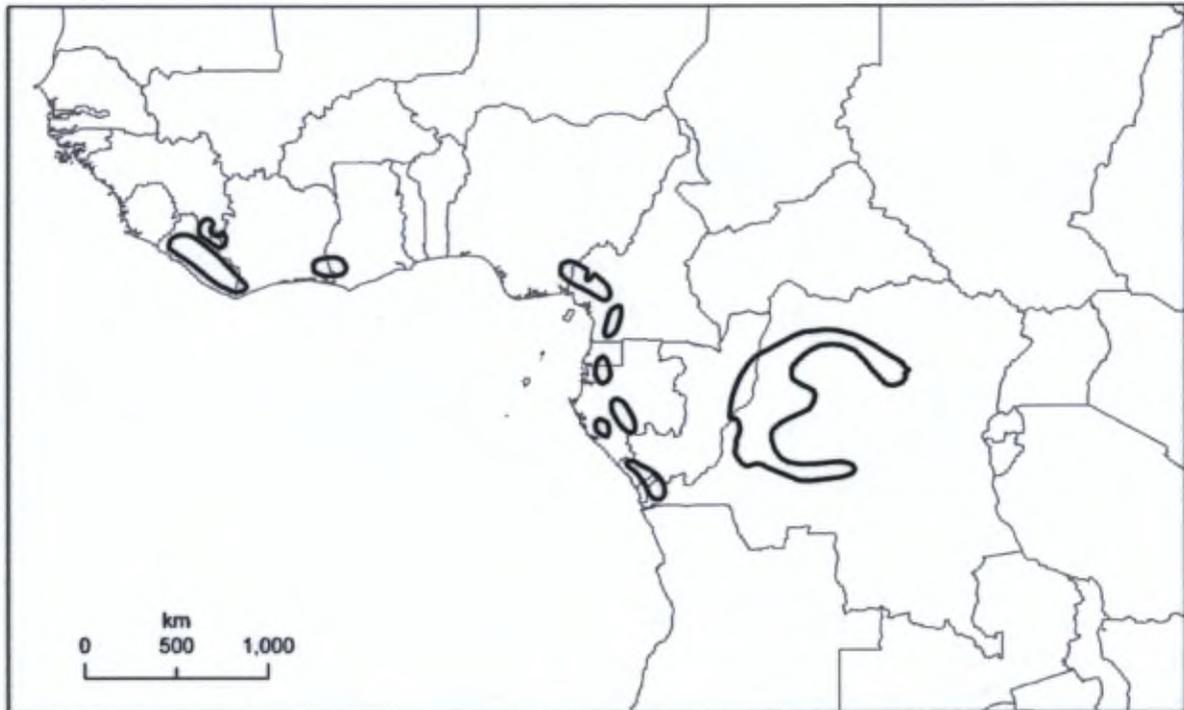


Fig. 27. Refuges forestiers potentiels en Afrique occidentale et centrale (adapté de Maley 1996).

5.2 - Matériel et méthodes

Géoréférencement des spécimens – Nous avons revu plus de 10000 échantillons de *Psychotria* d'Afrique occidentale et centrale, et les avons géoréférencés dans la mesure du possible (en excluant ceux dont la localité est douteuse ou trop vague). Lorsque les coordonnées de récolte ne figuraient pas sur l'étiquette du spécimen, nous les avons recherchées en consultant les références bibliographiques disponibles (Bamps 1982; Hall 1980b; Letouzey 1968b ; Chevalier 1908 ; Tardieu-Blot 1964 ; Hallé et al. 1968 ; Hallé 1978), les atlas nationaux du "U.S. Board of Geographic Names", les cartes IGN des différents pays concernés, la base de données de l'herbier de Wageningen, et la base de données personnelle de Robert J. Dowsett et Françoise Dowsett-Lemaire, que nous remercions pour leur aide. Nous n'avons pas tenu compte dans cette

analyse des taxons infraspécifiques. Les échantillons non identifiés avec certitude, ou représentant des espèces imparfaitement connues, ont également été exclus. Au final nous disposons d'une matrice de 9826 échantillons géoréférencés, représentant 232 espèces.

Analyses de diversité – Dans un premier temps, à l'aide du logiciel DIVA-GIS 7.5.0, nous avons calculé la richesse spécifique observée et le nombre d'échantillons récoltés pour chaque maille de 2 degrés de côté. Le choix de cette échelle représente un compromis entre, d'une part, l'exigence de précision géographique, et d'autre part, la nécessité d'avoir des données robustes. En choisissant des mailles plus fines, nos résultats auraient été davantage influencés par des biais locaux de prospection, tout particulièrement en ce qui concerne le bassin du Congo.

Nous avons ensuite réalisé, à l'aide du même logiciel, une analyse de raréfaction. Celle-ci consiste à calculer, pour chaque maille, le nombre d'espèces attendu pour un sous-échantillonnage aléatoire de k spécimens d'herbier. La formule analytique est la suivante (Hurlbert 1971) : pour une maille donnée,

$$S_k = \sum_s \left(1 - \frac{\binom{N - x_s}{k}}{\binom{N}{k}} \right)$$

où S_k est le nombre d'espèces attendu, N le nombre total de spécimens collectés dans la maille, et x_s le nombre de spécimens de l'espèce s collectés dans cette maille.

Cette méthode permet d'obtenir un estimateur de diversité non biaisé par rapport à la taille de l'échantillon. Elle est de ce fait intéressante pour des études fondées sur un inventaire des spécimens d'herbier, et a notamment été utilisée dans ce contexte par Droissart et al. (2012).

Deux facteurs sont à prendre en compte dans le choix de la valeur k . D'une part, plus k est faible et moins l'analyse est puissante pour détecter les écarts de diversité entre mailles, les espèces rares étant moins prises en compte (à l'extrême, pour $k = 1$, la diversité attendue est de 1 espèce dans chaque maille). D'autre part, l'estimation ne peut être effectuée que pour les mailles où $N \geq k$; une valeur de k trop élevée conduit donc à exclusion de l'analyse un grand nombre de mailles (ainsi, pour $k = 100$, seules 23 mailles peuvent être prises en compte). Nous avons dans notre analyse fixé k à 25, ce qui nous paraît représenter un bon compromis entre ces deux facteurs. L'analyse de raréfaction a donc porté sur 52 mailles couvrant la quasi totalité des domaines haut-guinéen et bas-guinéen, et une partie significative du domaine congolais (Fig. 30). A l'exception des périphéries ouest, sud et est de la cuvette congolaise, les mailles exclues sont principalement situées dans des régions de savane où le genre *Psychotria* est peu représenté.

Espèces à répartition restreinte – L'analyse de la distribution des espèces à répartition restreinte a été réalisée à une échelle plus fine, avec des mailles de 1 degré. Cette échelle permet une meilleure résolution géographique, et comme ces espèces sont principalement rencontrées dans des régions bien collectées, les biais locaux de prospection sont moins problématiques que dans l'analyse globale de diversité.

Nous avons inclus dans la catégorie "espèces à répartition restreinte" toutes celles dont l'aire couvre au maximum 4 mailles adjacentes (horizontalement, verticalement ou en diagonale) de 1 degré de côté (ce

qui implique que la distance maximale entre deux échantillons de ces espèces ne peut être supérieure à 630 km). Cette approche permet de ne pas exclure arbitrairement certaines espèces à aire très limitée, mais située au carrefour de plusieurs mailles (ce cas n'est pas rare, notamment dans le domaine bas-guinéen). Les espèces à aire disjointe ont été exclues.

Nous avons réalisé une sous-matrice des espèces à répartition restreinte, comportant 64 espèces (soit 27,5% de l'effectif total) représentées par 612 échantillons, et calculé le nombre de ces espèces présentes dans chaque maille de 1 degré de côté.

Cartes de distribution – Nous avons réalisé pour chaque espèce des cartes de distribution, qui ont été utilisées pour l'analyse de la chorologie des espèces (voir 5.3.2). Ces cartes sont présentées dans le Volume III de cette thèse ; seuls quelques exemples sont repris dans ce chapitre.

5.3 - Résultats

5.3.1. Analyse globale de diversité

L'analyse globale de diversité (Fig. 28) donne des résultats très marqués. Le genre *Psychotria* est particulièrement diversifié dans le domaine bas-guinéen, principalement au Cameroun et au Gabon où sont observées toutes les valeurs de richesse supérieures à 40 espèces. La maille la plus riche est celle de Bipindi-Akom II dans le sud du Cameroun (89 espèces), suivie par la maille des Monts Cameroun et Kupe à la frontière Nigeria/Cameroun (77 espèces) et par celle des Monts de Cristal à la frontière Gabon/Rio Muni (75 espèces).

Le domaine haut-guinéen, nettement moins riche que le bas-guinéen, montre cependant un centre significatif de diversité dans sa partie occidentale (Liberia et sud-ouest de la Côte d'Ivoire) avec un maximum de 33 espèces dans la maille de Taï-Tabou et 31 dans celle des Monts Nimba. La partie orientale est plus pauvre en espèces, avec toutefois une richesse légèrement plus élevée (22 espèces) au niveau de la frontière Ghana/Côte d'Ivoire.

La diversité est globalement peu élevée dans le bassin du Congo, avec des valeurs comprises entre 5 et 20 espèces; seule émerge nettement la maille de Yangambi avec 32 espèces.

La comparaison des Fig. 28 et 29 montre une corrélation nette entre richesse spécifique et nombre de collections ; en particulier, les trois mailles les plus riches sont également les mieux collectées, avec plus de 500 spécimens.

L'analyse de raréfaction (Fig. 30) confirme dans l'ensemble les résultats de l'analyse globale de diversité (Fig. 28). La diversité attendue atteint ses valeurs maximales dans le domaine bas-guinéen, tandis qu'elle est globalement comparable dans les deux autres domaines. Dans le domaine haut-guinéen, elle est relativement élevée du Liberia au Ghana, à l'exception d'un corridor plus pauvre au centre de la Côte d'Ivoire. Dans le domaine congolais, le nombre d'espèces attendu dans la maille de Yangambi n'est pas supérieur à celui des mailles voisines ; ce résultat suggère que le nombre élevé d'espèces observées dans cette maille (Fig. 28) est lié à l'intensité des prospections (Fig. 29).

5.3.2. Chorologie globale des espèces

L'étude des distributions individuelles des espèces permet d'affiner les résultats précédents. Sur les 232 espèces présentes dans notre région d'étude, la grande majorité (219) sont guinéo-congolaises, essentiellement ou strictement. Les autres sont soudano-zambésiennes (10 espèces) ou ont une distribution à dominance est-africaine (3 espèces).

Parmi les trois domaines de la région guinéo-congolaise, le domaine bas-guinéen est de loin le plus riche avec 176 espèces dont 117 endémiques, soit un taux d'endémisme remarquable de 66%. Plus de la moitié des espèces d'Afrique occidentale et centrale sont en fait endémiques de ce domaine.

Le domaine haut-guinéen compte 56 espèces dont 30 endémiques au sens large (nous y avons inclus 5 espèces dont l'aire s'étend légèrement plus loin vers le nord-ouest, jusqu'au Fouta-Djalon ou en Casamance). Il est donc nettement moins riche que le domaine bas-guinéen mais son taux d'endémisme est également très élevé (53%).

Le domaine congolais compte 64 espèces dont 11 endémiques au sens large (y compris 2 espèces qui en débordent légèrement vers le sud, dans la zone de transition guinéo-zambésienne). Son taux d'endémisme est donc de 17 %, soit beaucoup moins que les deux autres domaines, bien que la diversité spécifique soit légèrement supérieure à celle du domaine bas-guinéen.

5.3.3. Distribution des espèces à aire restreinte

L'analyse de la distribution des espèces à aire restreinte donne également des résultats très tranchés (Fig. 31). On observe une forte concentration de ces espèces dans la partie atlantique du domaine bas-guinéen, depuis la frontière Nigeria/Cameroun jusqu'aux Monts de Cristal et (dans une moindre mesure) jusqu'à la chaîne du Mayombe. Les trois mailles les plus riches en espèces à répartition restreinte (Mont Cameroun, Bipindi et Akom II) sont toutes situées au Cameroun.

On note également un centre d'endémisme secondaire au niveau de la dorsale Congo-Nil, et deux dans le domaine haut-guinéen, le premier au Liberia et dans le sud-ouest de la Côte d'Ivoire, le second au niveau de la frontière Ghana/Côte d'Ivoire. Enfin, deux espèces périphériques, *P. maliensis* et *P. welwitschii*, se rencontrent respectivement dans les massifs montagneux du Fouta Djalon en Guinée et du Huila en Angola.

L'absence d'espèces à répartition restreinte dans la cuvette congolaise est remarquable. Signalons que cette région présente tout de même quelques espèces propres (*P. auxopoda*, *P. evrardiana*, *P. laurentii*, *P. obovatifolia*) mais celles-ci ont des distributions assez larges.

On constate donc, dans l'ensemble, une large concordance géographique entre diversité et endémisme chez les espèces guinéo-congolaises de *Psychotria*.

L'étude des distributions espèce par espèce (Tableau 2) confirme l'existence de deux centres d'endémisme dans le domaine haut-guinéen. Dans le domaine bas-guinéen, on constate que ce qui apparaissait

précédemment comme une vaste bande riche en endémiques peut se diviser en plusieurs centres locaux ayant chacun ses endémiques propres (Fig. 32).

Parmi ces centres d'endémisme locaux du domaine bas-guinéen, le plus septentrional et le mieux individualisé couvre la dorsale camerounaise (y compris Bioko) et ses forêts de piémont jusqu'à la région d'Oban au Nigeria ; on doit souligner que les espèces endémiques n'y sont pas strictement localisées dans les montagnes et que plusieurs d'entre elles (*P. bimbiensis*, *P. elephantina*, *P. fernandopoensis*...) sont même particulières aux forêts de basse altitude.

Un autre centre d'endémisme important couvre les régions atlantiques du Cameroun au sud de la Sanaga (une seule espèce, *P. basicordata*, dépasse légèrement au nord ce fleuve) et s'étend à la partie adjacente du Rio Muni. Il comprend les massifs de Mbam-Minkom, Ngowayang et Akom II, mais aussi les forêts littorales adjacentes entre Kribi et Campo, dont le cortège d'endémiques n'apparaît pas très nettement différencié de celui de l'intérieur.

Les massifs montagneux de l'intérieur du Gabon (Monts de Cristal, Monts du Chaillu) et la chaîne du Mayombe apparaissent également comme des centres d'endémisme locaux. Enfin, on note la présence de plusieurs endémiques dans les forêts littorales des environs de Libreville (entre les estuaires du Komo et du Rio Muni) et dans celles du sud-ouest du Gabon, entre la côte et les contreforts occidentaux des Monts du Chaillu.

5.4 - Discussion

5.4.1. Richesse relative des domaines

Nos résultats montrent la grande richesse spécifique et le fort taux d'endémisme du domaine bas-guinéen. La tendance concernant la richesse spécifique est confirmée par l'analyse de raréfaction et n'est donc pas due à la plus grande abondance des récoltes dans ce domaine. Celle-ci est d'ailleurs en partie liée à l'abondance régionale du genre étudié. Si l'on considère l'ensemble de la flore, on constate que, d'après les chiffres donnés par Akoègninou et al. (2006) et Sosef et al. (2006), le Bénin (30700 échantillons récoltés pour 112600 km²) et le Gabon (72000 spécimens pour 267667 km²) ont des densités de prospection comparables (respectivement 0,273 et 0,269 échantillons par km²). Les différences apparentes de prospection entre ces deux pays, montrées par la Fig. 29, sont liées au fait que nous avons considéré les seules collections de *Psychotria*, genre qui est nettement plus abondant au Gabon qu'au Bénin.

D'autres sources de biais, cependant, ne sont pas corrigées par l'analyse de raréfaction ; des différences régionales de stratégie d'échantillonnage peuvent notamment intervenir. Les botanistes peuvent avoir une préférence locale pour un milieu donné ou pour un groupe taxonomique donné : ainsi, les genres ou familles essentiellement savanicoles sont souvent négligés dans les pays forestiers, où leur diversité est plus faible. Les collections peuvent être fortement concentrées en un point - par exemple, une station de recherche - dans certaines régions, et plus largement réparties dans d'autres. De tels types de biais existent certainement dans notre étude (par exemple, le domaine bas-guinéen a été davantage visité par des spécialistes des Rubiaceae), mais ils ne paraissent pas suffisants pour expliquer des résultats si tranchés, et globalement concordants avec ceux des études précédentes.

La diversité et l'endémisme élevés du domaine bas-guinéen ont en effet déjà été mis en évidence par de nombreux auteurs, notamment White (1978, 1979). Les travaux de celui-ci montraient pourtant un biais de prospection inverse du nôtre, c'est-à-dire défavorable au domaine bas-guinéen (White 1993). De nombreuses révisions taxonomiques récentes confirment cette tendance, et il apparaît que presque tous les genres guinéo-congolais ayant un nombre significatif d'espèces ont leur centre de diversité dans le domaine bas-guinéen. On peut citer, parmi bien d'autres exemples : *Anthonotha* et *Isomacrolobium*, Leguminosae (Breteler 2010, 2011); *Aphanocalyx* et *Bikinia*, Leguminosae (Wieringa 1999); *Dacryodes*, Burseraceae (Onana 2009); *Trichoscypha*, Anacardiaceae (Breteler 2001, 2004); *Heckeldora*, Meliaceae (de Wilde 2007); *Octoknema*, Octoknemaceae (Gosline & Malécot 2011); *Cuviera* et *Globulostylis*, Rubiaceae (Verstraete et al. sous presse) ou encore *Sherbournia*, Rubiaceae (Sonké & Pauwels 2005). La même tendance s'applique aux genres forestiers pantropicaux bien diversifiés en Afrique, comme *Diospyros*, Ebenaceae (White 1978), *Ardisia*, Primulaceae (Taton 1979), *Ixora*, Rubiaceae (De Block 1998) ou *Begonia*, Begoniaceae (Sosef et al. 1994). Le domaine bas-guinéen compte par ailleurs de nombreux genres endémiques (Tableau 3), dont le plus important est *Lecomtedoxa* (Sapotaceae) avec 6 espèces.

Deux principaux facteurs paraissent susceptibles d'expliquer cette grande diversité du domaine bas-guinéen. D'une part, sa topographie est globalement plus hétérogène que celle des deux autres domaines, avec un relief assez vallonné créant des effets microclimatiques. D'autre part, cette richesse pourrait avoir une origine historique, liée à une meilleure persistance des forêts de cette région pendant le Pleistocène ; nous y reviendrons plus loin.

On doit souligner que cette richesse particulière du domaine bas-guinéen concerne surtout le Cameroun et le Gabon. Les forêts du Nigeria (hormis l'extrême sud-est, dont la flore s'approche de celle de la région adjacente du Cameroun) n'apparaissent pas significativement plus diverses que celles du domaine haut-guinéen (White 1979 ; Fig. 28) et ne comptent que peu d'espèces endémiques (on peut citer, parmi les Rubiaceae, *Sherbournia millenii* (Wernham) Hepper et *Rutidea nigerica* Bridson). Ces forêts ont cependant plus d'affinités avec le domaine bas-guinéen qu'avec le haut-guinéen, et comme le souligne White (1979 : 31), " it seems more appropriate to regard southern Nigeria as a floristically impoverished extension of Lower Guinea". Leur relative pauvreté pourrait être liée à des causes historiques : Maley (1987, 1996) suggère ainsi que ces forêts auraient pratiquement disparu lors du dernier maximum glaciaire.

Le domaine haut-guinéen, bien qu'il soit loin d'atteindre la richesse du domaine bas-guinéen, apparaît comme très bien individualisé, avec un taux d'endémisme élevé (53% dans notre étude). Ce taux est assez variable d'un groupe à l'autre : parmi les genres cités plus haut, certains manquent complètement dans le domaine haut-guinéen (*Ardisia*, *Globulostylis*) ou n'y sont représentés que par des espèces à large répartition (*Anthonotha*, *Cuviera*, *Dacryodes*); d'autres montrent un fort endémisme comme *Trichoscypha*, dont 10 des 14 espèces présentes dans le domaine haut-guinéen, soit 71%, sont endémiques (Breteler 2001). Le domaine haut-guinéen comporte également plusieurs genres qui lui sont propres (Tableau 4). Cet endémisme prend une importance toute particulière au vu de l'état présent de dégradation des forêts de cette région, notamment en Côte d'Ivoire et au Ghana; de nombreuses espèces se trouvent ainsi menacées d'extinction.

Le domaine congolais est quant à lui relativement pauvre en endémiques, du moins pour ce qui concerne les forêts de plaine. Il partage la majorité de ses espèces (dans notre étude, 46, soit 72%) avec le domaine bas-guinéen, dont il se différencie surtout par l'absence des espèces propres à ce dernier. L'endémisme du domaine congolais concerne en fait surtout son extrémité orientale (la dorsale Congo-Nil) qui en raison de son relief montagneux a une flore particulière.

La distribution des endémiques respectives des domaines bas-guinéen et congolais permet de délimiter approximativement ces deux domaines (Fig. 33). L'intervalle de la Sangha, considéré par White (1979) comme une zone plus pauvre en espèces séparant les domaines bas-guinéen et congolais, ne l'est pas significativement dans notre étude par rapport au reste du domaine congolais, auquel nous proposons donc de le rattacher. De nombreuses espèces, communes aux deux domaines bas-guinéen et congolais, montrent effectivement une interruption dans leur aire, mais celle-ci est assez variable d'une espèce à l'autre, et parfois beaucoup plus étendue que l'intervalle défini par White (Fig. 34 B-C).

5.4.2. Centres locaux d'endémisme

La plupart des centres d'endémisme apparaissant dans cette étude sont déjà connus et correspondent à des zones identifiées comme refuges potentiels (Aubréville 1949, Maley 1987, Sosef 1994, Robbrecht 1996).

En ce qui concerne le domaine congolais, la richesse de sa partie orientale est bien établie par les travaux de divers auteurs (par ex. Sosef 1994, Robbrecht 1996). L'hypothèse d'un refuge fluvial dans la cuvette congolaise (Colyn et al. 1991) est faiblement supportée par nos résultats, dans la mesure où cette région comporte quelques espèces qui lui sont particulières.

Dans le domaine haut-guinéen, la grande diversité botanique du Liberia et de l'ouest de la Côte d'Ivoire est connue depuis longtemps (Aubréville 1936, Mangenot 1955, Guillaumet 1967). On note en particulier dans cette zone la présence de genres endémiques comme *Dinklageodoxa*, *Gymnostemon*, *Monosalpinx* ou *Polystemonanthus* (Tableau 4), et de nombreuses espèces endémiques ou disjointes qualifiées de "sassandriennes" (Mangenot 1955, Guillaumet 1967) d'après le fleuve Sassandra qui définit de manière approximative la limite orientale de ce centre d'endémisme (certaines espèces comme *Psychotria copeensis* s'étendent toutefois plus à l'est).

Le second centre d'endémisme du domaine haut-guinéen, à la frontière Ghana/Côte d'Ivoire, apparaît aussi de manière récurrente dans de nombreux travaux (par ex. Guillaumet 1967, Sosef 1994, Robbrecht 1996). Moins riche en espèces endémiques que le précédent, il en compte tout de même un nombre appréciable, dont une Montiniaceae (encore non décrite) qui représente probablement un genre nouveau (Hawthorne & Jongkind 2006: 492). S'y ajoutent de nombreuses espèces à répartition disjointe partagées avec le centre d'endémisme précédent (Guillaumet 1967; Fig. 35) et aussi quelques espèces d'Afrique centrale ayant des populations isolées dans cette région, comme *Afrotyrax lepidophyllus* Mildbr. (Huaceae), *Allexis cauliflora* (Oliv.) Pierre (Violaceae), *Pseudagrostistachys africana* (Müll.Arg.) Pax & K.Hoffm. (Euphorbiaceae), *Psychotria breteri* (Fig. 34A) et *Sclerosperma profiziana* Valk. & Sunderl. (Arecaceae).

Ces deux centres d'endémisme, déjà considérés comme de probables refuges forestiers par Aubréville (1949: 66, 76), correspondent à des régions à pluviométrie élevée, généralement supérieure à 2000 mm par an. Ils sont séparés par une zone intermédiaire au centre de la Côte d'Ivoire, caractérisée par un climat moins humide (bien que la forêt y soit tout de même, dans la région côtière, de type sempervirent), par sa pauvreté en espèces endémiques, et par la descente des savanes à moins de 150 km de la mer. Ce corridor ivoirien central marque un hiatus dans la distribution de nombreuses espèces, phénomène frappant sur le terrain et remarqué par de nombreux botanistes (Aubréville 1936, Manganot 1955, Guillaumet 1967, obs. pers.). Aubréville (1949: 74) suggère que cette zone aurait été autrefois occupée par des forêts plus sèches que les formations actuelles ; à l'appui de cette thèse, il signale la présence, à l'état relativement dispersé, d'espèces caractéristiques de ce type de formations, comme *Detarium senegalense* J.Gmelin ou *Lepisanthes senegalensis* (Poir.) Leenhouts.

Dans le domaine bas-guinéen, la diversité et l'endémisme des *Psychotria* sont particulièrement élevés dans les zones identifiées comme refuges potentiels par Maley (1987) et Sosef (1994) : le sud-ouest du Cameroun, la région de Bipindi-Akom II dans le sud du Cameroun, les Monts de Cristal et le Massif du Chaillu au Gabon, et la chaîne du Mayombe. Ces centres d'endémisme correspondent pour l'essentiel à des massifs montagneux situés en arrière de la côte atlantique, mais les deux premiers (sud-ouest Cameroun et région de Bipindi) s'étendent aussi, d'après nos résultats, aux forêts littorales avoisinantes.

Nous avons par ailleurs mis en évidence un centre d'endémisme bien caractérisé et non signalé précédemment: les forêts littorales de la région de Libreville au Gabon. Nous y avons recensé une vingtaine d'espèces endémiques appartenant à diverses familles (Lachenaud et al. 2013a), dont pas moins de quatre *Psychotria*. Malgré leur proximité géographique (à peine 50 km) avec les Monts de Cristal, ces forêts ont une flore bien différente, ce qui ressort aussi bien de nos résultats que de l'analyse des données de transects (Dauby 2012 : chapitre IV). L'hypothèse d'une recolonisation des forêts littorales à partir d'un refuge montagnard semble donc prise en défaut dans ce cas.

Le sud-ouest du Gabon, entre la côte et la bordure ouest des Monts du Chaillu, paraît également constituer un centre d'endémisme, qui n'est pas limité au petit massif montagneux des Monts Doudou (déjà suggéré comme refuge potentiel, notamment par Sosef 1994) mais couvre une zone nettement plus étendue et essentiellement planitiaire. Parmi les espèces limitées à cette région, on peut citer, outre les *Psychotria* cités dans le Tableau 2, *Diospyros rabiensis* Breteler (Ebenaceae), *Whitfieldia letestui* R.Benoist (Acanthaceae) ou *Xanthocercis rabiensis* Maesen (Leguminosae).

Signalons également la présence d'endémiques littoraux gabonais à répartition plus large, communs aux deux centres d'endémisme précédents. On peut citer, parmi d'autres exemples, *Combretum clarensense* Jongkind (Combretaceae), *Dactyladenia librevillensis* (Letouzey) Prance & F.White (Chrysobalanaceae), *Dichapetalum geminostellatum* Breteler (Dichapetalaceae) ou *Macaranga klaineana* Pierre (Euphorbiaceae). D'autres espèces comme *Chazaliella longistylis* (Hiern) E.M.A.Petit & Verdc. ou *Gardenia epiphytica* Jongkind (Rubiaceae) ont une répartition s'étendant jusqu'au Cameroun mais toujours strictement littorale.

Il apparaît donc que l'endémisme dans les forêts littorales du domaine bas-guinéen, sans atteindre celui des massifs montagneux de l'intérieur, est néanmoins très significatif et qu'il a été négligé jusqu'à présent. L'absence de centres d'endémisme littoraux dans l'étude de Sosef (1994) s'explique évidemment par le

choix du groupe étudié: les *Begonia*, en effet, ne sont pas des espèces forestières généralistes mais ont une forte affinité pour les rochers suintants, milieux largement absents des régions littorales.

Cet endémisme littoral nous paraît en tout cas difficilement conciliable avec l'hypothèse, avancée par Maley (1987) d'une disparition des forêts littorales au cours du Pleistocène. Tous ces endémiques littoraux étant des espèces strictement forestières, incapables de subsister dans un environnement sec, il faudrait admettre, soit qu'ils aient migré vers les régions de l'intérieur dont ils se seraient retirés ensuite, soit qu'il s'agirait d'espèces néo-endémiques apparues postérieurement à la recolonisation forestière. Ces deux hypothèses nous paraissent peu vraisemblables, surtout dans le cas d'espèces comme *Psychotria bracteosa* ou *Xanthocercis rabiensis* qui n'ont pas de proches parents dans les régions adjacentes de l'intérieur. Nous pensons plutôt que, dans le domaine bas-guinéen, la régression forestière du Pleistocène aurait été moins forte que suggéré par Maley (1987) et que les forêts auraient persisté de manière significative dans le secteur littoral, ce qui expliquerait en partie la richesse particulière du domaine bas-guinéen.

Signalons d'autre part que la disparition complète des forêts côtières nous semble également peu vraisemblable dans le cas du domaine haut-guinéen. En effet, le centre d'endémisme situé vers la frontière Ghana/Côte d'Ivoire se trouve près de la côte et est éloigné de tout massif montagneux. Les régions côtières du Liberia et de l'extrême sud-ouest de la Côte d'Ivoire sont également riches en espèces endémiques, ce qui avait conduit van Rompaey (1993), d'après des données d'inventaires forestiers, à considérer comme plus probable l'hypothèse d'un refuge occidental côtier, plutôt que celle d'un refuge intérieur avancée par Maley (1987).

Nos résultats ont en tout cas une implication majeure pour la conservation : ils montrent que les efforts de protection ne doivent pas se limiter aux régions montagneuses de l'intérieur, mais qu'ils doivent également se consacrer aux forêts littorales, qui sont souvent les plus menacées par l'agriculture et l'extension urbaine (Lachenaud et al. 2013a).

Tableau 2. Distribution des espèces de *Psychotria* à répartition restreinte.

Domaine haut-guinéen	Liberia et SW Côte d'Ivoire	<i>P. baldwinii</i> , <i>P. blydeniae</i> , <i>P. copeensis</i> , <i>P. hirsutissima</i> , <i>P. tetragonopus</i>
	SE Côte d'Ivoire et SW Ghana	<i>P. ankasensis</i> , <i>P. longituba</i> , <i>P. nigrostellata</i>
Domaine bas-guinéen	W Cameroun	<i>P. asterogramma</i> , <i>P. bakossiensis</i> , <i>P. bimbiensis</i> , <i>P. cheekii</i> , <i>P. darwiniana</i> , <i>P. elephantina</i> , <i>P. fernandopoensis</i> , <i>P. geophylax</i> , <i>P. geoscopa</i> , <i>P. korupensis</i> , <i>P. lehmbachi</i> , <i>P. monensis</i> , <i>P. nubisylvae</i> , <i>P. retrofracta</i> , <i>P. spathulifolia</i>
	Sud Cameroun et Rio Muni	<i>P. basicordata</i> , <i>P. campoensis</i> , <i>P. conica</i> , <i>P. droissartii</i> , <i>P. lanceifolia</i> , <i>P. longicornis</i> , <i>P. marantifolia</i> , <i>P. retrorsipilis</i> , <i>P. satabiei</i> , <i>P. sonkeana</i> , <i>P. tchoutoi</i> , <i>P. torrenticola</i> , <i>P. villicarpa</i> , <i>P. yaoundensis</i>
	Monts de Cristal	<i>P. accumulans</i> , <i>P. crystallina</i> , <i>P. degreefii</i> , <i>P. titanophylla</i>
	Région de Libreville	<i>P. bracteosa</i> , <i>P. gaboonensis</i> , <i>P. klainei</i> , <i>P. wieringae</i>
	Monts du Chaillu	<i>P. flagelliflora</i> , <i>P. janssensii</i>
	SW Gabon	<i>P. humifera</i> , <i>P. laticalyx</i> , <i>P. orbicalyx</i> , <i>P. rubriflora</i>
	Mayombe	<i>P. cussetii</i> , <i>P. mayumbensis</i> , <i>P. rosulata</i>
	Autres	<i>P. gigantifolia</i> (centre-est Gabon : Ivindo) <i>P. hirsuticalyx</i> (Mayombe + bordure sud des Monts du Chaillu) <i>P. magnistipula</i> (centre-est Gabon : région de Lastoursville) <i>P. nereii</i> (Forêt de Bangou) <i>P. uapacifolia</i> (Chaillu + Monts de Cristal)
	Domaine congolais	Dorsale Congo-Nil
Zone de transition soudano-guinéenne	Fouta-Djalou	<i>P. maliensis</i>
Région zambésienne	Massif du Huila	<i>P. welwitschii</i>

Tableau 3. Genres endémiques du domaine bas-guinéen.

Famille	Genres	Nombre d'espèces
Achariaceae	<i>Mocquerysia</i> Hua	2-3
Annonaceae	<i>Letestudoxa</i> Pellegr. <i>Meiocarpidium</i> Engl. & Diels <i>Pseudartabotrys</i> Pellegr.	3 1 1
Apocynaceae	<i>Calocrater</i> K.Schum. <i>Crioceras</i> Pierre	1 1
Burseraceae	<i>Aucoumea</i> Pierre	1
Centroplacaceae	<i>Centroplacus</i> Pierre	1
Erythroxylaceae	<i>Pinacopodium</i> Exell & Mendonça	1
Euphorbiaceae	<i>Afrotrewia</i> Pax & K.Hoffm. <i>Aubletiana</i> J.Murillo <i>Hamilcoa</i> Prain <i>Leeuwenbergia</i> Letouzey & N.Hallé	1 2 1 2
Gesneriaceae	<i>Trachystigma</i> C.B.Clarke	1
Lecythidaceae	<i>Crateranthus</i> Bak.f.	3
Leguminosae	<i>Augouardia</i> Pellegr. <i>Eurypetalum</i> Harms <i>Hylodendron</i> Taub. <i>Leonardoxa</i> Aubrév. <i>Librevillea</i> Hoyle <i>Neochevalierodendron</i> J.Léonard <i>Oddoniodendron</i> De Wild. (subendémique) <i>Sindoropsis</i> J.Léonard	1 2 1 1 1 1 6 1
Medusandraceae	<i>Medusandra</i> Brenan	2
Meliaceae	<i>Pterorhachis</i> Harms	2
Menispermaceae	<i>Dialythea</i> Exell & Mendonça <i>Platytiopsis</i> (Engl.) Diels	1 1
Monimiaceae	<i>Glossocalyx</i> Benth.	2
Myristicaceae	<i>Scyphocephalum</i> Warb.	2
Ochnaceae	<i>Testulea</i> Pellegr.	1
Olacaceae	<i>Engomegoma</i> Breteler	1
Orchidaceae	<i>Veyretella</i> Szlach. & Olszewski	1
Passifloraceae	<i>Paropsiopsis</i> Engl.	2
Rubiaceae	<i>Pentaloncha</i> Hook.f <i>Temnopteryx</i> Hook.f.	2-3 1
Sapotaceae	<i>Lecomtedoxa</i> (Pierre ex Engl.) Dubard	6
Vochysiaceae	<i>Korupodendron</i> Litt & Cheek	1

Tableau 4. Genres endémiques du domaine haut-guinéen. En gras, ceux localisés au Liberia et à l'ouest de la Côte d'Ivoire.

Famille	Genres	Nombre d'espèces
Annonaceae	<i>Monocyclanthus</i> Keay	1
Bignoniaceae	<i>Dinklageodoxa</i> Heine & Sandwith	1
Dioncophyllaceae	<i>Habropetalum</i> Airy Shaw	1
	<i>Triphyophyllum</i> Airy Shaw	1
Euphorbiaceae	<i>Apodiscus</i> Huth.	1
Leguminosae	<i>Chidlowia</i> Hoyle	1
	<i>Polystemonanthus</i> Harms	1
Passifloraceae	<i>Androsiphonia</i> Stapf	1
	<i>Crossostemma</i> Planch. ex Benth.	1
Rapateaceae	<i>Maschalocephalus</i> Gilg & K.Schum.	1
Rubiaceae	<i>Hutchinsonia</i> Robyns	2
	<i>Monosalpinx</i> N.Hallé	1
Sapotaceae	<i>Aubregrinia</i> Heine	1
Simaroubaceae	<i>Gymnostemon</i> Aubrév. & Pellegr.	1

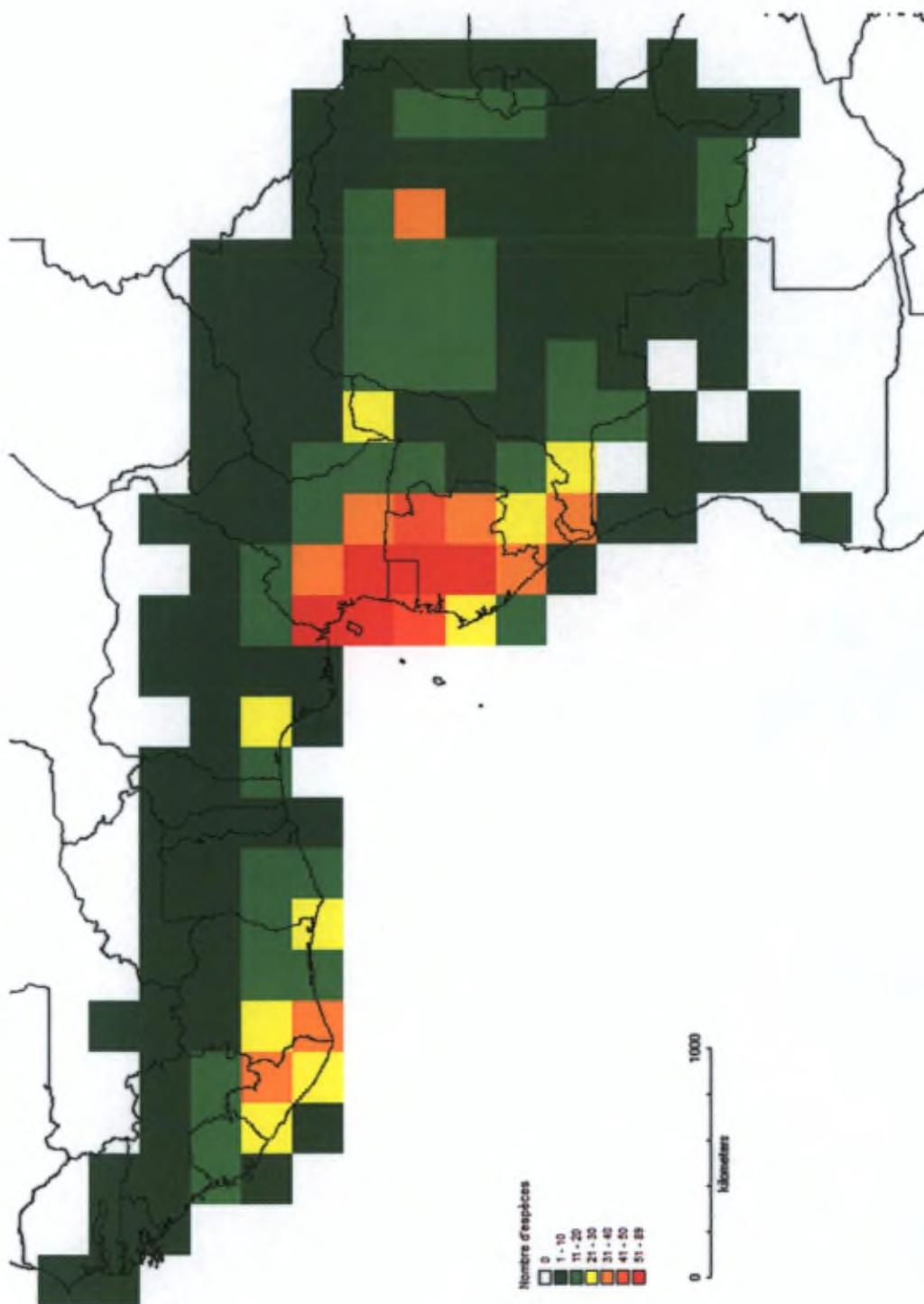


Fig. 28. Diversité du genre *Psychotria* en Afrique occidentale et centrale. Les valeurs représentent le nombre d'espèces présentes dans chaque maille de 2 degrés.

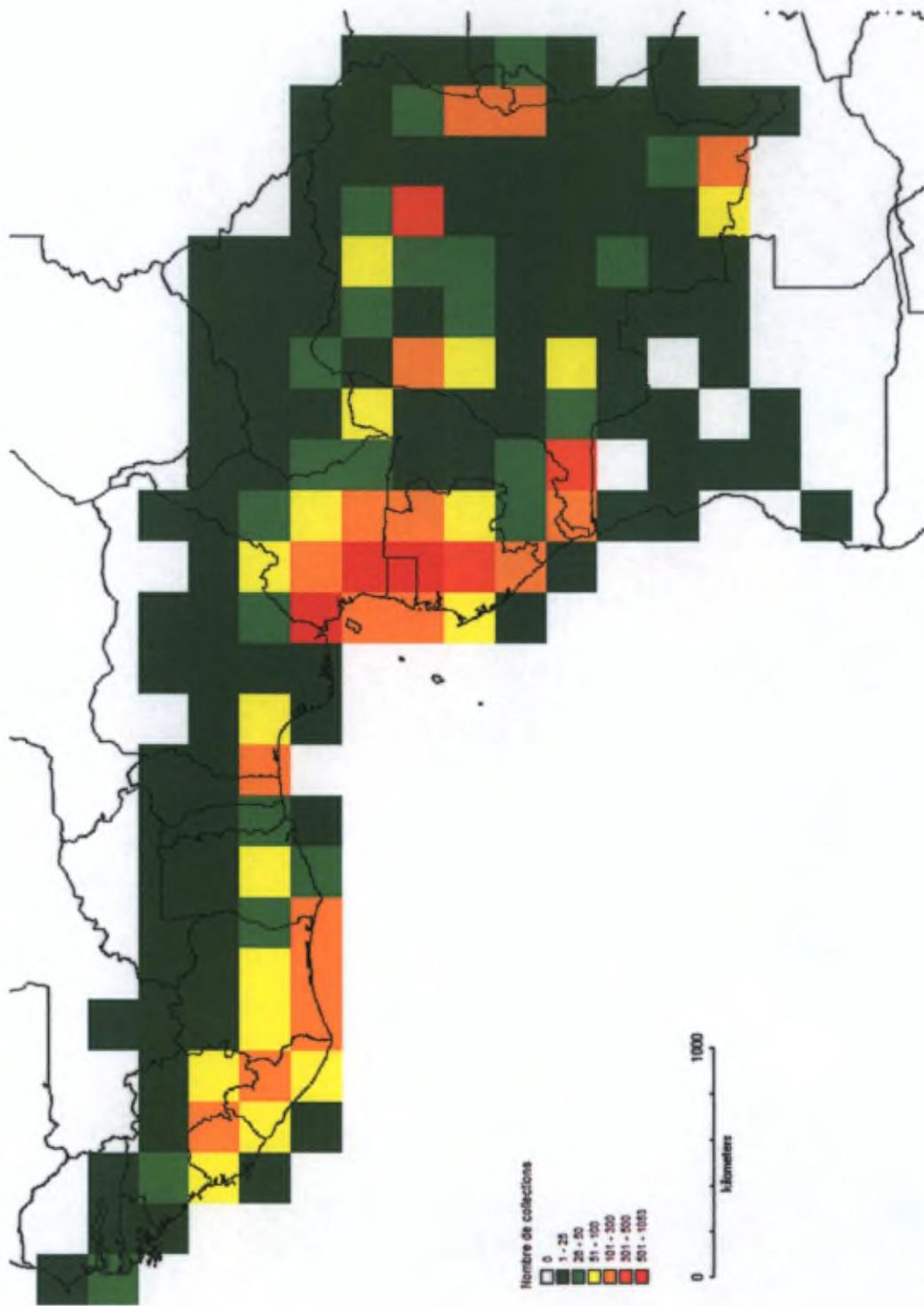


Fig. 29. Nombre de collections du genre *Psychotria* pour chaque maille de 2 degrés de côté.

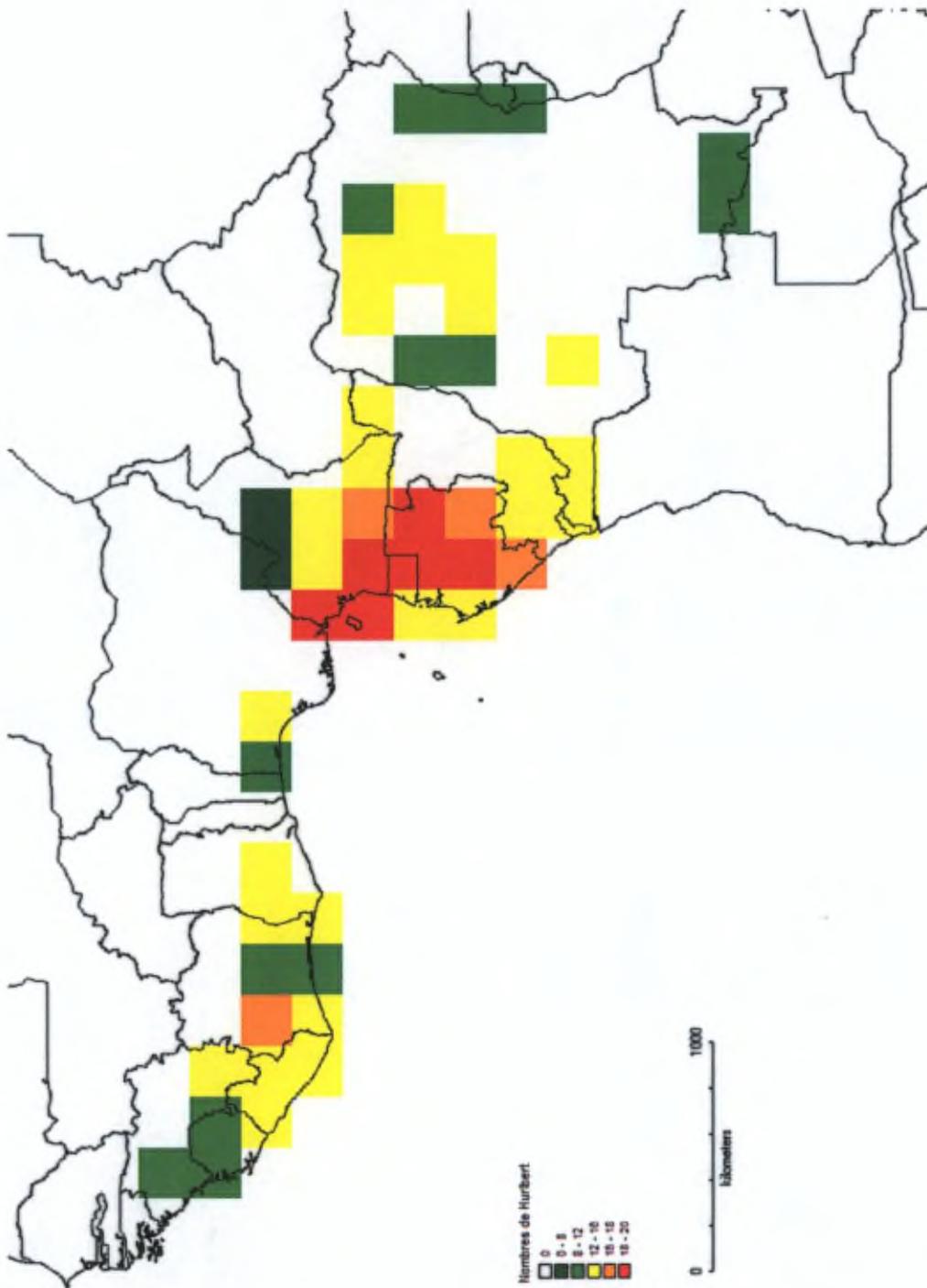


Fig. 30. Résultats de l'analyse de raréfaction ($k = 25$). Nombre d'espèces attendu pour un sous-échantillonnage aléatoire de 25 spécimens.

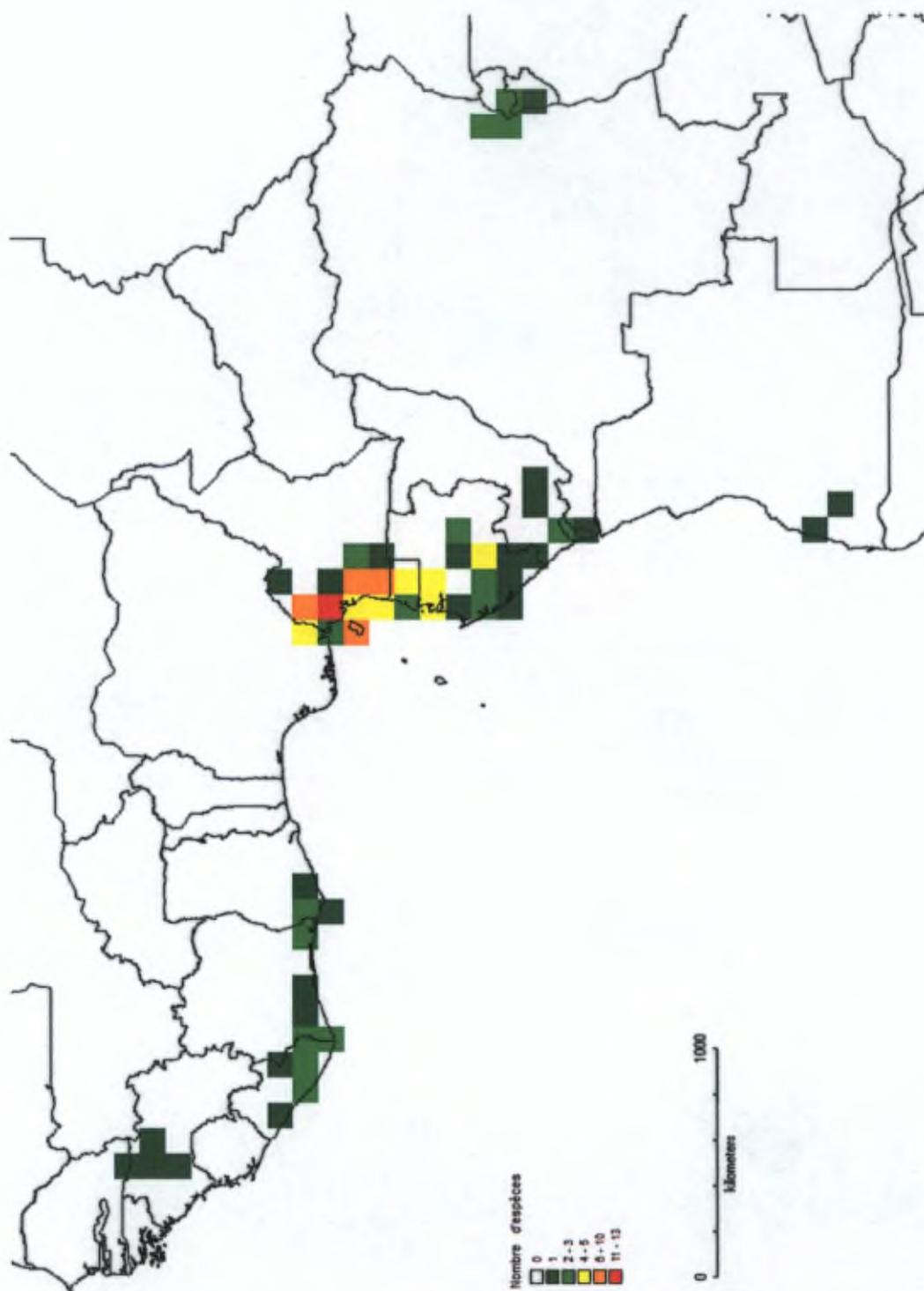


Fig. 31. Nombre d'espèces de Psychotria à répartition restreinte par maille de 1 degré de côté.

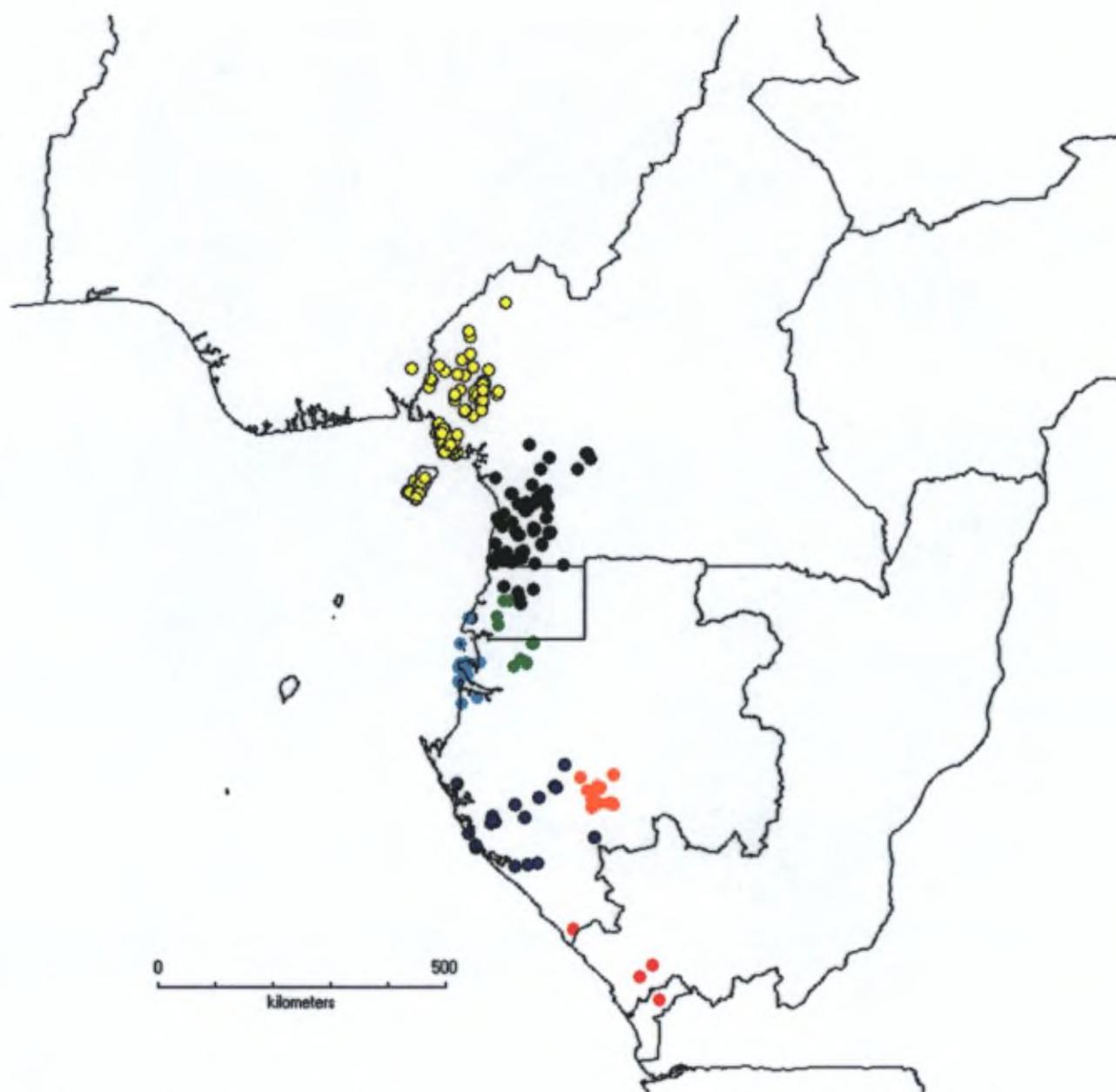


Fig. 32. Distribution des espèces à répartition restreinte dans le domaine bas-guinéen, montrant les principaux centres d'endémisme locaux : ouest Cameroun (en jaune), sud Cameroun et Rio Muni (en noir), Monts de Cristal (en vert), région de Libreville (en bleu clair), sud-ouest Gabon (en bleu foncé), Massif du Chaillu (en orange) et Mayombe (en rouge). Voir tableau 2 pour la liste des espèces concernées.

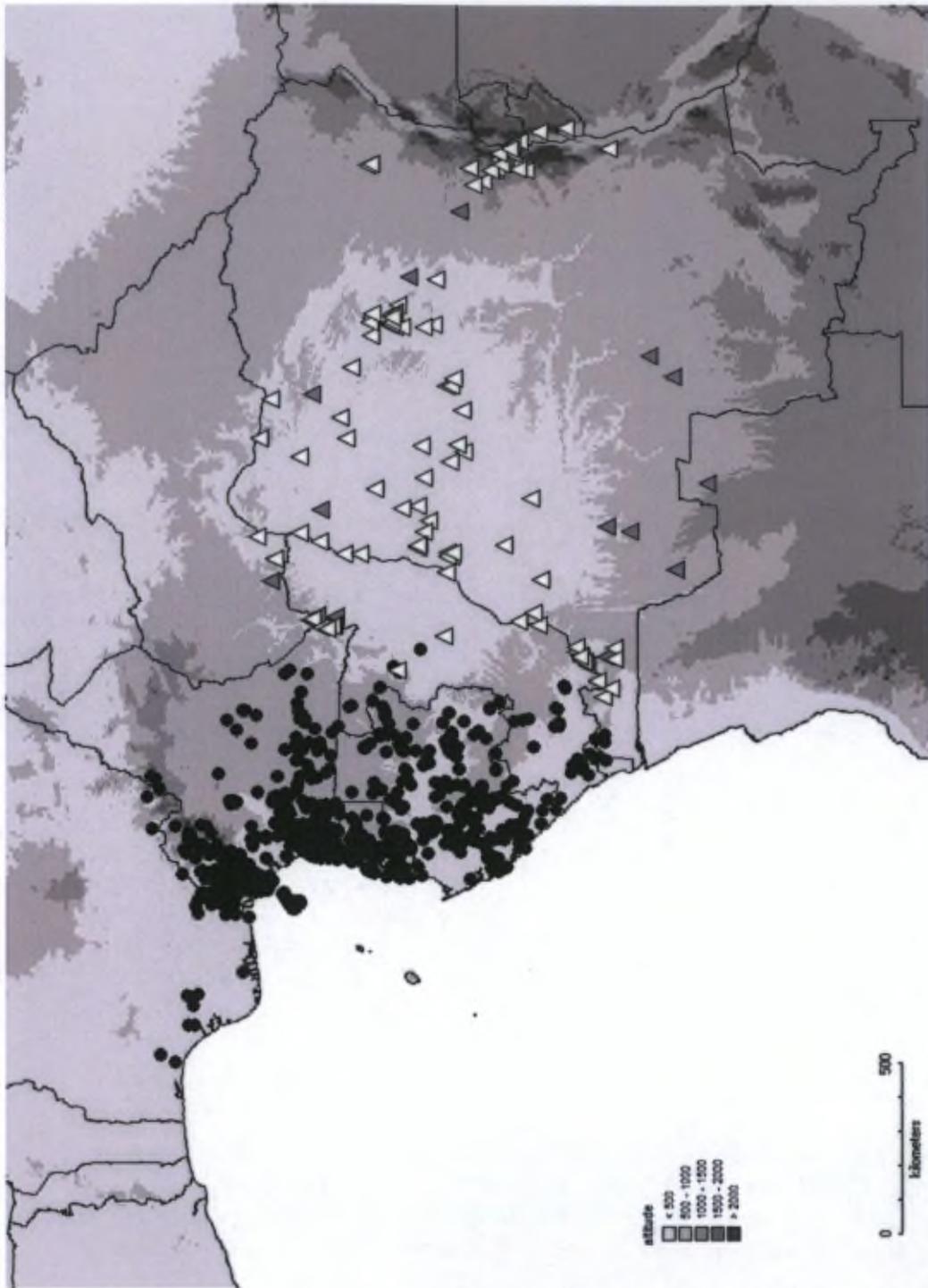


Fig. 33. Distribution des espèces endémiques des domaines bas-guinéen (ronds) et congolais (triangles ; en gris : les deux espèces subendémiques P. nodiflora et P. lubutuensis dont l'aire s'étend à la zone de transition guinéo-zambésienne).

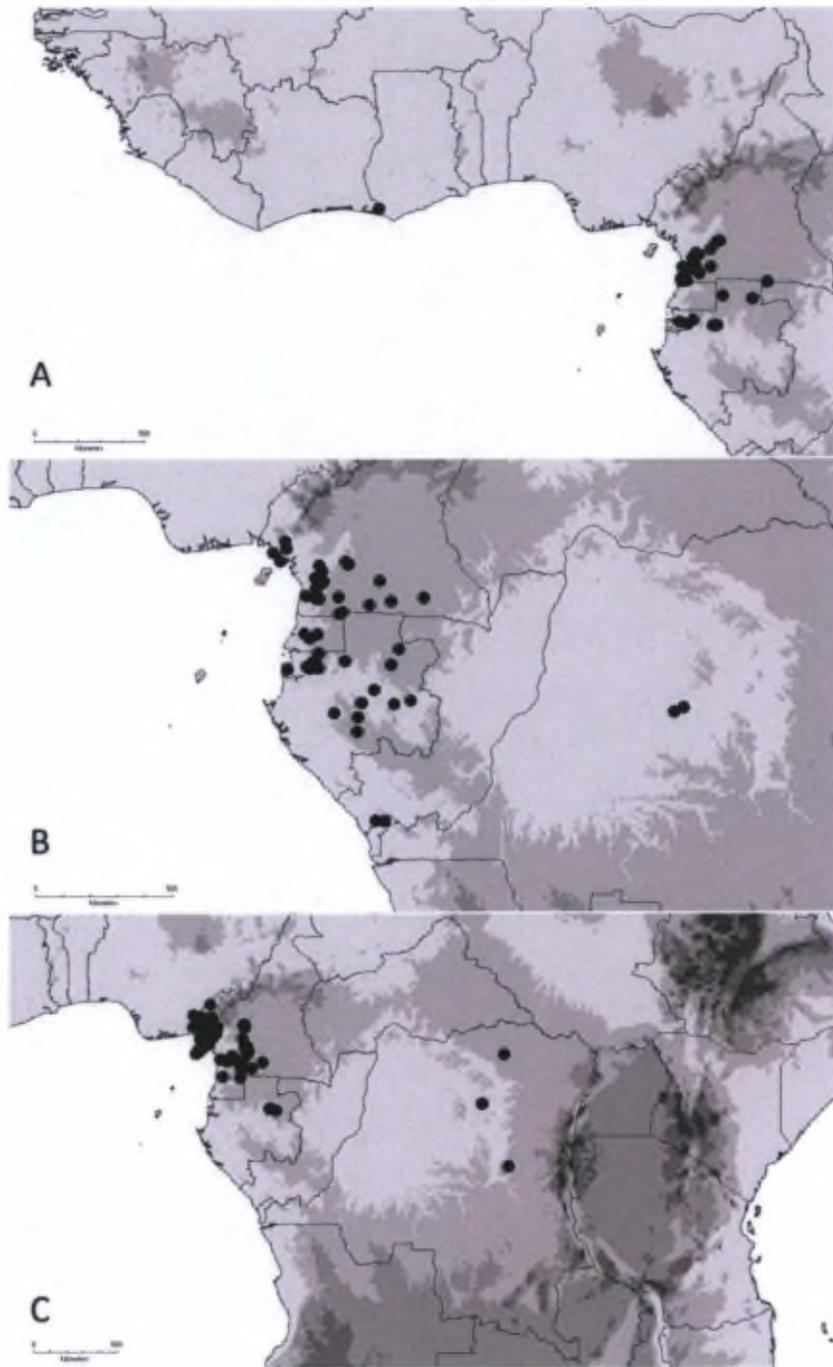


Fig. 34. Quelques exemples remarquables de distributions disjointes. A, Psychotria breteleri, Cameroun et Gabon avec une population isolée dans le sud-ouest du Ghana. B, P. konguensis, domaine bas-guinéen avec une population disjointe dans le centre-est de la cuvette congolaise. C, P. leptophylla, domaine bas-guinéen et périphérie orientale de la cuvette congolaise.

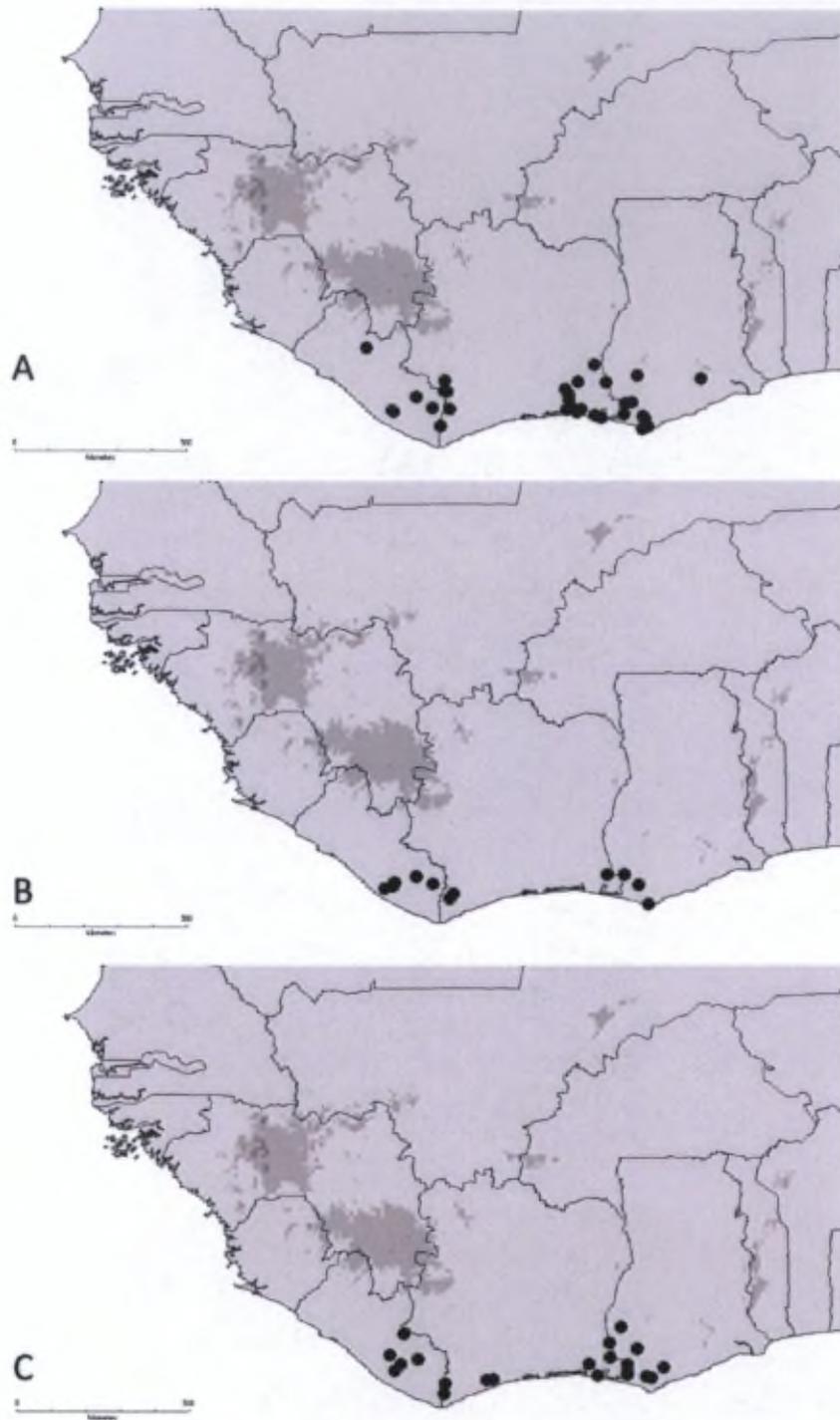


Fig. 35. Exemples de distributions ouest-africaines disjointes montrant un hiatus au centre de la Côte d'Ivoire. A, *Psychotria brachyanthoides*. B, *P. kwewonii*. C, *P. patuloneura*.

Chapitre 6

Eco-géographie des clades et évolution des caractères morphologiques

Accumulation d'humus

- espèces accumulatrices
- espèces non accumulatrices
- accumulateurs occasionnels

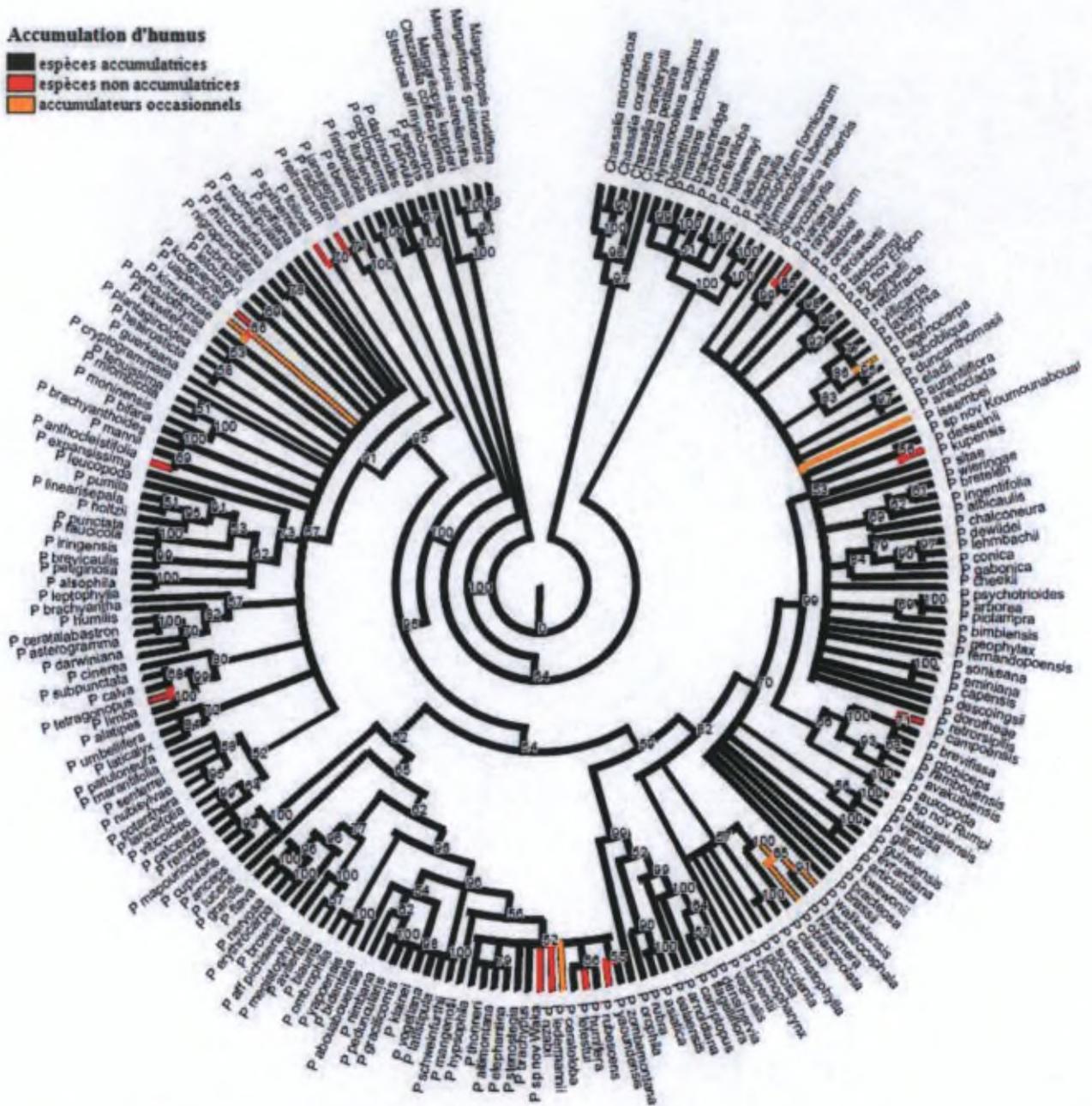


Fig. 40. Répartition phylogénétique de l'accumulation d'humus dans le genre *Psychotria*.

Stipules

- libres, entières
- libres, bifides/multifides
- libres, bifides à carène basale
- soudées en tube
- calyptrées
- variables/inconnues

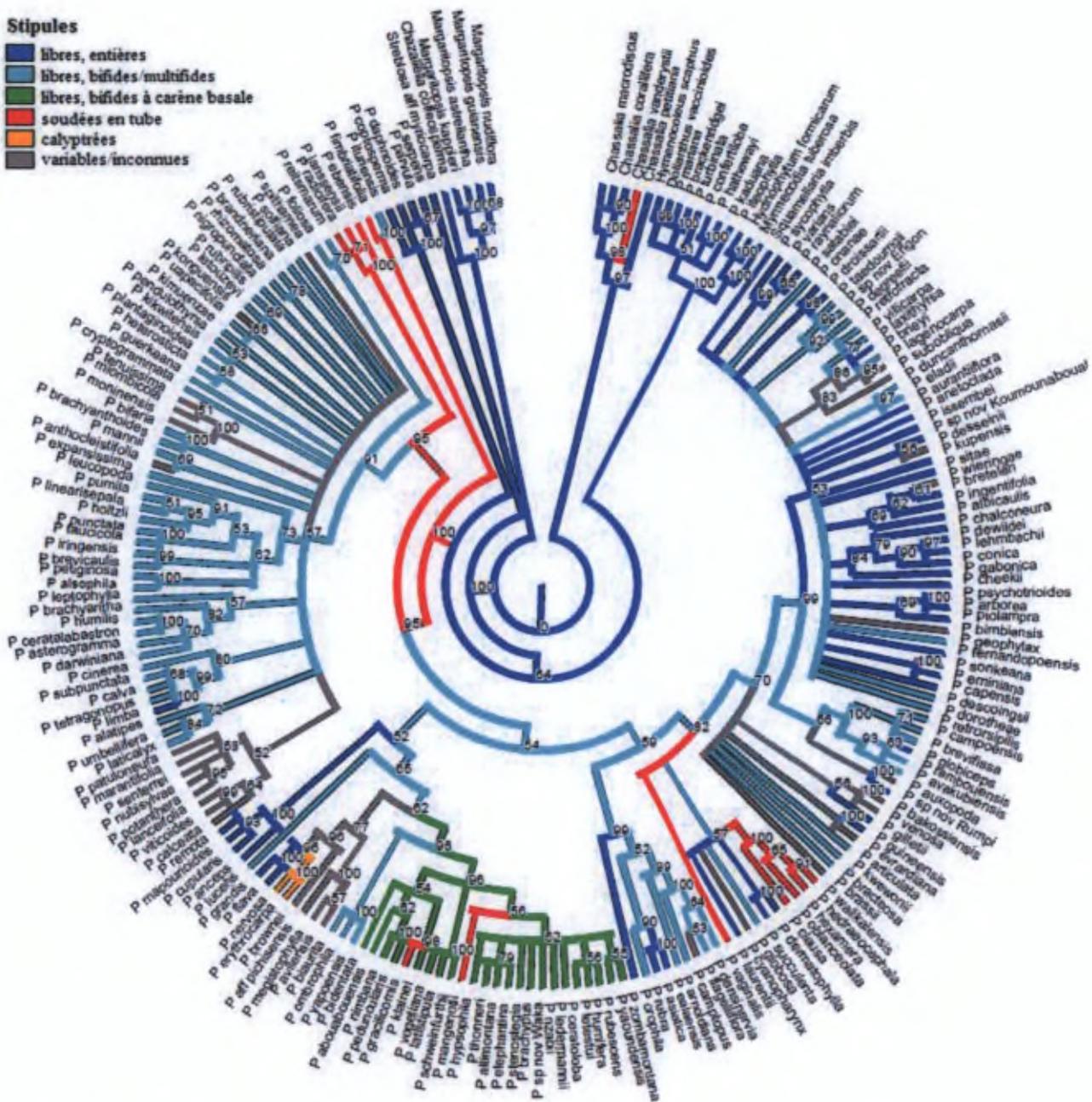


Fig. 43. Répartition phylogénétique des différents types de stipules dans le genre *Psychotria*.

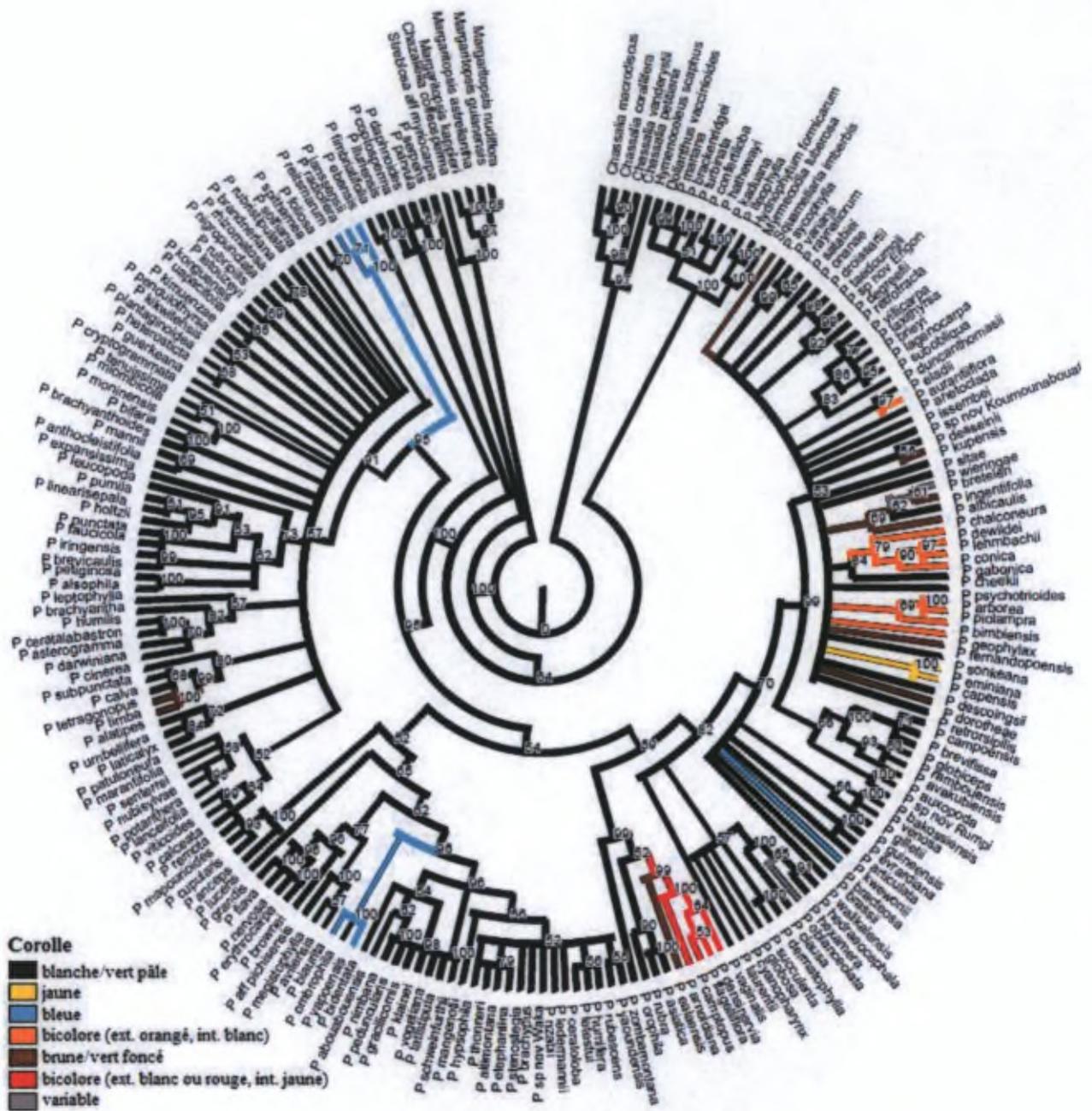


Fig. 46. Répartition phylogénétique de la couleur des fleurs dans le genre *Psychotria*.

Boutons floraux

- arrondis
- comiculés
- variables

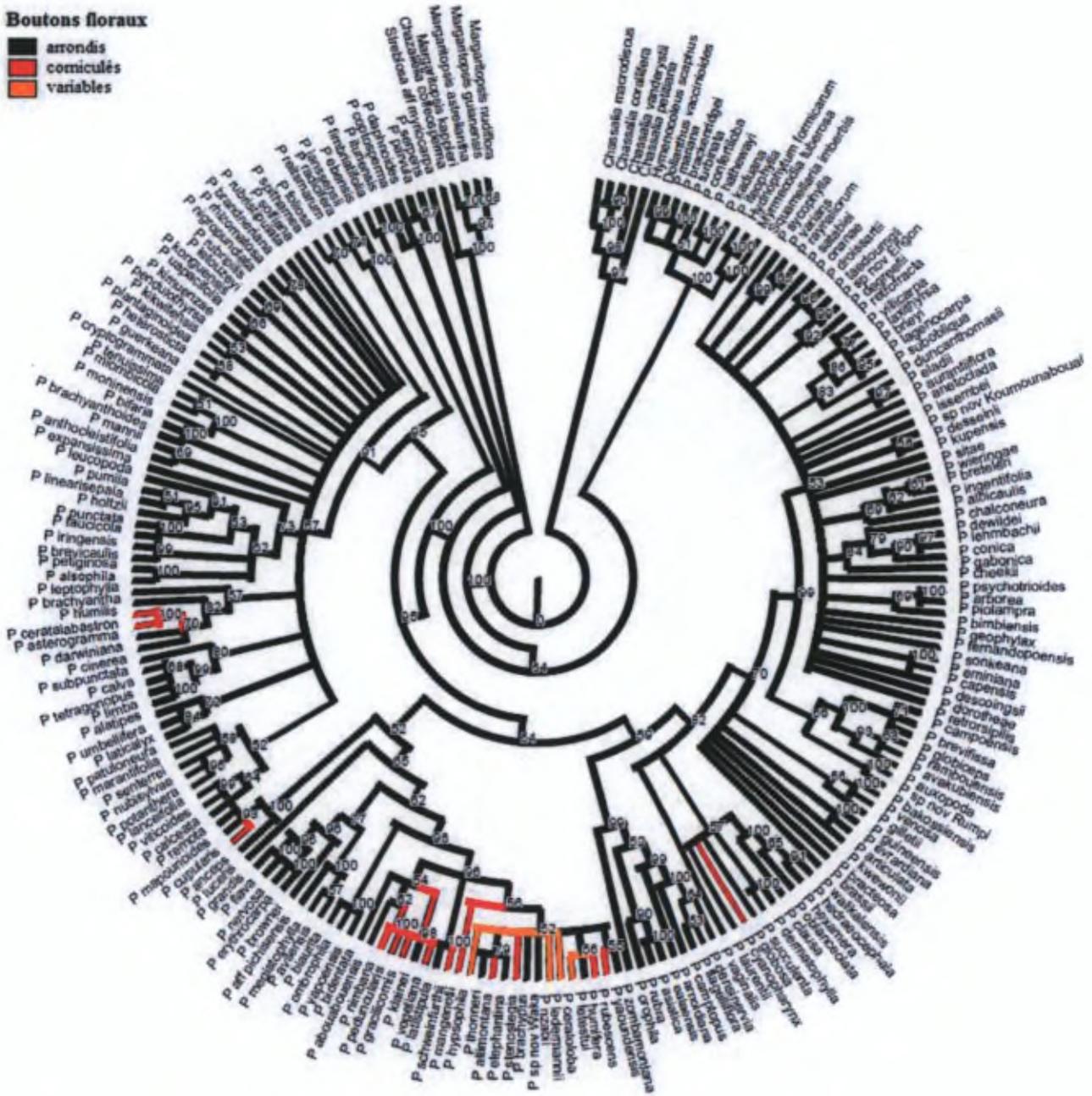


Fig. 47. Répartition phylogénétique des différentes formes de boutons floraux dans le genre *Psychotria*.

Noyaux

- lisses
- côtelés
- variables

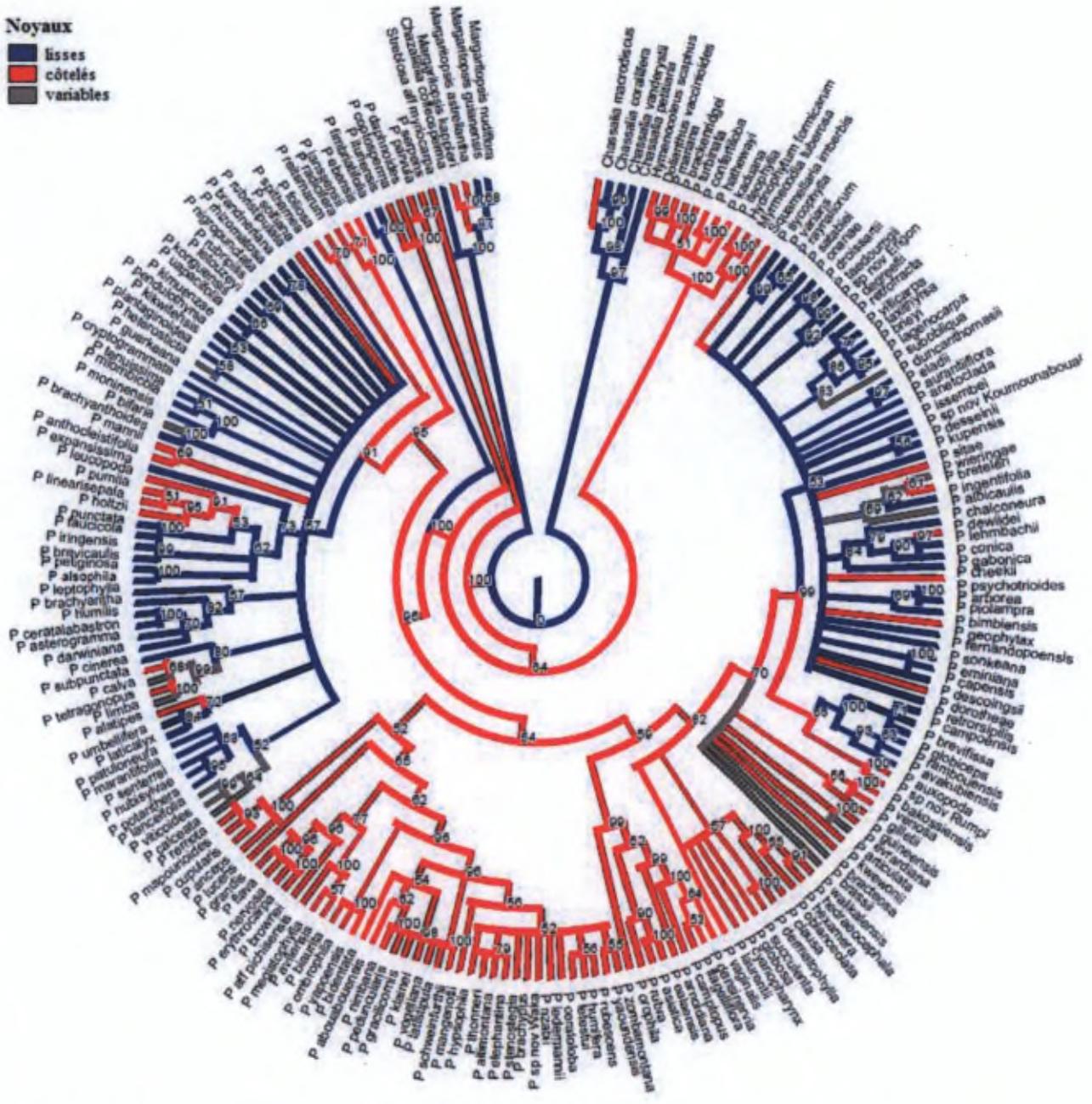


Fig. 51. Répartition phylogénétique des différents types de noyaux dans le genre *Psychotria*.

6.1. Introduction et méthodes

Nous étudierons dans ce chapitre les corrélations entre d'une part la phylogénie, et d'autre part :

- la distribution des espèces
- deux variables écologiques : l'altitude et la pluviométrie moyenne annuelle
- seize caractères morphologiques (voir chapitre 6.2.3 pour les détails), choisis d'après leur valeur taxonomique et leur facilité d'observation.

Les données concernant la distribution et les caractères morphologiques sont tirées principalement de nos observations de terrain et de notre étude des spécimens d'herbier. Dans le cas de certaines espèces non africaines dont le matériel nous manquait, elles ont été complétées par un examen de la littérature. A l'aide du logiciel Mesquite 2.75, nous avons réalisé une reconstruction de l'évolution des caractères. L'arbre phylogénétique a été simplifié d'après celui de la Fig. 26 (analyse par maximum de parcimonie, fondée sur la combinaison des marqueurs nucléaires et chloroplastiques) en ne conservant qu'un seul échantillon par espèce. Les résultats sont donc à interpréter avec précaution, en tenant compte de certains conflits entre marqueurs chloroplastiques et nucléaires (voir Chapitre IV). Pour des raisons de représentation graphique, nous avons du, dans le cas de certaines variables, ajouter des catégories regroupant plusieurs états alternatifs (par exemple : domaties présentes ou absentes chez une même espèce).

Les données concernant la pluviométrie moyenne annuelle ont été extraites, pour chaque spécimen géoréférencé, de la base de données de WorldClim (www.worldclim.org) à l'aide du logiciel Diva-Gis 7.5.0. L'altitude a été établie d'après les étiquettes des spécimens, lorsqu'elle y figure ; dans le cas contraire, qui est le plus fréquent, elle a été extraite des données de WorldClim de la même manière que précédemment. Pour ces deux variables écologiques, seules ont pu être prises en compte les espèces d'Afrique occidentale et centrale, pour lesquelles nous disposons d'une base de données complète des spécimens (y compris, le cas échéant, ceux provenant d'autres régions d'Afrique). Nous avons calculé, pour chaque espèce, une moyenne pluviométrique et une moyenne altitudinale sur l'ensemble des échantillons. Nous avons ensuite réalisé une reconstruction de l'évolution de ces paramètres, à l'aide du logiciel Mesquite 2.75.

L'approche utilisée pour les variables écologiques présente plusieurs limitations :

- Les données ne sont généralement pas exactes mais sont estimées par extrapolation (on ne dispose évidemment pas de relevés pour chaque point échantillonné). Cela pose peu de problèmes dans un pays essentiellement plat comme le Sénégal, mais peut en poser au Cameroun, où les variations locales de pluviométrie liées au relief sont parfois extrêmes.
- Le calcul des moyennes pluviométrique et altitudinale peut être biaisé si certaines parties de l'aire ont été mieux prospectées que d'autres.
- Ces moyennes ne tiennent pas compte des variations d'amplitude écologique, qui sont très fortes chez certaines espèces

Néanmoins, cette approche est intéressante pour mettre en évidence des tendances majeures, ce qui est l'objet de notre étude.

6.2. Résultats et discussion

6.2.1. Biogéographie et phylogénie

La Fig. 36 (réalisée à l'aide du logiciel Mesquite 2.75) illustre la distribution géographique des espèces et des clades. A l'échelle intercontinentale, on constate une forte structuration en clades, indiquant que les migrations entre continents sont rares. Ce résultat est tout à fait cohérent avec l'écologie du genre : les *Psychotria* étant endozoochores et majoritairement des espèces de sous-bois, leur capacité de dispersion trans-océanique est a priori très limitée, les oiseaux (et à plus forte raison les mammifères) des sous-bois tropicaux n'effectuant normalement pas de migrations à longue distance.

Les espèces d'Asie et du Pacifique forment trois clades dont deux occupent une position basale au sein du complexe *Psychotria*, ce qui paraît indiquer une origine du groupe dans cette région. Le troisième clade (comportant l'espèce-type du genre *P. asiatica*, et *P. rubra*) est apparenté à des espèces africaines, ce qui suggère une redispersion vers l'Asie à partir de l'Afrique. Cette hypothèse doit cependant être faite avec beaucoup de précautions, compte tenu de la faiblesse de notre échantillonnage en espèces asiatiques.

Les espèces américaines forment dans notre arbre deux clades différents, mais pourraient en fait être issues d'une introduction unique, si l'on tient compte du faible support des noeuds associés et d'un conflit entre marqueurs nucléaires et chloroplastiques concernant le groupe de *P. mapourioides*. La dispersion vers l'Amérique paraît s'être faite secondairement à partir de l'Afrique, ce qui est cohérent avec la moindre diversité morphologique observée en Amérique chez les *Psychotria* sensu stricto (en excluant le sous-genre *Heteropsychotria*, qui forme un clade à part).

L'unique espèce malgache séquencée dans notre étude, *P. expansissima*, se rattache au groupe des espèces à nodules bactériens, qui est principalement représenté en Afrique. Les espèces à nodules de Madagascar, au nombre de sept, sont assez proches entre elles (Bremekamp 1960) et probablement issues d'une introduction unique. Mais le genre *Psychotria* compte beaucoup d'autres espèces à Madagascar, qui sont morphologiquement fort diverses, et dont certaines pourraient appartenir à des groupes non représentés en Afrique.

A l'échelle africaine, on n'observe pas de structuration nette des clades entre grandes régions (Afrique de l'Ouest, Afrique centrale, Afrique de l'Est). La majorité des clades sont largement distribués, avec une diversification plus forte en Afrique Centrale. Quelques clades seulement ont une distribution limitée (le groupe de *P. ombrophila* en Afrique de l'Ouest, celui de *P. ebensis* en Afrique centrale, celui de *P. punctata* presque exclusivement est-africain).

6.2.2. Ecologie et phylogénie

Les espèces africaines de *Psychotria* ne semblent pas montrer de structure phylogénétique liée à l'altitude (fig. 37). Peu d'espèces sont limitées aux zones très basses ou très élevées, et beaucoup ont en fait une amplitude altitudinale assez large (une amplitude de 1000 m ou plus n'est pas rare). Les espèces montagnardes ne sont pas apparentées entre elles, mais appartiennent à des groupes différents, ce qui suggère une différenciation récente à partir d'espèces de plaine.

La structure phylogénétique liée à la pluviométrie annuelle apparaît faible (Fig. 38). Elle est principalement liée aux espèces de savane (< 1300 mm de pluviométrie moyenne annuelle) qui, à l'exception de *P. eminiiana*, appartiennent toutes au groupe à nodules bactériens. Ces espèces ne paraissent pas former un clade particulier au sein du groupe, qui semble donc avoir une certaine prédisposition aux habitats savanicoles ; on ignore si celle-ci est liée ou non à la présence de bactéries symbiotiques. Chez les espèces forestières, la structuration liée à la pluviométrie paraît insignifiante.

6.2.3. Signal phylogénétique des caractères morphologiques

La structuration phylogénétique est très variable d'un caractère à l'autre. Nous discutons ci-dessous chaque caractère séparément. Ceux qui sont phylogénétiquement très conservés, comme la couleur des fruits ou la présence de nodules bactériens, sont utiles pour l'identification des clades. Les caractères plus labiles, comme l'accumulation d'humus, permettent de distinguer les espèces mais non d'établir leurs affinités phylogénétiques.

Port (Fig. 39) – Etats : suffrutescent ; arbustif/arborescent ; lianescent ; épiphyte.

Les variations de port sont très faiblement corrélées à la phylogénie. La majorité des espèces sont arbustives, ce qui est probablement la condition ancestrale dans le groupe. Le port suffrutescent est apparu de nombreuses fois indépendamment, et il est d'ailleurs inconstant chez beaucoup d'espèces qui peuvent aussi être arbustives. Ce port, fréquent en Afrique, paraît rare ou absent sur les autres continents, phénomène pour lequel nous n'avons pas d'explication précise. Le port lianescent semble être apparu au moins trois fois en Afrique et une fois en Asie (dans le clade *P. serpens/P. parvula*). Les espèces lianescentes asiatiques ont des tiges munies de racines crampons, et donc plus spécialisées que les espèces africaines qui sont simplement volubiles. Le port épiphyte caractérise le clade composé des trois genres *Hydnophytum*, *Myrmecodia* et *Squamellaria*, qui sont phylogénétiquement inclus dans *Psychotria*.

Accumulation d'humus (Fig. 40) – Etats : présence ; absence

L'accumulation d'humus ne montre aucun lien avec la phylogénie : les différentes espèces accumulatrices ne sont pas apparentées entre elles, sauf dans le cas de *P. konguensis* et *P. uapacifolia*. Ce caractère relativement inhabituel est donc apparu de nombreuses fois dans le genre, qui y montre manifestement une certaine prédisposition. On trouvera plus d'informations à ce sujet dans le chapitre 3.4.2.

Domaties (Fig. 41) – Etats : présence ; absence.

La présence de domaties est un caractère apparu de nombreuses fois dans le genre, mais qui montre une certaine structure phylogénétique au niveau des groupes terminaux (*P. venosa*/*P. gillettii*, *P. asiatica*/*P. rubra*, etc...). Les domaties sont très rares chez les espèces à nodules, et absentes dans le groupe des espèces africaines à bractées. En Afrique, elles sont principalement rencontrées chez des espèces forestières héliophiles et sont rares chez les espèces de sous-bois ; nous ignorons s'il y a à ce phénomène une signification adaptative.

Nodules (Fig. 42) – Etats : nodules absents ; nodules présents et limités à la nervure médiane ; nodules dispersés dans le limbe.

La présence de nodules bactériens dans les feuilles est un caractère phylogénétiquement très stable, apparu une seule fois dans le genre et qui ne semble avoir été perdu qu'une fois, dans le clade *P. limba*/*P. tetragonopus*. Ces nodules peuvent se présenter sous deux formes : dispersés dans le limbe (cas le plus fréquent et probablement ancestral) ou limités à la nervure médiane. Ce dernier caractère est généralement conservé au niveau des clades terminaux, mais semble être apparu plusieurs fois. La symbiose bactérienne est indispensable à la plante mais son rôle exact n'est pas connu; pour plus d'informations voir le chapitre 3.4.1.

Stipules (Fig. 43) – Etats : stipules libres et entières ; stipules libres et bifides sans carène basale ; stipules libres et bifides avec carène basale ; stipules soudées en tube ; stipules calyptrées.

La forme des stipules montre dans le genre une variation considérable dont la figure ne donne qu'un aperçu très simplifié. Cette variation montre un certain degré de corrélation avec la phylogénie. Les stipules entières paraissent constituer l'état ancestral, mais les stipules bifides sont les plus fréquentes, du moins en Afrique, et s'observent notamment chez la quasi-totalité des espèces à nodules. Les stipules bifides à carène basale sont apparues une seule fois et caractérisent les groupes de *P. vogeliana* et *P. hypsophila*. Les stipules soudées en tube sont apparues plusieurs fois de manière indépendante chez les espèces africaines, ce qui constitue un cas remarquable de convergence. Les stipules calyptrées caractérisent le clade néotropical composé de *P. erythrocarpa* et *P. nervosa*.

Inflorescences (Fig. 44) – Etats : panicules à bractées réduites; ombelles ou glomérules ; panicules à bractées développées ; capitules involuclés ; inflorescences pseudo-capitées ; épis ; fascicules axillaires.

La structure des inflorescences est corrélée dans une certaine mesure avec la phylogénie, mais les cas de convergences sont fréquents. L'inflorescence en panicule est la plus fréquente et constitue manifestement le caractère ancestral. La condensation des inflorescences en glomérules est intervenue de nombreuses fois de manière indépendante, soit chez des espèces isolées, comme *P. rubripilis*, soit chez l'ensemble d'un clade (cas de *P. globiceps* et des espèces voisines). Les inflorescences en capitules involuclés s'observent principalement dans le groupe de *P. hypsophila* mais aussi chez des espèces non apparentées comme *P. clausa* et *P. camptopus*, ce qui montre que le caractère est apparu plusieurs fois par convergence. On rencontre chez certaines espèces des formes de transition entre panicule et capitule (*P. bracteosa*, *P. ombrophila*, *P. yapoensis*). Il serait intéressant d'étudier s'il y a une corrélation entre le type d'inflorescence et le mode de pollinisation, ce dernier aspect étant malheureusement très mal connu.

Calice (Fig. 45) – Etats : cupuliforme ; lobé ; tubuleux ; étalé en soucoupe.

Comme les deux caractères précédents, la forme du calice ne montre qu'une corrélation partielle avec la phylogénie. La plupart des espèces ont un calice cupuliforme, ce qui constitue manifestement l'état ancestral. Les calices lobés sont apparus de nombreuses fois, souvent chez des groupes d'espèces apparentées, comme celui de *P. globiceps*. Les calices en tube allongé sont rares et apparus plusieurs fois de manière indépendante, tandis que les calices étalés s'observent uniquement chez *P. laticalyx* (et chez le très voisin *P. orbicalyx*, non représenté dans notre phylogénie).

Corolle (Fig. 46) – Etats : blanche ou vert pâle ; bleue ; jaune ; brune ou vert foncé ; bicolore à extérieur orangé et intérieur blanc ; bicolore à extérieur blanc ou rouge et intérieur jaune.

La grande majorité des espèces ont une corolle blanche ou vert pâle, ce qui constitue de toute évidence l'état ancestral. Les autres couleurs ne paraissent exister qu'en Afrique. Cette plus grande diversité de couleurs sur le continent africain pourrait être liée à une plus grande diversité de pollinisateurs, mais cela est impossible à démontrer dans l'état actuel de nos connaissances. Les fleurs bleues sont apparues indépendamment dans le groupe de *P. biaurita*, dans celui de *P. ebensis*, et chez *P. bracteosa* (mais dans les deux derniers cas la couleur est parfois presque blanche). Le clade *P. capensis/P. eminiiana* est caractérisé par des fleurs entièrement jaunes. Les fleurs bicolores à intérieur jaune sont particulières au groupe de *P. camptopus* ; ce caractère est associé à un tube de la corolle assez long et à une pollinisation probablement ornithophile (voir chapitre 3.3.2). Les fleurs bicolores à extérieur orangé et intérieur blanc, rencontrées notamment dans le groupe de *P. gabonica*, sont probablement apparues plusieurs fois, mais la résolution du clade correspondant est trop faible pour le démontrer.

Boutons floraux (Fig. 47) – Etats : arrondis ; corniculés.

Ce caractère montre une corrélation assez nette, bien qu'imparfaite, avec la phylogénie. La grande majorité des espèces ont les boutons floraux arrondis, ce qui constitue l'état ancestral. Les boutons floraux corniculés sont apparus au moins quatre fois de manière indépendante ; chez l'espèce américaine *P. cupularis*, chez *P. cyanopharynx*, dans le clade *P. humilis/P. ceratalabastron*, et dans les groupes de *P. hypsophila* et *P. vogeliana* où ils sont fréquents.

Nombre de loges de l'ovaire (Fig. 48) – Etats : 2 loges ; 3-4 loges.

Ce caractère est phylogénétiquement très stable. L'ovaire à 2 loges est l'état ancestral, présent chez la quasi-totalité des espèces. Seul le groupe de *P. camptopus* est caractérisé par un ovaire à 3-4 loges.

Forme des fruits (Fig. 49) – Etats : globuleux à ovoïdes ; plus larges que longs (la première catégorie n'a pas été subdivisée, la variation étant fréquente chez une même espèce).

Ce caractère montre une corrélation assez nette avec la phylogénie. Les fruits globuleux à ovoïdes constituent l'état ancestral, largement répandu. Les espèces à fruits plus larges que longs sont toutes africaines et appartiennent presque exclusivement au groupe à nodules. Compte tenu de la faible résolution de ce groupe, il est difficile de préciser si le caractère y est apparu une ou plusieurs fois.

Couleur des fruits (Fig. 50) – Etats : rouges ou orangés ; bleus, blancs ou noirs (ces trois dernières couleurs ont été réunies, vu le passage graduel de l'une à l'autre chez les espèces africaines).

C'est l'un des caractères les mieux corrélés à la phylogénie. Les fruits rouges sont de loin les plus répandus dans le genre et constituent probablement l'état ancestral. Les fruits blancs, bleus ou noirs sont apparus deux fois de manière indépendante : en Asie dans le groupe de *P. serpens*, et en Afrique chez les espèces à bractées (groupes de *P. hypsophila* et *P. vogeliana*). Dans ce dernier groupe on note un cas de réversion vers les fruits rouges, chez *P. latistipula* et *P. schweinfurthii*. La dispersion étant très mal connue, on ignore si les différentes couleurs de fruits sont liées au type de disséminateurs ; ce point serait très intéressant à étudier.

Noyaux (Fig. 51) – Etats : lisses ; côtelés (par commodité, nous n'avons pas subdivisé cette dernière catégorie, quoique la variation soit considérable dans le nombre et la forme des côtes).

Ce caractère est partiellement corrélé à la phylogénie. Les noyaux côtelés paraissent constituer l'état ancestral, et sont seuls représentés chez les espèces américaines et asiatiques (du moins celles étudiées ici). Les espèces africaines ont des noyaux lisses ou côtelés en proportions sensiblement égales, mais très variables d'un clade à l'autre ; ils sont ainsi très majoritairement lisses dans le groupe des espèces à nodules.

Graines (Fig. 52) – Etats : graines entières ; graines à 2 sillons ventraux simples ; graines à un seul sillon ventral en T ; graines ruminées ; graines entières à face ventrale concave (caractère représenté uniquement chez certains groupes externes).

L'anatomie des graines montre une certaine corrélation avec la phylogénie ; cependant les réversions sont fréquentes. Les types dominants sont les graines entières dans le Clade II (espèces à nodules), à 2 sillons ventraux dans le Clade I, ruminées ou à un seul sillon ventral en T dans le Clade III. Il est difficile de déterminer ici le caractère ancestral.

Chapitre 7

Conclusion et perspectives

Cette thèse constitue le premier travail d'ensemble consacré aux *Psychotria* d'Afrique occidentale et centrale depuis les années 1960. Le genre montre dans la région d'étude une diversité exceptionnelle puisque nous y avons identifié 232 espèces, dont plus d'un tiers sont nouvelles. Ce résultat montre à quel point la flore de la région demeure imparfaitement connue, tout particulièrement en ce qui concerne les arbustes de sous-bois. Plusieurs autres genres entrant dans cette catégorie sont en grande nécessité d'une révision, les plus importants étant *Rinorea* (Violaceae), *Pavetta* (Rubiaceae), *Ardisia* (Myrsinaceae) ou encore *Cola* (Sterculiaceae).

Nos travaux font apparaître la grande richesse de l'Afrique centrale atlantique (Cameroun et Gabon principalement) où plus de la moitié des espèces étudiées sont endémiques. Ces résultats confirment ceux obtenus antérieurement chez d'autres groupes de plantes, notamment par White (1978) et Sosef (1994). Cela implique que des efforts particuliers de conservation devront être consacrés à cette région, encore assez bien conservée mais où les problèmes de déforestation commencent à se faire sentir. Ces efforts devront porter non seulement sur les massifs montagneux de l'intérieur, dont la richesse particulière a déjà été documentée, mais aussi sur les forêts littorales, dont il apparaît qu'elles hébergent un nombre significatif d'espèces endémiques. Le Liberia et l'ouest de la Côte d'Ivoire, la frontière ivoiro-ghanéenne, et la dorsale Congo-Nil apparaissent comme des centres secondaires de diversité et d'endémisme, et devront eux aussi faire l'objet d'efforts de conservation.

Au point de vue phylogénétique, les espèces africaines ne forment pas un clade à part, mais les échanges entre continents sont rares. A l'échelle africaine, il n'y a pas de forte structuration phylogéographique au sein du genre. Les résultats montrent que la classification infragénérique de Petit (1964) est en grande partie à revoir, mais nous ne sommes pas, dans l'état actuel des connaissances, en mesure de proposer une nouvelle classification satisfaisante. Le rattachement du genre monospécifique *Peripeplus* à *Psychotria*, proposé dans notre révision, est confirmé par les données moléculaires.

A l'issue de ce travail, nous pouvons suggérer, pour l'avenir, différentes pistes de recherche.

Tout d'abord, il serait utile d'étudier de plus près certains groupes sur le terrain, afin de vérifier nos délimitations spécifiques. Par ailleurs, plusieurs espèces mal connues sont en attente de description (voir Volume II) et il est plus que probable que d'autres encore restent à découvrir. De nouvelles prospections de terrain sont donc à envisager, en particulier dans les régions encore mal connues. Parmi les plus dignes d'intérêt, nous pouvons citer : au Liberia, une grande partie de la zone forestière ; au Cameroun, les Monts Rumpi, le massif du Nta Ali et les collines de la Mambe ; au Gabon, le Massif de Koumounabouali, les Monts des Tandous, la chaîne du Mayombe, et la réserve de Wonga-Wongué ; en R.D.Congo, le sud de la dorsale Congo-Nil et ses forêts de piémont.

En ce qui concerne la phylogénie, il serait intéressant 1) de séquencer d'autres marqueurs afin d'améliorer la résolution ; 2) d'améliorer l'échantillonnage en espèces américaines, asiatiques, et surtout malgaches, ces dernières en particulier étant susceptibles de montrer des affinités avec les espèces africaines ; 3) d'effectuer des datations, afin d'estimer si la diversification des clades correspond à des événements géologiques ou climatiques particuliers.

L'écologie des *Psychotria* africains, comme d'ailleurs de beaucoup d'espèces de sous-bois, demeure très mal connue. Il serait particulièrement intéressant d'étudier en détail leur pollinisation et leur dispersion,

mais cela risque de s'avérer difficile pour beaucoup d'espèces, qui ont une densité faible et/ou une floraison peu abondante. Parmi celles qui pourraient le mieux convenir à ce type d'étude, signalons : *P. latistipula*, abondant et presque rudéral au Cameroun ; *P. camptopus*, *P. lehmbachii* et *P. altimontana*, abondants dans les forêts de montagne de la dorsale camerounaise ; *P. hypsophila*, très répandu et souvent rencontré en peuplement, ou encore *P. dermatophylla*, *P. gilletii* et *P. guineensis*, espèces fréquentes de bords de pistes. La taille très vaste et la grande variabilité morphologique du genre *Psychotria* en font un matériel de choix pour l'étude de nombreux processus évolutifs, au premier rang desquels l'hétérostylie : *Psychotria* compte en effet plus d'espèces hétérostyles, et aussi plus de types d'hétérostylie différents, que tout autre genre de plantes.

Bibliographie

(commune aux volumes I, II et III)

- Adam J.G. 1973. Espèces nouvelles pour le Liberia et les Monts Nimba (Asteracées et Rubiacées). Bulletin de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire, série A : Sciences Naturelles, 35 : 79-91.
- Adam J.G. 1975. Flore descriptive des Monts Nimba (3e partie). Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, N.S., série B, Botanique, 24 : 914-1374.
- Adam J.G. 1981. Flore descriptive des Monts Nimba (5e partie). Paris: CNRS Editions.
- Aké Assi L. 1959. Trois Psychotriées (Rubiaceae) nouvelles de Côte d'Ivoire. Bulletin du Jardin Botanique de l'Etat à Bruxelles, 29 : 359-366.
- Aké Assi L. 1960. Deux espèces nouvelles de Côte d'Ivoire. Bulletin du Jardin Botanique de l'Etat à Bruxelles, 30: 15-19.
- Aké Assi L. 1961. Une Passifloracée et deux Rubiacées nouvelles de Côte d'Ivoire. Bulletin du Jardin Botanique de l'Etat à Bruxelles, 31: 311-318.
- Aké Assi L. & Bouton J. 1960. Une espèce nouvelle de Psychotria de Côte d'Ivoire. Bulletin du Jardin Botanique de l'Etat à Bruxelles, 30: 393-395.
- Aké Assi L. 2002. Flore de la Côte d'Ivoire : catalogue systématique, biogéographie et écologie. Boissiera, 58 : 1-401.
- Akoègninou A., van der Burg W.J. & van der Maesen L.J.G. (éditeurs). 2006. Flore Analytique du Bénin. Wageningen : Backhuys.
- Alves R., Figueiredo E. & Davis A.P. 2005. Taxonomy and conservation of the genus *Psychotria* (Rubiaceae) in S.Tomé e Príncipe (Gulf of Guinea). Botanical Journal of the Linnean Society, 147: 469-481.
- Andersson L. 2001. *Margaritopsis* (Rubiaceae, Psychotrieae) is a pantropical genus. Systematics and Geography of Plants, 71: 73-85 (2001).
- Andersson L. 2002a. Re-Establishment of *Carapichea* (Rubiaceae, Psychotrieae). Kew Bulletin, 57: 363-374.
- Andersson L. 2002b. Relationships and generic circumscriptions in the *Psychotria* complex (Rubiaceae, Psychotrieae). Systematics and Geography of Plants, 72: 167-202.
- Anisimova M. & Gascuel O. 2006. Approximate Likelihood-Ratio Test for Branches: A Fast, Accurate, and Powerful Alternative. Systematic Biology, 55: 539-552.
- Aubréville A. 1936. Flore Forestière de la Côte d'Ivoire. Vol. 1-3. Paris.
- Aubréville A. 1949. Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique Tropicale. Paris: Société d'Editions Géographiques, Maritimes et Coloniales.
- Baker H.G. 1956. Pollen dimorphism in the Rubiaceae. Evolution, 10 : 23-31.

- Baker R.H. & DeSalle R. 1997. Multiple sources of character information and the phylogeny of Hawaiian drosophilids. *Systematic Biology*, 46: 654-673.
- Bamps P. 1982. Flore d'Afrique centrale (Zaïre - Rwanda - Burundi). Répertoire des lieux de récolte. Meise: Jardin Botanique National de Belgique.
- Barker F.K. & Lutzoni F. 2002. The Utility of the Incongruence Length Difference Test. *Systematic Biology*, 51: 625-637.
- Barrabé L., Buerki S., Mouly A., Davis A.P., Munzinger J. & Maggia L. 2012. Delimitation of the genus *Margaritopsis* (Rubiaceae) in the Asian, Australasian and Pacific region, based on molecular phylogenetic inference and morphology. *Taxon*, 61: 1251-1268.
- Bentham G. & Hooker J.D. 1873. Genera Plantarum ad exemplaria imprimis in herbariis Kewensibus servata definita. Voluminis secundi. Pars I. Sistens Dicotyledonum Gamopetalorum Ordines VI: Caprifoliaceas – Compositas. Londres: L. Reeve & co.
- Bergsten J. 2005. A review of long-branch attraction. *Cladistics*, 21: 163-193.
- Bir Bahadur. 1968. Heterostyly in Rubiaceae: a review. *Journal of Osmania University (Science)*, Golden Jubilee special volume: 207-238.
- Blanc P. 2002. Etre plante à l'ombre des forêts tropicales. Nathan, Paris.
- Borrow N. & Demey R. 2002. Birds of Western Africa. Londres: Christopher Helm.
- Bowden C.G.R. 2001. The birds of Mount Kupe, southwest Cameroon. *Malimbus*, 23: 13-44.
- Bremekamp C.E.B. 1933. The bacteriophilous species of *Psychotria*. *The Journal of Botany, British and Foreign*, 71: 271-280.
- Bremekamp C.E.B. 1952. Rubiacées nouvelles pour le Congo Belge. *Bulletin du Jardin Botanique de l'Etat à Bruxelles*, 22: 97-104.
- Bremekamp C.E.B. 1956. Rubiacées nouvelles du Congo Belge et du Ruanda-Urundi (*Tricalysia*, *Trichostachys*, *Pavetta*). *Bulletin du Jardin Botanique de l'Etat à Bruxelles*, 26: 253-258.
- Bremekamp C.E.B. 1960. Les "Psychotria" bactériophiles de Madagascar. *Notulae Systematicae*, 16 : 41-54.
- Bremekamp C.E.B. 1963. Sur quelques genres de Psychotriées (Rubiacées) et sur leurs représentants malgaches et comoriens. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Afd. Natuurkunde, Tweede reeks, deel LIV*, 5: 1-181.
- Breteler F.J. 2001. The genus *Trichoscypha* (Anacardiaceae) in Upper Guinea: A synoptic revision. *Adansonia*, 23: 247-264.

- Breteler F.J. 2004. The genus *Trichoscypha* (Anacardiaceae) in Lower Guinea and Congolia: A synoptic revision. *Adansonia*, 26: 97-127.
- Breteler F.J. 2010. Revision of the African genus *Anthonotha* (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Plant Ecology and Evolution*, 143: 70-99.
- Breteler F.J. 2011 Revision of the African genus *Isomacrolobium* (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Plant Ecology and Evolution*, 144: 64-81.
- Brown N.E. & Wright C.H. 1906. Diagnoses africanae, XVI. Bulletin of Miscellaneous information, Royal Botanic Gardens, Kew, 1906: 98-109.
- Browne P. 1756. *The Civil and Natural History of Jamaica: in three parts*. Londres.
- Cavaco A. 1958. Notes sur la flore du Dundo (Angola): IV. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, 29: 511-516.
- Cheek M. & Bridson D.M. 2002. Two new species of *Psychotria* (Rubiaceae) from Western Cameroon. *Kew Bulletin*, 57: 389-395.
- Cheek M., Corcoran M. & Horwath A. 2008a. Four new submontane species of *Psychotria* (Rubiaceae) with bacterial nodules from Western Cameroon. *Kew Bulletin*, 63: 405-418.
- Cheek M. & Csiba L. 2002. A revision of the *Psychotria chalconeura* complex (Rubiaceae) in Guineo-Congolian Africa. *Kew Bulletin*, 57: 375-387.
- Cheek M., Horwath A. & Haynes D. 2008b. *Psychotria kupensis* (Rubiaceae) a new dwarf, litter-gathering species from western Cameroon. *Kew Bulletin*, 63: 243-246.
- Cheek M. & Lachenaud O. Sous presse. *Psychotria elephantina* sp. nov. (Rubiaceae) a rainforest shrub from Cameroon. *Nordic Journal of Botany*.
- Cheek M., Pollard B.J., Darbyshire I., Onana J.-M. & Wild C. 2004. The plants of Kupe, Mwanenguba and the Bakossi Mountains, Cameroon: a conservation checklist. Kew, Royal Botanic Gardens.
- Cheek M. & Sonké B. 2005. Two further new species of *Psychotria* (Rubiaceae) from western Cameroon. *Kew Bulletin*, 60: 293-300.
- Chevalier A. 1908. *Mission Chari-Lac Tchad, 1902-1904: L'Afrique Centrale Française. Récit du voyage de la mission*. Paris : Augustin Challamel.
- Chiovenda E., Fiori A., Lunza D. & Cufodontis G. 1939. *Missione Biologica nel paese di Borana. Raccolte botaniche. Angiospermae – Gymnospermae*. Roma: Reale Accademia d'Italia.
- Colyn, M., Gautier-Hion, A. & Verheyen, W. 1991 A re-appraisal of palaeoenvironmental history in Central Africa: evidence for a major fluvial refuge in the Zaire Basin. *Journal of Biogeography*, 18: 403–407.

- Consolaro H., Silva S.C.S. & Oliveira P.E. 2011. Breakdown of distyly and pin-monomorphism in *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae). *Plant Species Biology*, 26: 24–32.
- Craib W.G. 1932. Contributions to the Flora of Siam - Additamentum XXXVII. Bulletin of Miscellaneous information, Royal Botanic Gardens, Kew, 1932: 475-486.
- Cufodontis G. 1948. Note di floristica africana (VI-VIII). *Nuovo Giornale Botanico Italiano, nuova serie*, 55: 82-93.
- Dauby G. 2012. Structuration spatiale de la diversité intra- et interspécifique en Afrique centrale. Le cas des forêts gabonaises. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles.
- Davis A.P., Bridson D.M., Jarvis C. & Govaerts R. 2001. The typification and characterization of the genus *Psychotria* L. (Rubiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 135: 35–42.
- Davis A.P. & Figueiredo E. 2007. A checklist of the Rubiaceae (coffee family) of Bioko and Annobon (Equatorial Guinea, Gulf of Guinea). *Systematics and Biodiversity*, 5: 159–186.
- De Block P. 1998. The African species of *Ixora* (Rubiaceae-Pavetteae). *Opera botanica Belgica*, vol. 9. Meise: Jardin Botanique National de Belgique.
- De Candolle A.P. 1830. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, sive enumeratio contracta ordinum, generum, specierumque plantarum huc usque cognitarum, juxta methodi naturalis normas digesta. Pars Quatro: Sistens Calyciflorarum Ordines X.* Paris: Treuttel & Würtz.
- De Koning J. 1983. La Forêt du Banco. II. La flore. Wageningen: H. Veenman & Zonen B.V.
- De Wilde, J.J.F.E. 2007. Revision of the African genus *Heckeldora* (Meliaceae). *Blumea*, 52: 179-199.
- De Wildeman E. 1905-1907. Mission Emile Laurent (1903-1904). Volume I. Bruxelles: F. Vanbuggenhoudt
- De Wildeman E. 1907-1908. Flore du Bas et du Moyen-Congo. Volume II. Annales du Musée du Congo, Botanique, série 5, 2 : 1-368.
- De Wildeman E. 1923. Remarques sur les espèces africaines du genre *Grumilea* Gaertn. *Bulletin du Jardin Botanique de l'Etat à Bruxelles*, 9: 21-58.
- De Wildeman E. 1924. *Plantae Bequaertianae : études sur les récoltes botaniques du Dr. J. Bequaert, chargé de missions au Congo Belge (1913-1915). Vol. 2.* Gand: A. Hoste.
- De Wildeman E. 1932. *Plantae Bequaertianae : études sur les récoltes botaniques du Dr. J. Bequaert, chargé de missions au Congo Belge (1913-1915). Vol. 6.* Gand: A. Hoste.
- De Wildeman E. 1935. Observations sur quelques formes du genre *Uragoga* (Rubiaceae). *Annales de la Société Scientifique de Bruxelles, série B, Sciences physiques et naturelles* 55,: 47-55.

- De Wildeman E. 1936. Remarques à propos de formes du genre *Uragoga* L. (Rubiaceae) (Afrique occidentale et centrale). Mémoires de l'Institut royal colonial belge, Section des sciences naturelles et médicales, Collection in 8°, IV, 4.
- De Wildeman E. & Durand T. 1900. *Plantae Thonnerianae congolenses, ou Énumération des plantes récoltées en 1896 par M. Fr. Thonner dans le district des Bangalas*. Bruxelles: O. Schepens & Cie.
- De Wildeman E. & Staner P. 1932. Contribution à l'étude de la flore du Katanga. Supplément IV. Bruxelles: D. van Keerberghen & fils.
- Delile A.R. 1826. Centurie de plantes d'Afrique du voyage à Méroé, recueillies par M. Cailliaud, et décrites par M. Raffeneau-Delile. Paris : Imprimerie royale.
- Denys E. 1980. A tentative phytogeographical division of tropical Africa based on a mathematical analysis of distribution maps. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique*, 50: 465-504.
- Don G. 1834. A General History of the Dichlamydeous plants. Vol III – Calyciflorae. Londres: J.G. & F. Rivington.
- Droissart V. 2009. Etude taxonomique et biogéographique des plantes endémiques d'Afrique centrale atlantique : le cas des Orchidaceae. Thèse de Doctorat, Université Libre de Bruxelles.
- Droissart V., Hardy O.J., Sonké B., Dahdouh-Guebas F. & Stévant T. 2012. Subsampling Herbarium Collections to Assess Geographic Diversity Gradients: A Case Study with Endemic Orchidaceae and Rubiaceae in Cameroon. *Biotropica* 44: 44–52.
- Faria R.R., Ferrero V., Navarro L. & Araujo A.C. 2012. Flexible mating system in distylous populations of *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae) in Brazilian Cerrado. *Plant Systematics and Evolution*, 298: 619-627.
- Figueiredo E. 2007. The Rubiaceae of Cabinda (Angola). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 154 : 455-495.
- Gaertner J. 1788. *De fructibus et seminibus plantarum*. Vol. 1. Stuttgart.
- Good R.D. 1926. Mr John Gossweiler's plants from Angola and Portuguese Congo. *Journal of Botany, British and Foreign*, 64 (Suppl. 2): 1-43.
- Gordon J.F. 1963. (référence non consultée). The nature and distribution within the plant of the bacteria associated with certain leaf-nodulated species of the families Myrsinaceae and Rubiaceae. Thesis, University of London.
- Gosline G. & Malécot V. 2011. A monograph of *Octoknema* (Octoknemaceae - Olacaceae s.l.). *Kew Bulletin*, 66: 367-404.
- Goyder D.J. 1994. A revision of *Anisopus* N.E.Br. (Asclepiadaceae: Marsdenieae). *Kew Bulletin*, 49: 737-747.

- Guillaumet J.-L., 1967. Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas-Cavally (Côte d'Ivoire). Paris : O.R.S.T.O.M.
- Guillaumet J.-L. & Adjanohoun E., 1971. La végétation de la Côte d'Ivoire. Pp. 157-266.in : Avenard J.M., Eldin E., Girard G., Sircoulon J., Touchebeuf P., Guillaumet J.-L., Adjanohoun E., Perraud A. (eds). Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. Paris : O.R.S.T.O.M.
- Guindon S., Dufayard J.F., Lefort V., Anisimova M., Hordijk W. & Gascuel O. 2010. New Algorithms and Methods to Estimate Maximum-Likelihood Phylogenies: Assessing the Performance of PhyML 3.0. *Systematic Biology*, 59(3): 307-321.
- Hall J.B. 1980a. Five new species of flowering plants from West Africa. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 50: 249-266.
- Hall J.B. 1980b. Gazetteer of plant collecting localities in Ghana cited in *Flora of West Tropical Africa*. Accra: Ghana Universities Press.
- Hall J.B. & Swaine M.D. 1981. Distribution and ecology of vascular plants in a tropical rain forest. La Haye: Junk.
- Hall, T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl. Acids. Symp. Ser.* 41:95-98.
- Hallé F. 2004. *Architectures de Plantes*. JPC Editions.
- Hallé F. & Oldeman R.A.A. 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Paris : Masson.
- Hallé N. 1978. Les localités de récolte de H. Lecomte au Gabon et au Congo. *Adansonia*, 18 : 153-155.
- Hallé N., Raynal J. & Descoings B. 1968. *Flore du Gabon*. Vol. 14. G.Le Testu et le Gabon. Vitaceae, Leeaceae. Paris : Muséum national d'histoire naturelle.
- Hawthorne W. & Jongkind C.C.H. 2006. *Woody plants of Western African forests : a guide to the forest trees, shrubs and lianes from Senegal to Ghana*. Kew : Royal Botanic Gardens.
- Henriques J.A. 1892. Contribuição para o estudo da Flora d'Africa. *Boletim da Sociedade Broteriana* 10: 97-165.
- Hepper, F.N. 1962a. Notes on Tropical African Rubiaceae: II. *Kew Bulletin* 16: 153-157.
- Hepper, F.N. 1962b. Notes on Tropical African Rubiaceae: III. *Kew Bulletin* 16: 329-339.
- Hepper, F.N. 1963. Psychotria. in Hutchinson, J. & Dalziel, J.M. *Flora of West Tropical Africa*, Second edition, Vol. II: 193-202. London, Crown agents for oversea governments and administrations.
- Hepper F.N. 1974. C. Ledermann's botanical collecting localities in Kamerun (Cameroun) 1908-09. *Kew Bulletin* 29: 365-381.

- Hiern W. 1877a. Rubiaceae. Pp. 33-247 in Oliver D. Flora of Tropical Africa. Vol. III : Umbelliferæ to Ebenaceæ. Londres : L. Reeve.
- Hiern W. 1877b. On the Peculiarities and Distribution of Rubiaceae in Tropical Africa. Journal of the Linnean Society, Botany, 16: 248-280.
- Hiern W. 1898. Catalogue of the African Plants collected by Dr. F. Welwitsch in 1853-61. Vol. I.
- Hooker W.J. 1849. Niger Flora, or an enumeration of the plants of Western Tropical Africa, collected by the late Dr Theodore Vogel, botanist to the voyage of the expedition sent by her Britannic Majesty to the River Niger in 1841, under the command of Capt. H.D.Trotter, R.N. & c. Londres: Hippolyte Bailliere.
- Hooker J.D. 1869. *Camptopus manni*. Curtis's Botanical Magazine, 3rd series, 25: 5755.
- Hurlbert S.H. 1971. The Nonconcept of Species Diversity: A Critique and Alternative Parameters. Ecology, 52: 577-586.
- Hutchinson J. 1946. A botanist in South Africa. Londres: P. R. Gawthorn.
- Hutchinson J. & Dalziel J.M. 1931. Flora of West Tropical Africa. Volume II. Part 1. Londres: Crown Agents for the Colonies.
- Johansson J.T. 1992. Pollen morphology in *Psychotria* (Rubiaceae, Rubioideae, Psychotrieae) and its taxonomic significance. A preliminary survey. Opera Botanica 115: 1-71.
- Jongkind C.C.H. & Lachenaud O. 2006. A new species of *Psychotria* (Rubiaceae) from West Africa. Systematics and Geography of Plants 76: 250-254.
- Kelchner S.A. 2000. The Evolution of Non-Coding Chloroplast DNA and Its Application in Plant Systematics. Annals of the Missouri Botanical Garden, 87: 482-498.
- Krause K. 1907. Rubiaceae africanae. Botanische Jahrbucher für Pflanzensystematik und Pflanzengeographie 39: 516-572.
- Krause K. 1909. Rubiaceae africanae. II. Botanische Jahrbucher für Pflanzensystematik und Pflanzengeographie 43: 129-160.
- Krause K. 1912. Rubiaceae africanae. III. (VII.) Botanische Jahrbucher für Pflanzensystematik und Pflanzengeographie 48: 403-433.
- Krause K. 1920a. Rubiaceae africanae. V (IX.) Botanische Jahrbucher für Pflanzensystematik und Pflanzengeographie 57: 26-27.
- Krause K. 1920b. Über die Gattungen *Camptopus* Hook.f. und *Megalopus* K.Sch. Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem 7: 380-387.

- Kuntze O. 1891. *Revisio Generum Plantarum Vascularium omnium atque cellularium multarum secundum leges nomenclaturae internationales cum enumeratione Plantarum exoticarum in itinere mundi collectarum. Pars II.* Leipzig: Arthur Felix.
- Lachenaud O. 2009. La flore des plantes vasculaires de la République du Congo : nouvelles données. *Systematic and Geography of Plants* 79: 199-214.
- Lachenaud O., Droissart V., Dessein S., Stévant T., Simo M., Lemaire B., Taedoumg H. & Sonké B. 2013b. New records for the flora of Cameroon, including a new species of *Psychotria* (Rubiaceae) and range extensions for some rare species. *Plant Ecology and Evolution* 146(1): 121-133.
- Lachenaud O. & Harris D.J. 2010. Three new species of *Chassalia* and *Psychotria* (Rubiaceae) from West and Central Africa. *Edinburgh Journal of Botany* 67(2): 219-233.
- Lachenaud O. & Jongkind C. 2010. Three new or little-known *Chassalia* (Rubiaceae) species from west and central Africa. *Nordic Journal of Botany* 28: 13-20.
- Lachenaud O. & Jongkind C. 2013. New and little-known *Psychotria* (Rubiaceae) from West Africa, and notes on litter-gathering angiosperms. *Plant Ecology and Evolution* 146: 219-233.
- Lachenaud O., Luke Q., Tchiengué B. & Bytebier B. 2012. *Chassalia magnificens* sp. nov. and *C. chrysolada* comb. nov. (Rubiaceae) from central Africa. *Nordic Journal of Botany* 30(2): 129-135.
- Lachenaud O. & Séné O. 2010. Un nouveau *Psychotria* (Rubiaceae) du sud Cameroun. *Plant Ecology and Evolution* 143: 105-108.
- Lachenaud O. & Séné O. 2012. Un nouveau *Psychotria* (Rubiaceae) rhéophyte du sud Cameroun. *Plant Ecology and Evolution* 145(3): 423-427.
- Lachenaud O., Stévant T., Ikabanga D., Ngagnia Ndjabounda E.C. & Walters G. 2013a. Les forêts littorales de la région de Libreville (Gabon) et leur importance pour la conservation: description d'un nouveau *Psychotria* (Rubiaceae) endémique. *Plant Ecology and Evolution* 146(1): 68-74.
- Latham P. & Konda Ku Mbuta, A. 2007. *Plantes utiles du Bas-Congo, République Démocratique du Congo.*
- Lecointre G. & Deleporte P. 2005. Total evidence requires exclusion of phylogenetically misleading data. *Zoologica Scripta*, 34: 101-117.
- Lemaire B. 2011. *Diversity and Evolution of Bacterial Endosymbionts in Leaf Nodulated Angiosperms.* Thèse de Doctorat, Katholieke Univesiteit Leuven.
- Lemaire B., Lachenaud O., Persson C., Smets E., Dessein S. 2012. Screening for leaf-associated endophytes in the genus *Psychotria* (Rubiaceae). *FEMS Microbiology Ecology* 81(2):364-372.
- Letouzey R., 1968a.- *Etude phytogéographique du Cameroun.* Paris : Lechevalier.

- Letouzey R. 1968b. Flore du Cameroun. Vol. 7. Les Botanistes au Cameroun. Paris: Muséum National d'Histoire Naturelle.
- Linden L. 1900. La Flore congolaise à l'Exposition de Paris. La Semaine Horticole 4: 460, 471-472, figs 150-162.
- Linné C. von. 1759. Systema Naturae per regna tria naturae secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus II. Editio Decima, reformata. Stockholm : L. Salvi.
- Maley, J. 1987 Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au Quaternaire récent: nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. Pp. 307-334 in Coetzee J. A. (ed.) Palaeoecology of Africa and the surrounding islands, vol. 18. Rotterdam: A. A. Balkema.
- Maley, J. 1996 The African rainforest: main characteristics of changes in vegetation and climate from the Upper-Cretaceous to the Quaternary. In Alexander I.J., Swaine M. D. & Watling R. (ed.) , Essays on the ecology of the Guinea-Congo rainforest, Proc. R. Soc. Edinburgh B, 104, 31-73.
- Mangenot, G., 1955. Etudes sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte d'Ivoire. Etudes Eburnéennes 4: 5-61.
- Mayaux P., Bartholomé E., Fritz S. & Belward A. 2004. A new land-cover map of Africa for the year 2000. Journal of Biogeography, 31: 861-877.
- Mildbraed G.W.J. 1911. Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Zentral-Africa-Expedition, 1907-1908: unter Führung Adolf Friedrichs, Herzogs zu Mecklenburg, Band II. Botanik.
- Miller I.M. 1990. Bacterial Leaf Nodule Symbiosis. Advances in Botanical Research, 17: 163-234.
- Moore S. 1906. Uganda Gamopetalae from Dr. Bagshawe. The Journal of Botany, British and Foreign 44: 83-90.
- Moore S. 1907. Alabastra diversa – Part XIV. New or little-known African Gamopetalae. The Journal of Botany, British and Foreign 45: 41-58.
- Moore S. 1910. Alabastra diversa - Part XIX. The Journal of Botany, British and Foreign 48: 219-222.
- Moore S. 1911. Gamopetalae. Pp. 77-180 in Rendle, A.B., Baker, E.G., Moore, S. & Gepp A. A Contribution to our Knowledge of the Flora of Gazaland: being an Account of Collections made by C. F. M. Swynnerton. Journal of the Linnean Society, Botany, 40: 1-245.
- Moore S. 1913. Alabastra diversa - Part XXIII. The Journal of Botany, British and Foreign 51: 208-217.
- Moore S. & Wernham H.F. 1914. Gamopetalae. Pp. 4-9 in Rendle, A.B. Plants from the Eket District, S. Nigeria, collected by Mr. and Mrs. P. Amaury Talbot. The Journal of Botany, British and Foreign, 52: 1-9.

- Müller, K. 2005. SeqState - primer design and sequence statistics for phylogenetic DNA data sets. *Applied Bioinformatics*, 4, 65-69.
- Nepokroeff M., Bremer B. & Sytsma K.J. 1997. Reorganization of the Genus *Psychotria* and Tribe Psychotrieae (Rubiaceae) Inferred from ITS and rbcL Sequence Data. *Systematic Botany* 24: 5-27.
- Pauwels L. 1993. N'zayilu Nti, guide des arbres et arbustes de la région de Kinshasa-Brazzaville. Meise : Jardin botanique national de Belgique.
- Pellegrin F. 1938. La flore du Mayombe d'après les récoltes de M. Georges Le Testu. *Mémoires de la Société Linnéenne de Normandie, nouv. sér., Sect. bot., t. I, fasc. 4.*
- Petit E. 1963. Some new combinations and new names in the genus *Psychotria* L. *Bulletin du Jardin Botanique de l'Etat à Bruxelles* 33 : 381-382.
- Petit E. 1964. Les espèces africaines du genre *Psychotria* L. (Rubiaceae) - I. *Bulletin du Jardin Botanique de l'Etat à Bruxelles* 34 : 1-229.
- Petit E. 1966. Les espèces africaines du genre *Psychotria* L. (Rubiaceae) - II. *Bulletin du Jardin Botanique de l'Etat à Bruxelles* 36 : 65-190.
- Petit E. 1972. Les espèces africaines du genre *Psychotria* L. (Rubiaceae) - Supplément I. *Bulletin du Jardin Botanique de l'Etat à Bruxelles* 42: 353-361.
- Pierre L. 1898. Sur le genre *Peripeplus* des Psychotriées. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Paris, n.s., 1: 66-68.*
- Polhill D. 1988. *Flora of Tropical East Africa. Index of collecting localities.* Royal Botanic Gardens, Kew.
- Poorter L., Bongers F., Kouame F. N. & Hawthorne W. D. 2004. *Biodiversity of West African Forests: An Ecological Atlas of Woody Plant Species.* Oxford: CABI Publishing.
- Pope G. & Pope D. Non publié. *Flora Zambesiaca collectiong localities.* Version 6. September 1994. Royal Botanic Gardens, Kew
- Oliver D. 1887. Enumeration of the plants collected by Mr H. H. Johnston on the Kilima-njaro expedition, 1884. *Transactions of the Linnean Society of London, 2nd series, Botany, 2: 327-255.*
- Onana, J.-M. 2008. A Synoptic Revision of *Dacryodes* (Burseraceae) in Africa, with a New Species from Central Africa. *Kew Bulletin*, 63: 385-400.
- Onana J.-M. 2011. *The vascular plants of Cameroon: A taxonomic checklist with IUCN assessments.* Yaoundé : IRAD-Herbier National du Cameroun.
- Ramírez M.J. 2006. Further problems with the incongruence length difference test: "hypercongruence" effect and multiple comparisons. *Cladistics*, 22: 289-295.
- Raponda-Walker A. & Sillans R. 1961. *Les plantes utiles du Gabon.* Paris : Lechevalier.

- Rendle A.B., Baker E.G. & Moore S. Le M. 1908. An account of the Plants collected on Mt. Ruwenzori by Dr. A. G. F. Wollaston. *Journal of the Linnean Society, Botany* 38: 228-279.
- Ridley, H.N. 1918. New and rare Malayan plants. Series X. *Journal of the Straits Branch of the Royal Asiatic Society* 79: 63-100.
- Robbrecht E. 1975. *Hymenocoleus*, a new genus of Psychotrieae (Rubiaceae) from Tropical Africa. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 45 : 273-300.
- Robbrecht E. 1976. The identity of *Ardisia brandneriana* L.Linden. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 46: 399-401.
- Robbrecht, E. 1977. The tropical African genus *Hymenocoleus* (Rubiaceae-Psychotrieae): additions. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 47 : 3-29.
- Robbrecht, E. 1989. A remarkable new *Chazaliella* (African Psychotrieae) exemplifying the taxonomic value of pyrene characters in the Rubiaceae. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris, 4e sér., sect. B, Adansonia* 11: 341-349.
- Robbrecht, E. 1996 Geography of African Rubiaceae with reference to glacial rain forest refuges. Pp. 564–581 in van der Maesen L. J. G, van der Burgt X. M. & van Medenbach de Rooy J. M. *The biodiversity of African plants*. Dordrecht: Kluwer.
- Robbrecht E. & Manen J.-F. 2006. The major evolutionary lineages of the coffee family (Rubiaceae, angiosperms). Combined analysis (nDNA and cpDNA) to infer the position of *Coptosapelta* and *Luculia*, and supertree construction based on *rbcl*, *rps16*, *trnL-trnF* and *atpB-rbcL* data. A new classification in two subfamilies, Cinchonoideae and Rubioideae. *Systematics and Geography of Plants* 76: 85–146.
- Roberty G. 1954. Notes sur la flore de l'Ouest Africain. Deuxième partie: Loganiacées, Rubiacées, Asteracées, Daucacées et Araliacées. *Bulletin de l'Institut Français d'Afrique Noire, série A*, 16: 49-74.
- Robyns W. 1943. Sympétales nouvelles de la région du Parc National Albert (Congo Belge). *Bulletin du Jardin Botanique de l'Etat à Bruxelles* 17: 65-107.
- Roemer J.J. & Schultes J.A. 1819. *Caroli a Linné equitis Systema Vegetabilium secundum classes ordines genera species cum characteribus, differentiis et synonymis. Editio nova, speciebus inde ab editione XV detectis aucta et locupletata*. Stuttgart : J. G. Cotta.
- Ruhsam M., Govaerts R. & Davis A.P. 2008. Nomenclatural changes in preparation for a World Rubiaceae Checklist. *Botanical Journal of the Linnean Society* 157: 115–124.
- Salisbury R.A. 1806. *Paradisus Londinensis: or Coloured Figures of Plants Cultivated in the vicinity of the Metropolis*. London
- Schnell R. 1950. Plantes nouvelles pour les Monts Nimba (Afrique occidentale française). *Revue Générale de Botanique* 57: 278-291.

- Schnell R. 1953. Contribution à l'étude des Uragoga (Rubiaceae) de l'Ouest africain. Bulletin de l'Institut Français d'Afrique Noire 15: 98-132.
- Schnell R. 1957. Notes sur les Psychotriées (Rubiaceae) de l'ouest africain. Mém. Inst. Français Afr. Noire 50: 55-93.
- Schnell R. 1960. Note sur le genre Cephaelis et le problème de l'évolution parallèle chez les Rubiaceae. Bulletin du Jardin Botanique de l'Etat à Bruxelles 30: 357-373.
- Schumacher F.C. 1827. Beskrivelse af Guineiske Planter som ere fundne af Danske botanikere, Især af Etatsraad Thonning. Copenhagen.
- Schumann K. 1895. Rubiaceae. Pp. 374-375 in Engler, A. Die Pflanzenwelt Ost-Afrikas und der Nachbargebiete. Theil C. Verzeichniss der bis jetzt aus ost-Afrika bekannt gewordenen Pflanzen. Berlin: Geographische Verlagshandlung Dietrich Reimer.
- Schumann K. 1897. Rubiaceae Africanae. Botanische Jahrbucher für Pflanzensystematik und Pflanzengeographie 23: 412-470.
- Schumann K. 1899. Rubiaceae Africanae. Botanische Jahrbucher für Pflanzensystematik und Pflanzengeographie 28: 55-113.
- Schumann K. 1900. Rubiaceae. Pp. 485-500 in Engler A. Berichte über die Botanischer Ergebnisse der Nyassa-See und Kinga-Gebirgs-Expedition der Hermann- und Elise-geb. Heckmann-Wentzel Stiftung. III. Die von W. Goetze und Dr. Stuhlmann im Uluguru-gebirge, sowie die von W. Goetze in der Kisaki- und Khutu-Steppe und in Uehe gesammelten Pflanzen. Botanische Jahrbucher für Pflanzensystematik und Pflanzengeographie 28: 332-510.
- Schumann K. 1903. Rubiaceae Africanae. Botanische Jahrbucher für Pflanzensystematik und Pflanzengeographie 33: 333-374.
- Schumann K. & Krause K. 1907. Rubiaceae Africanae. Botanische Jahrbucher für Pflanzensystematik und Pflanzengeographie 39: 516-572.
- Scott Elliott G.F. 1894. On the Botanical Results of the Sierra Leone Boundary Commission. Journal of the Linnean Society, Botany, 30: 64-100.
- Séné O. & Cheek M. 2010 *Psychotria monensis* sp. nov. (Rubiaceae), a tree species from Cameroon. Nordic Journal of Botany 28: 130-133.
- Schlechter R. 1900. Westafrikanische Kautschuk-Expedition. Berlin: Verlag des Kolonial-Wirtschaftlichen Komitees.
- Simmons M.P. & Ochoterena H. 2000. Gaps as Characters in Sequence-Based Phylogenetic Analyses. Systematic Biology 49(2):369-381.
- Smith A.C. & Darwin S.P. 1988. Rubiaceae. Pp. 143-376 in Smith A.C. (ed.) Flora Vitiensis Nova: a new flora of Fiji. Vol. 4. Honolulu: SB Printers.

- Sonké B. & Pauwels L. 2005. Révision du genre africain *Sherbournia* (Rubiaceae, Gardenieae). *Systematics and Geography of Plants* 75 : 61-91.
- Sosef, M. S. M. 1994 Refuge begonias: taxonomy, phylogeny and historical biogeography of *Begonia* sect. *Loasibegonia* and sect. *Scutobegonia* in relation to glacial rainforest refuges. Wageningen Agricultural University Papers, 94: 1-306.
- Sosef M.S.M., Wieringa J.J., Jongkind C.C.H., Achoundong G., Azizet Issembe Y., Bedigian D., Berg R.G. van den, Breteler F.J., Cheek M., Degreef J., Faden R., Gereau R.E., Goldblatt P., Maesen L.J.G. van der, Ngok Banak L., Niangadouma R., Nzabi T., Nziengui B., Rogers Z.S., Stévant T., Taylor C.M., Valkenburg J.L.C.H. van, Walters G. & de Wilde J.J.F.E. 2006. Check-list des plantes vasculaires du Gabon / Checklist of Gabonese Vascular Plants. *Scripta Botanica Belgica* 35. Meise: Jardin Botanique National de Belgique.
- Stafleu F.A. & Cowan R.S. 1985. *Taxonomic Literature. A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types. Volume V: Sal – Ste.* Second edition. The Hague: Junk.
- Stafleu F.A. & Cowan R.S. 1986. *Taxonomic Literature. A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types. Volume VI: Sti - Vuy.* Second edition. The Hague: Junk.
- Standley P.C. 1930. *Studies of American Plants – IV. Publications of Field Museum of Natural History, Botanical series, 8: 133-236.*
- Steyermark J.A. 1972. Rubiaceae. Pp. 227-832. In Maguire B. & coll. *The botany of the Guayana Highland - Part IX. Memoirs of the New York Botanical Garden* 23: 1-832.
- Swartz O. 1788. *Nova genera & species plantarum, seu Prodrromus descriptionum vegetabilium maximam partem incognitorum quæ sub itinere in Indiam Occidentalem annis 1783-87 digessit.* Stockholm.
- Swofford, D. L. 2003. PAUP*. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods).* Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Tardieu-Blot M.-L. 1964. *Fore du Gabon. Vol. 8. Ptéridophytes : suivis d'une carte des localités du Gabon.* Paris : Muséum national d'histoire naturelle.
- Taton A. 1979. Contribution à l'étude du genre *Ardisia* Sw. (Myrsinaceae) en Afrique tropicale. *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique*, 49 : 81-120.
- Taylor C.M. 2001. Overview of the Neotropical Genus *Notopleura* (Rubiaceae: Psychotrieae), with the Description of Some New Species. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 88: 478-515.
- Taylor C.M. 2005. *Margaritopsis* (Rubiaceae, Psychotrieae) in the Neotropics. *Systematics and Geography of Plants* 75: 161-177.
- Troupin G. 1985. *Flore du Rwanda. Spermatophytes. Volume III.* Tervuren: Musée Royal de l'Afrique Centrale.

- van Oevelen S., De Wachter R., Vandamme P., Robbrecht E. & Prinsen E. 2004. Identification of the bacterial endosymbionts in leaf galls of *Psychotria* (Rubiaceae, Angiosperms) and proposal of 'Candidatus *Burkholderia kirkii*' sp. nov. *Int. J. Syst. Microbiol.* 52: 2023-2027.
- van Rompaey, R.S.A.R. 1993. Forest gradients in West Africa: a spatial gradient analysis. Thèse de doctorat, Landbouwniversiteit Wageningen.
- Vanthournout S. 2002. *Geophila*. Revisie van de paleotropische taxa. Thèse de doctorat, Katholieke Universiteit Leuven.
- Vatke W. 1875. Plantas in itinere africano M. Hildebrandt collectas determinare pergit W. Vatke. *Österreichische Botanische Zeitschrift* 25: 230-232.
- Verdcourt B. 1958. Remarks on the classification of the Rubiaceae. *Bulletin du Jardin Botanique de l'Etat à Bruxelles*, 28: 209-371.
- Verdcourt B. 1973. Notes on *Geophila*, *Psychotria* and *Rubia*. *Kew Bulletin* 28 : 320-321.
- Verdcourt B. 1975. Studies in the Rubiaceae-Rubioideae for the Flora of Tropical East Africa: I. *Kew Bulletin* 30: 247-326.
- Verdcourt B. 1976a. Studies in the Rubiaceae-Rubioideae for the 'Flora of Tropical East Africa': II. *Kew Bulletin* 30: 689-695.
- Verdcourt B. 1976b. Notes on African Rubiaceae. *Kew Bulletin* 31: 181-186.
- Verdcourt B. 1976c. Rubiaceae, part 1. In Polhill R.M. (ed.), *Flora of Tropical East Africa*. London: Whitefriars Press.
- Verdcourt B. 1977. A synopsis of the genus *Chazaliella* (Rubiaceae-Psychotrieae). *Kew Bulletin* 31: 785–818.
- Verdcourt B. 1985. A new species of grassland *Psychotria* (Rubiaceae) from Africa. *Kew Bulletin* 40: 647-648.
- Verdcourt B. 1989. Rubiaceae. In Launert E. (ed.), *Flora Zambesiaca* 5(1) : 1-210. Kew : Royal Botanic Gardens.
- Verstraete B., van Elst D., Steyn H., van Wyk B., Lemaire B., Smets E. & Dessein S. 2011. Endophytic bacteria in toxic South African plants: identification, phylogeny and possible involvement in gousiekte. *PloS One* 6: e19265.
- Verstraete B., Lachenaud O., Smets E., Dessein S. & Sonké B. *Sous presse*. Taxonomy and phylogenetics of *Cuviera* (Rubiaceae-Vanguerieae) and reinstatement of *Globulostylis* with the description of three new species. *Botanical Journal of the Linnean Society*.

- Watanabe K., Shimizu A. & Sugawara T. 2013. Dioecy derived from distyly and pollination in *Psychotria rubra* (Rubiaceae) occurring in the Ryukyu Islands, Japan. *Plant Species Biology*, article publié en ligne le 23 avril 2013. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1442-1984.12013/pdf>
- Wernham H.F. 1913. Rubiaceae. Pp. 39-56. In Rendle A.B., Baker E.G. & Moore S. *Catalogue of the plants collected by Mr & Mrs P. A. Talbot in the Oban District, South Nigeria*. Londres: British Museum.
- Wernham H.F. 1917. New tropical African Rubiaceae. *The Journal of Botany, British and Foreign* 55: 78-82.
- Wernham H.F. 1919. Rubiaceae Batesianae - I. *The Journal of Botany, British and Foreign* 57: 274-283.
- White, F. 1978. The taxonomy, ecology and chorology of African Ebenaceae. I. The Guineo-Congolian species. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 48 : 245-358.
- White F. 1979. The Guineo-Congolian Region and Its Relationships to Other Phytochoria. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 49: 11-55.
- White, F. 1983. The vegetation of Africa: a descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa, Natural Resources Research no. 20. Paris: UNESCO.
- White F. 1993. Refuge theory, ice-age aridity and the theory of tropical biotas: an essay in plant-geography. *Fragmenta Floristica et Geobotanica*, suppl. 2 (2): 385-409.
- Wickens G.E. 1972. Dr. G. Schweinfurth's journeys in the Sudan. *Kew Bulletin*, 27: 129-146.
- Wieringa J.J. 1999. *Monopetalanthus* exit. : a systematic study of *Aphanocalyx*, *Bikinia*, *Icuria*, *Michelsonia* and *Tetraberlinia* (Leguminosae, Casalpinioideae). Wageningen Agricultural University papers 99(4): 1-320
- Zimmermann A. 1902. Ueber bakterienknoten in der Blättern einiger Rubiaceen. *Jahrbucher für Wissenschaftliche Botanik* 37: 1-11.

Annexes

Annexe 1 : Liste des spécimens utilisés dans notre étude phylogénétique

Nous indiquons ci-dessous l'ensemble des spécimens utilisés dans notre étude phylogénétique des *Psychotria* (voir Chapitre IV). Pour chacun d'entre eux sont précisés :

- l'espèce. Les noms donnés sont ceux acceptés dans notre révision ; les synonymes sont entre crochets
- le pays d'origine. Les indications suivantes se rapportent aux échantillons cultivés : (1) Jardin Botanique de Göteborg; (2) Jardin Botanique National de Belgique; (3) Lyon Arboretum ; (4) Royal Botanic Gardens, Kew ; (5) National Tropical Pacific Garden, Hawaii.
- le numéro du spécimen et l'acronyme de l'institution où il se trouve en dépôt. Dans le cas d'une plante vivante en culture, nous avons indiqué le numéro de référence de la collection.
- les séquences disponibles (x) ou manquantes (-).

Species	Country	Voucher	rps16	trnG	matK	rbcLa	ITS	ETS
<i>Chassalia corallifera</i> (A.Chev. ex De Wild.) Hepper	Gabon	Dessein et al. 2166, BR	X	X	X	X	X	-
<i>Chassalia macrodiscus</i> K.Schum.	Gabon	Dessein et al. 1823, BR	X	X	X	X	X	-
<i>Chassalia petitiana</i> Piesschaert	Cameroon	Dessein et al. 2590, BR	X	X	X	-	X	-
<i>Chassalia vanderystii</i> (De Wild.) Verdc.	Gabon	Dessein et al. 2222, BR	X	X	X	-	X	-
<i>Chazaliella coffeosperma</i> (De Wild.) E.M.A.Petit & Verdc.	Cameroon	Lachenaud et al. 725, BR	X	X	X	X	X	-
<i>Dolianthus vaccinioides</i> C.H.Wright	New Guinea	Hopkins 680, L	X	X	-	-	X	X
<i>Hydnophytum formicarum</i> Jack	unknown (1)	Andersson 2216, GB	X	X	-	-	X	X
<i>Hymenocoleus scaphus</i> (K.Schum.) Robbr.	Cameroon	Lachenaud et al. 896, BR	X	X	X	X	X	-
<i>Margaritopsis astrellantha</i> (Wernham) L.Andersson	French Guiana	Lachenaud 1083, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Margaritopsis guianensis</i> (Bremek.) C.M.Taylor	French Guiana	Lachenaud 1041, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Margaritopsis kappleri</i> (Miq.) C.M.Taylor	French Guiana	Lachenaud 968, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Margaritopsis nudiflora</i> (Griseb.) K.Schum.	Cuba	Ekman 16009, S	X	X	-	-	X	X
<i>Myrmecodia tuberosa</i> Jack	unknown (1)	Andersson 2217, GB	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria abouabouensis</i> (Schnell) Verdc.	Guinea-Bissau (2)	van Caekenberghe 34, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria</i> aff. <i>brachypus</i> (K.Schum. & K.Krause) O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 2156, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> aff. <i>brachypus</i> (K.Schum. & K.Krause) O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 2486, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> aff. <i>brachypus</i> (K.Schum. & K.Krause) O.Lachenaud	Cameroon	Lachenaud et al. 913, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> aff. <i>calceata</i> E.M.A.Petit	Gabon	Lachenaud et al. 1168, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> aff. <i>ceratoloba</i> (K.Schum.) O.Lachenaud	Zimbabwe	Ballings & Wursten 1705, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria</i> aff. <i>ceratoloba</i> (K.Schum.) O.Lachenaud	Zimbabwe	Ballings & Wursten 1720, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria</i> aff. <i>hedraeocephala</i> (Bremek.) O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 1957, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> aff. <i>hedraeocephala</i> (Bremek.) O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 2225, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> aff. <i>letestui</i> (De Wild.) N.Hallé ex O.Lachenaud	Cameroon	Lachenaud et al. 814, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> aff. <i>mannii</i> Hiern	Gabon	Dessein et al. 1730, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria</i> aff. <i>onanae</i> O.Lachenaud	Cameroon	Lachenaud et al. 639, BR	X	X	X	-	-	X
<i>Psychotria</i> aff. <i>pichisensis</i> Standl.	Bolivia	Persson & Gustafsson 237, GB	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria</i> aff. <i>rhizomatosa</i> De Wild.	Gabon	Dessein et al. 2239, BR	-	X	-	-	X	X
<i>Psychotria</i> aff. <i>subpunctata</i> Hiern	Gabon	Dessein et al. 2475, BR	X	X	-	-	X	X

<i>Psychotria</i> aff. <i>umbellifera</i> E.M.A.Petit	Gabon	Dessein et al. 1974, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria</i> aff. <i>varians</i> O.Lachenaud	Cameroon	Dessein et al. 2823, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> <i>alatipes</i> Wernham	Gabon	Lachenaud et al. 1194, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> <i>albicaulis</i> Scott-Elliott	Guinea	Jongkind et al. 10647, WAG	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria</i> <i>albicaulis</i> Scott-Elliott	Côte d'Ivoire	Leeuwenberg 3034, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria</i> <i>alsophila</i> K.Schum.	Kenya	De Block et al. 294, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria</i> <i>alsophila</i> K.Schum.	Tanzania	Kindeketa 613, BR	X	-	-	-	X	X
<i>Psychotria</i> <i>altimontana</i> O.Lachenaud	Cameroon	Dessein & Taedoumg 2952, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> <i>anceps</i> Kunth	Guyana	Taylor 12078, MO	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria</i> <i>anetoclada</i> Hiern	Gabon	Dessein et al. 1713, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> <i>anthocleistifolia</i> O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 1875, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria</i> <i>arborea</i> Hiern	Cameroon	Dessein et al. 2679, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> <i>arnoldiana</i> De Wild. & T.Durand	D.R.Congo	Boyekoli Ebale Congo 508, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> <i>arnoldiana</i> De Wild. & T.Durand	D.R.Congo	Boyekoli Ebale Congo 784, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> <i>arnoldiana</i> De Wild. & T.Durand	Gabon	Dessein et al. 2471, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> <i>articulata</i> Hiern	D.R.Congo	Stoffelen 15, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> <i>asiatica</i> L.	Hong Kong	RBGE 19780778A	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria</i> <i>asterogramma</i> O.Lachenaud	Cameroon	Dessein et al. 2869, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> <i>aurantiiflora</i> O.Lachenaud	Cameroon	Dessein & Taedoumg 3089, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> <i>auxopoda</i> E.M.A.Petit	D.R.Congo	Boyekoli Ebale Congo 1155, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> <i>auxopoda</i> E.M.A.Petit	Congo(Brazzaville)	Champluvier 5331, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria</i> <i>avakubiensis</i> De Wild.	Gabon	Dessein et al. 2420, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> <i>avilensis</i> Steyerl.	Venezuela	Jaimes 97201, VEN	X	-	-	-	X	X
<i>Psychotria</i> <i>bakossiensis</i> Cheek & Sonké	Cameroon	Dessein et al. 2732, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> <i>biaurita</i> (Hutch. & Dalziel) Verdc.	Guinea	Jongkind et al. 10801, WAG	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria</i> <i>bidentata</i> (Thunb. ex Roem. & Schult.) Hiern	Guinea-Bissau (2)	van Caekenberghe 46, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> <i>bifaria</i> Hiern subsp. <i>occidentalis</i> O.Lachenaud	Liberia	Jongkind 7992, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria</i> <i>bimbiensis</i> Bridson & Cheek	Cameroon	Dessein et al. 2804, BR	X	X	X	-	X	X
<i>Psychotria</i> <i>brachyantha</i> Hiern	Ghana	Jongkind & Abbiw 1619, BR	X	X	-	-	X	-

<i>Psychotria brachyanthoides</i> De Wild.	Côte d'Ivoire (2)	LC 2009044596, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria brachypus</i> (K.Schum. & K.Krause) O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 1808, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria brachypus</i> (K.Schum. & K.Krause) O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 2232, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria brachypus</i> (K.Schum. & K.Krause) O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 2284, BR	-	X	X	X	X	X
<i>Psychotria brachypus</i> (K.Schum. & K.Krause) O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 2302, BR	X	X	X	X	-	X
<i>Psychotria brackenridgei</i> A. Gray	Fiji Islands	Rova & Gustavsson 2458, GB	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria bracteosa</i> Hiern	Gabon	Lachenaud et al. 1200, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria brandneriana</i> (L.Linden) Robbr. subsp. <i>brandneriana</i>	Gabon	Dessein et al. 1760, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria brandneriana</i> (L.Linden) Robbr. subsp. <i>brandneriana</i>	Cameroon (2)	LC 19750204, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria brassii</i> Hiern [= <i>P. elongato-sepala</i> De Wild.]	Liberia	Adam 29846, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria breteleri</i> O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 2530, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria brevicaulis</i> K.Schum.	Tanzania	Ntemi 593, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria brevifissa</i> O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 2479, BR	X	X	-	X	X	X
<i>Psychotria brieyi</i> De Wild.	Gabon	Dessein et al. 2031, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria brownii</i> Spreng.	Hispaniola	Stahl & Lindström 149, GB	X	X	-	-	-	X
<i>Psychotria calceata</i> E.M.A.Petit	Gabon	Dessein et al. 1735, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria calceata</i> E.M.A.Petit	Gabon	Dessein et al. 1738B, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria calceata</i> E.M.A.Petit	Gabon	Dessein et al. 1777, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria calceata</i> E.M.A.Petit	Cameroon	Lachenaud et al. 678, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria calceata</i> E.M.A.Petit	Cameroon	Lachenaud et al. 816, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria calva</i> Hiern var. <i>calva</i>	Cameroon	Dessein & Sonké 1628, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria calva</i> Hiern var. <i>calva</i>	unknown (2)	LC 19620512, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria calva</i> Hiern var. <i>calva</i>	D.R.Congo	Stoffelen & Dessein 14, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria campoensis</i> O.Lachenaud	Cameroon	Lachenaud et al. 765, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria camptopus</i> Verdc.	Cameroon	Dessein et al. 2576, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria camptopus</i> Verdc.	Cameroon	Dessein et al. 2735, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria capensis</i> (Eckl.) Vatke subsp. <i>riparia</i> (K.Schum. & K.Krause) Verdc.	Kenya	Gillett 19274, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria ceralabastron</i> K.Schum.	Cameroon	Dessein et al. 2906, BR	X	X	-	X	X	X

<i>Psychotria ceratoloba</i> (K.Schum.) O.Lachenaud	D.R.Congo	Boyekoli Ebale Congo 510, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria ceratoloba</i> (K.Schum.) O.Lachenaud	D.R.Congo	Boyekoli Ebale Congo 599, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria chalconeura</i> (K.Schum.) E.M.A.Petit subsp. <i>moseskemei</i> (Cheek) O.Lachenaud	Cameroon	Dessein & Taedoumg 2968, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria cheekii</i> O.Lachenaud	Cameroon	Dessein et al. 2734, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria cinerea</i> De Wild.	Tanzania	Bidgood et al. 2768, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria clausa</i> (Hiern) O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 1751, BR	X	X	X	X	X	-
<i>Psychotria confertiflora</i> A.C.Sm.	Fidji	Rova & Gustavsson 2469, GB	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria conica</i> O.Lachenaud subsp. <i>ngowayangensis</i> O.Lachenaud	Cameroon	Dessein et al. 1521, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria coptosperma</i> (Baill.) Guillaumin	New Caledonia	MacKee 17073, L	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria cryptogrammata</i> E.M.A.Petit	Tanzania	Bidgood 487, BR	X	-	-	-	X	X
<i>Psychotria cryptogrammata</i> E.M.A.Petit	Tanzania	Mwangoka 3888, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria cupularis</i> (Müll. Arg.) Standl.	Guyana	Jansen-Jacobs et al. 4372, GB	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria cyanopharynx</i> K.Schum.	Gabon	Dessein et al. 2369, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria daphnoides</i> A.Cunn. ex Hook.	Australia	Lebler & Durrington s.n., AAU	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria darwiniana</i> Cheek	Cameroon	Dessein et al. 2720, BR	X	X	-	X	X	X
<i>Psychotria degreefii</i> O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 1707, BR	X	X	X	-	X	X
<i>Psychotria densinervia</i> (K.Krause) Verdc.	Cameroon	Dessein & Taedoumg 3153, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria dermatophylla</i> (K.Schum.) E.M.A.Petit	Gabon	Dessein et al. 1677, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria descoingsii</i> O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 2218, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria desseinii</i> O.Lachenaud subsp. <i>desseinii</i>	Gabon	Dessein et al. 2064, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria desseinii</i> O.Lachenaud subsp. <i>minor</i> O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 1880, BR	X	X	X	X	-	X
<i>Psychotria dewildei</i> O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 2531, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria dorotheae</i> Wernham	Cameroon	Parmentier 4775, BRLU	X	X	-	-	-	X
<i>Psychotria dorotheae</i> Wernham	Cameroon	Parmentier 5019, BRLU	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria droissartii</i> O.Lachenaud	Cameroon	Lachenaud et al. 663, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria duncanthomasii</i> O.Lachenaud	Cameroon	Dessein et al. 2681, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria ealaensis</i> De Wild.	D.R.Congo	Stoffelen 147, BR	X	X	-	X	X	X
<i>Psychotria ebensis</i> K.Schum.	Cameroon	Dessein et al. 2816, BR	X	X	X	X	X	X

<i>Psychotria eladii</i> O.Lachenaud	Cameroon	Lachenaud et al. 751, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria elephantina</i> O.Lachenaud & Cheek	Cameroon	Dessein et al. 2770, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria eminiiana</i> (Kuntze) E.M.A. Petit	Tanzania	Bidgood et al. 2634, BR	X	X	-	-	-	X
<i>Psychotria eminiiana</i> (Kuntze) E.M.A. Petit	Zambia (2)	van Caekenberghe 56 Lyon Arboretum 82.02.43001, GB	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria erythrocarpa</i> Schtdl.	Mexico (3)		X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria evrardiana</i> E.M.A.Petit	D.R.Congo	Boyekoli Ebale Congo 1094, BR	X	X	X	-	X	X
<i>Psychotria expansissima</i> K.Schum.	Madagascar	Groeninckx et al. 4, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria faucicola</i> K.Schum.	Tanzania	Lovett 2226, WAG	-	X	-	-	X	X
<i>Psychotria faucicola</i> K.Schum.	Kenya	Polhill & Robertson 4843, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria fernandopoensis</i> E.M.A.Petit	Cameroon	Dessein et al. 2822, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria fimbriatifolia</i> Good	Gabon	Dessein et al. 2056, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria flagelliflora</i> O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 2081, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria flava</i> Oerst. Ex Standl.	Mexique (4)	Chase 2914, K	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria foliosa</i> Hiern	Cameroon	Lachenaud et al. 640, BR	X	-	X	X	X	X
<i>Psychotria gabonica</i> Hiern	Liberia	Jongkind et al. 7288, WAG	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria geophylax</i> Cheek & Sonké	Cameroon	Dessein et al. 2721, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria gillettii</i> De Wild.	Gabon	Dessein et al. 2234, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria globiceps</i> K.Schum.	Cameroon	Dessein et al. 2774, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria globosa</i> Hiern (sensu stricto)	Cameroon	Dessein et al. 2798, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria gracilicornis</i> O.Lachenaud	Cameroon	Lejoly 86/1041, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria grandis</i> Sw.	Cuba	Rova et al. 2267, GB	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria guerkeana</i> K.Schum.	Sao Tomé	Stévar & Oliveira TS50, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria guineensis</i> E.M.A.Petit	Gabon	Dessein et al. 2505, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria hathewayi</i> Fosberg	Hawaii	Takeuchi 2313, GB	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria hedraeocephala</i> (Bremek.) O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 2109, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria hedraeocephala</i> (Bremek.) O.Lachenaud	Cameroon	Lachenaud et al. 819, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria heterosticta</i> E.M.A.Petit subsp. <i>heterosticta</i>	Tanzania	Bidgood 3269, BR	X	-	-	-	X	X
<i>Psychotria heterosticta</i> E.M.A.Petit subsp. <i>heterosticta</i>	Zambia	Dessein et al. 962, BR	X	X	-	-	X	-

<i>Psychotria heterosticta</i> E.M.A.Petit subsp. <i>heterosticta</i>	Burundi	Reekmans 7461, BR	X	X	-	-	-	X
<i>Psychotria hexamera</i> (K.Schum.) O.Lachenaud	Cameroon	Lachenaud et al. 868, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria holtzii</i> (K.Schum.) E.M.A.Petit	Kenya	Napper 1369, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria humifera</i> O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 1881, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria humilis</i> Hiern	Nigeria	Brenan 8392, BR	X	X	-	-	-	X
<i>Psychotria hypsophila</i> K.Schum. & K.Krause	Cameroon	Dessein & Taedoumg 2929, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria hypsophila</i> K.Schum. & K.Krause	Cameroon	Dessein & Taedoumg 2955, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria hypsophila</i> K.Schum. & K.Krause	Cameroon	Dessein & Taedoumg 3015, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria hypsophila</i> K.Schum. & K.Krause	Cameroon	Dessein & Taedoumg 3075, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria hypsophila</i> K.Schum. & K.Krause	Cameroon	Dessein & Taedoumg 3151, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria hypsophila</i> K.Schum. & K.Krause	Cameroon	Dessein et al. 1409, BR	X	X	X	-	X	X
<i>Psychotria hypsophila</i> K.Schum. & K.Krause	Gabon	Dessein et al. 2476, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria hypsophila</i> K.Schum. & K.Krause	Cameroon	Dessein et al. 2545, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria hypsophila</i> K.Schum. & K.Krause	Cameroon	Dessein et al. 2558, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria hypsophila</i> K.Schum. & K.Krause	Cameroon	Dessein et al. 2617, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria hypsophila</i> K.Schum. & K.Krause	Cameroon	Dessein et al. 2711, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria hypsophila</i> K.Schum. & K.Krause	Cameroon	Dessein et al. 2840, BR	X	X	X	-	X	X
<i>Psychotria hypsophila</i> K.Schum. & K.Krause	Cameroon	Lachenaud 588, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria hypsophila</i> K.Schum. & K.Krause	Cameroon	Lachenaud 948, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria hypsophila</i> K.Schum. & K.Krause	Gabon	Lachenaud et al. 1154, BR	X	X	X	X	X	-
<i>Psychotria hypsophila</i> K.Schum. & K.Krause	Cameroon	Lachenaud et al. 682, BR	X	X	X	-	X	-
<i>Psychotria hypsophila</i> K.Schum. & K.Krause	Cameroon	Lachenaud et al. 767, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria hypsophila</i> K.Schum. & K.Krause	Cameroon	Lachenaud et al. 811, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria hypsophila</i> K.Schum. & K.Krause	Cameroon	Lachenaud et al. 837, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria hypsophila</i> K.Schum. & K.Krause	Cameroon	Lachenaud et al. 893, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria ingentifolia</i>	Cameroon	Dessein et al. 2546, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria iringensis</i> Verdc.	Tanzania	Lovett & Thomas 2458, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria issemebei</i> O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 1838, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria iteophylla</i> Stapf	Borneo	Axelius 303, S	X	X	-	-	X	X

<i>Psychotria ituriensis</i> E.M.A.Petit	Gabon	Dessein et al. 2065, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria janssensii</i> O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 2367, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria kaduana</i> (Cham. & Schltdl.) Fosberg	Hawaii (3)	Lyon Arboretum 670244, GB	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria kikwitensis</i> De Wild.	Zambia (2)	LC 2004145187, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria kimuenzae</i> De Wild.	D.R.Congo	Stoffelen & Dessein 7, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria kimuenzae</i> De Wild.	D.R.Congo	Van Hove 76, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria klainei</i> Schnell	Gabon	Lachenaud et al. 1148, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria konguensis</i> Hiern	Gabon	Dessein et al. 1705, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria konguensis</i> Hiern	Gabon	Dessein et al. 2306, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria kupensis</i> Cheek	Cameroon	Lachenaud et al. 646, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria kwewonii</i> Jongkind	Liberia	Jongkind et al. 8843, WAG	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria lagenocarpa</i> K.Schum.	Cameroon	Lachenaud et al. 759, BR	X	X	X	-	X	X
<i>Psychotria lanceifolia</i> K.Schum.	Cameroon	Dessein et al. 1414, BR	X	X	X	-	X	X
<i>Psychotria laticalyx</i> O.Lachenaud	Gabon	Stévar et al. 3338, BR	X	X	X	X	X	-
<i>Psychotria latistipula</i> Hiern	Gabon	Dessein et al. 2153, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria laurentii</i> De Wild.	D.R.Congo	Boyekoli Ebale Congo 730, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria laxithyrsa</i> O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 1951, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria ledermannii</i> (K.Krause) Figueiredo var. <i>cruciata</i> O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 1715, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria ledermannii</i> (K.Krause) Figueiredo var. <i>cruciata</i> O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 2043, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria ledermannii</i> (K.Krause) Figueiredo var. <i>ogouensis</i> O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 2393, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria lehmbachii</i> (K.Schum.) O.Lachenaud	Cameroon	Dessein et al. 2687, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria leptophylla</i> Hiern	Cameroon	Dessein & Sonké 1543, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria letestui</i> (De Wild.) N.Hallé ex O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 1704, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria letestui</i> (De Wild.) N.Hallé ex O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 1764, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria letestui</i> (De Wild.) N.Hallé ex O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 1954, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria letestui</i> (De Wild.) N.Hallé ex O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 1991, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria letouzeyi</i> E.M.A.Petit	Gabon	Dessein et al. 2140, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria leucopoda</i> E.M.A.Petit	Kenya	Polhill & Robertson 4831, BR	X	X	-	-	X	X

<i>Psychotria limba</i> Scott-Elliott	Liberia	Jongkind et al. 9606	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria linearisepala</i> E.M.A.Petit	Malawi	Pope et al. 2260, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria lucens</i> Hiern var. <i>lucens</i>	Cameroon	Dessein et al. 2543, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria lucens</i> Hiern var. <i>lucens</i>	unknown (2)	LC 19620513, BR	X	X	-	-	-	X
<i>Psychotria mangenotii</i> (Aké Assi) Verdc.	Cameroon	Lachenaud et al. 713, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria mannii</i> Hiern	Gabon	Dessein et al. 1793, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria mannii</i> Hiern	Gabon	Dessein et al. 1807, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria mannii</i> Hiern	Gabon	Dessein et al. 2375, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria mapourioides</i> DC.	French Guiana	Andersson et al. 1911, GB	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria marantifolia</i> O.Lachenaud	Cameroon	Dessein et al. 1470, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria mariana</i> Bartl. Ex DC.	Mariana Islands (5)	Lorence 7959, PTBG	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria megistophylla</i> Standl.	Colombie	Devia 5745, MO	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria miombicola</i> Verdc.	Tanzania	Bidgood et al. 596, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria moninensis</i> (Hiern) E.M.A.Petit subsp. <i>butayei</i> (De Wild.) O.Lachenaud	Angola	Raimundo et al. 5, BR	X	X	-	-	-	X
<i>Psychotria nervosa</i> D.Don	Cuba	Rova et al. 2249, GB	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria nigropunctata</i> Hiern	Gabon	Dessein et al. 1849, BR	X	-	-	-	X	X
<i>Psychotria nigropunctata</i> Hiern	D.R.Congo	Stoffelen & Dessein 13, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria nimbana</i> Schnell [= <i>P. rufipilis</i> A.Chev. ex De Wild.]	Liberia	Adam 27519, BR	X	-	-	-	X	X
<i>Psychotria nimbana</i> Schnell [= <i>P. rufipilis</i> A.Chev. ex De Wild.]	Guinea-Bissau (2)	van Caekenberghe 35, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria nubisylvae</i> O.Lachenaud	Cameroon	Dessein et al. 2730, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria nzabii</i> O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 2105, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria oblanceolata</i> (Good) Ruhsam	Gabon	Dessein et al. 1712, BR	X	X	X	-	X	X
<i>Psychotria oblanceolata</i> (Good) Ruhsam	Gabon	Stévant et al. 3568, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria ombrophila</i> (Schnell) Verdc.	Liberia	Jongkind et al. 8182, WAG	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria onanae</i> O.Lachenaud	Cameroon	Dessein et al. 2773, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria orophila</i> E.M.A.Petit	Kenya	Bytebier & Kirika 36, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria parvula</i> A.Gray	Fiji Islands	Rova & Gustavsson 2478, GB	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria patuloneura</i> O.Lachenaud	Liberia	Jongkind et al. 6545, WAG	X	X	-	-	X	X

<i>Psychotria peduncularis</i> (Salisb.) Steyerem. (sensu stricto)	Guinea-Bissau (2)	van Caekenberghe 8, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria pendulothyrsa</i> O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 2438, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria petiginosa</i> Brenan	Tanzania	Mwangoka et al. 1081, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria piolampra</i> K.Schum.	Cameroon	Dessein et al. 2865, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria plantaginoidea</i> E.M.A.Petit	D.R.Congo (2)	LC 2000194762, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria potanthera</i> Wernham	Cameroon	Dessein et al. 2544, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria potanthera</i> Wernham	Cameroon	Dessein et al. 2772, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria potanthera</i> Wernham	Cameroon	Dessein et al. 2853, BR	X	X	X	-	X	X
<i>Psychotria potanthera</i> Wernham	Cameroon	Dessein et al. 2905, BR	X	-	X	X	X	X
<i>Psychotria potanthera</i> Wernham	Cameroon	Lachenaud et al. 706, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria potanthera</i> Wernham	Cameroon	Lachenaud et al. 887, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria psychotrioides</i> (DC.) Roberty	D.R.Congo	Compère 298, BR	X	X	-	-	-	X
<i>Psychotria psychotrioides</i> (DC.) Roberty	Cameroon	Dessein et al. 2639, BR	X	X	X	X	-	X
<i>Psychotria pumila</i> Hiern var. <i>pumila</i>	Zambia (2)	LC 2004143571, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria punctata</i> Vatke	Tanzania	Carmichael 1276, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria punctata</i> Vatke	D.R.Congo	d'Huart 89, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria punctata</i> Vatke	Kenya	Paulo 1044, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria punctata</i> Vatke	Tanzania	Van Hove 14, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria radifera</i> O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 1769, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria rambouensis</i> De Wild.	Gabon	Dessein et al. 1783, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria raynaliorum</i> O.Lachenaud	Cameroon	Lachenaud et al. 626, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria reitsmarum</i> O.Lachenaud	Gabon	Stévarf et al. 3529, BR	X	X	X	-	X	X
<i>Psychotria reitsmarum</i> O.Lachenaud	Gabon	Wieringa et al. 5218, WAG	X	X	-	-	-	X
<i>Psychotria remota</i> Benth.	Bolivia	Persson & Gustafsson 258, GB	X	X	-	-	-	X
<i>Psychotria retrofracta</i> O.Lachenaud	Cameroon	Dessein et al. 2548, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria retrorsipilis</i> O.Lachenaud	Cameroon	Taedoumg & Cachapa 291, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria rhizomatosa</i> De Wild.	Gabon	Dessein et al. 2092, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria rhizomatosa</i> De Wild.	Gabon	Dessein et al. 2432, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria rubescens</i> (Hiern) O.Lachenaud	Cameroon	Lachenaud et al. 710, BR	X	X	X	X	X	X

<i>Psychotria rubra</i> (Lour.) Poir.	Japan	Aiba 4, GB	X	X	-	-	-	X
<i>Psychotria rubripilis</i> K.Schum.	Gabon	Dessein et al. 1806, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria rubripilis</i> K.Schum.	Gabon	Dessein et al. 1973, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria rubripilis</i> K.Schum.	Gabon	Dessein et al. 2077, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria rubristipulata</i> Good	Gabon	Dessein et al. 2107, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria satabiei</i> O.Lachenaud	Cameroon	Dessein et al. 1471, BR	X	X	X	-	-	X
<i>Psychotria satabiei</i> O.Lachenaud	Cameroon	Lachenaud et al. 836, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria satabiei</i> O.Lachenaud	Cameroon	Lachenaud et al. 871, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria schweinfurthii</i> Hiern	Cameroon	Breteler 2738, BR Lachenaud & Taedoumg 918, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria schweinfurthii</i> Hiern	Cameroon	Lachenaud et al. 883, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria senterrei</i> O.Lachenaud subsp. <i>latior</i> O.Lachenaud	Cameroon	Lachenaud et al. 883, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria serpens</i> L.	Hong Kong (5)	Flynn 1716, PTBG	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria sitae</i> O.Lachenaud subsp. <i>holochlora</i> O.Lachenaud	Cameroon	Dessein et al. 1484, BR	X	X	X	-	-	X
<i>Psychotria sitae</i> O.Lachenaud subsp. <i>sitae</i>	Gabon	Dessein et al. 2314, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria solfiana</i> E.M.A.Petit	Cameroon	Dessein & Sonké 1390, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria solfiana</i> E.M.A.Petit	Cameroon	Dessein & Sonké 1465, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria sonkeana</i> O.Lachenaud & Séné	Cameroon	Sonké & Simo 5017, BR	X	X	-	X	X	X
<i>Psychotria</i> sp. nov. "Engon"	Cameroon	Lachenaud et al. 886, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> sp. nov. "Koumounabouali"	Gabon	Dessein et al. 1847, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> sp. nov. "Rumpi"	Cameroon	Dessein et al. 2585, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria</i> sp. nov. "Waka"	Gabon	Dessein et al. 2114, BR	X	X	X	X	X	-
<i>Psychotria spithamea</i> S.Moore	Zambia	Dessein et al. 1089, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria stenostegia</i> O.Lachenaud subsp. <i>robustior</i> O.Lachenaud	Gabon	Wieringa et al. 6093, WAG	X	X	-	-	-	X
<i>Psychotria stenostegia</i> O.Lachenaud subsp. <i>stenostegia</i>	Cameroon	Dessein & Taedoumg 3148, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria stenostegia</i> O.Lachenaud subsp. <i>stenostegia</i>	Gabon	Dessein et al. 2034, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria subobliqua</i> Hiern	Gabon	Dessein et al. 2477, BR	-	X	X	X	X	X
<i>Psychotria subobliqua</i> Hiern	Cameroon	Dessein et al. 2891, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria subpunctata</i> Hiern	Gabon	Dessein et al. 1886, BR	X	X	-	-	X	-

<i>Psychotria succulenta</i> (Hiern) E.M.A.Petit	Cameroon	Dessein & Taedoumg 2930, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria sycophylla</i> (K.Schum.) E.M.A.Petit	Cameroon	Lachenaud 585, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria taedoumgii</i> O.Lachenaud	Cameroon	Dessein et al. 2873, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria tenuissima</i> E.M.A.Petit	D.R.Congo	Malaisse et al. 49, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria tetragonopus</i> O.Lachenaud & Jongkind	Liberia	Jongkind et al. 9330, WAG	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria thonneri</i> (De Wild. & T.Durand) O.Lachenaud	Cameroon	Lachenaud et al. 873, BR	X	X	X	X	-	X
<i>Psychotria turbinata</i> A.Gray	Fidji	Rova & Gustavsson 2431, GB	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria uapacifolia</i> O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 1732, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria uapacifolia</i> O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 2084, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria umbellifera</i> E.M.A.Petit	Gabon	Dessein et al. 2414, BR	X	X	-	-	X	-
<i>Psychotria vaginalis</i> (Hiern) O.Lachenaud	Cameroon	Dessein et al. 2577, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria vaginalis</i> (Hiern) O.Lachenaud	Cameroon	Dessein et al. 2755, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria vaginalis</i> (Hiern) O.Lachenaud	Cameroon	Dessein et al. 2912, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria varians</i> O.Lachenaud	Cameroon	Dessein & Taedoumg 3163, BR	-	X	X	X	X	X
<i>Psychotria varians</i> O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 2485, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria varians</i> O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 2532, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria varians</i> O.Lachenaud	Cameroon	Dessein et al. 2614, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria varians</i> O.Lachenaud	Cameroon	Dessein et al. 2776, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria varians</i> O.Lachenaud	Cameroon	Dessein et al. 2898, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria varians</i> O.Lachenaud	Cameroon	Lachenaud 590, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria varians</i> O.Lachenaud	Cameroon	Lachenaud 949, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria varians</i> O.Lachenaud	Cameroon	Lachenaud et al. 668, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria varians</i> O.Lachenaud	Cameroon	Lachenaud et al. 696, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria varians</i> O.Lachenaud	Cameroon	Lachenaud et al. 750, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria varians</i> O.Lachenaud	Cameroon	Lachenaud et al. 787, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria venosa</i> (Hiern) E.M.A.Petit	Gabon	Dessein et al. 2008, BR	X	-	X	X	X	X
<i>Psychotria venosa</i> (Hiern) E.M.A.Petit	Gabon	Lachenaud et al. 1234, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria venosa</i> (Hiern) E.M.A.Petit	Cameroon	Lachenaud et al. 734, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria venosa</i> (Hiern) E.M.A.Petit	Cameroon	Lachenaud et al. 822, BR	X	X	X	X	X	X

<i>Psychotria villicarpa</i> O.Lachenaud subsp. <i>villicarpa</i>	Cameroon	Lachenaud et al. 690, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria viticoides</i> Wernham	Gabon	Dessein et al. 2090, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria vogeliana</i> Benth.	Cameroon	Dessein & Taedoumg 3065, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria walikalensis</i> E.M.A. Petit subsp. <i>montana</i> O.Lachenaud	Liberia	Adam 27506, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria wieringae</i> O.Lachenaud	Gabon	Dessein et al. 2521, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria yaoundensis</i> O.Lachenaud	Cameroon	Lachenaud 592, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria yaoundensis</i> O.Lachenaud	Cameroon	Lachenaud 950, BR	X	X	X	X	X	X
<i>Psychotria yapoensis</i> (Schnell) Verdc.	Liberia (2)	LC 2009132304, BR	X	X	-	-	X	X
<i>Psychotria zombamontana</i> (Kuntze) E.M.A.Petit	Zimbabwe	Adlard 557, BR	X	-	-	-	X	X
<i>Squamellaria imberbis</i> (A.Gray) Becc.	Fiji Ilands	A.C. Smith 8326, S	X	X	-	-	X	X
<i>Streblosa</i> aff. <i>myriocarpa</i> Merr.	Borneo	Nielsen 517, AAU	X	-	-	-	X	X

Annexe 2. Marqueurs utilisés dans notre étude phylogénétique, amorces correspondantes et températures d'annealing

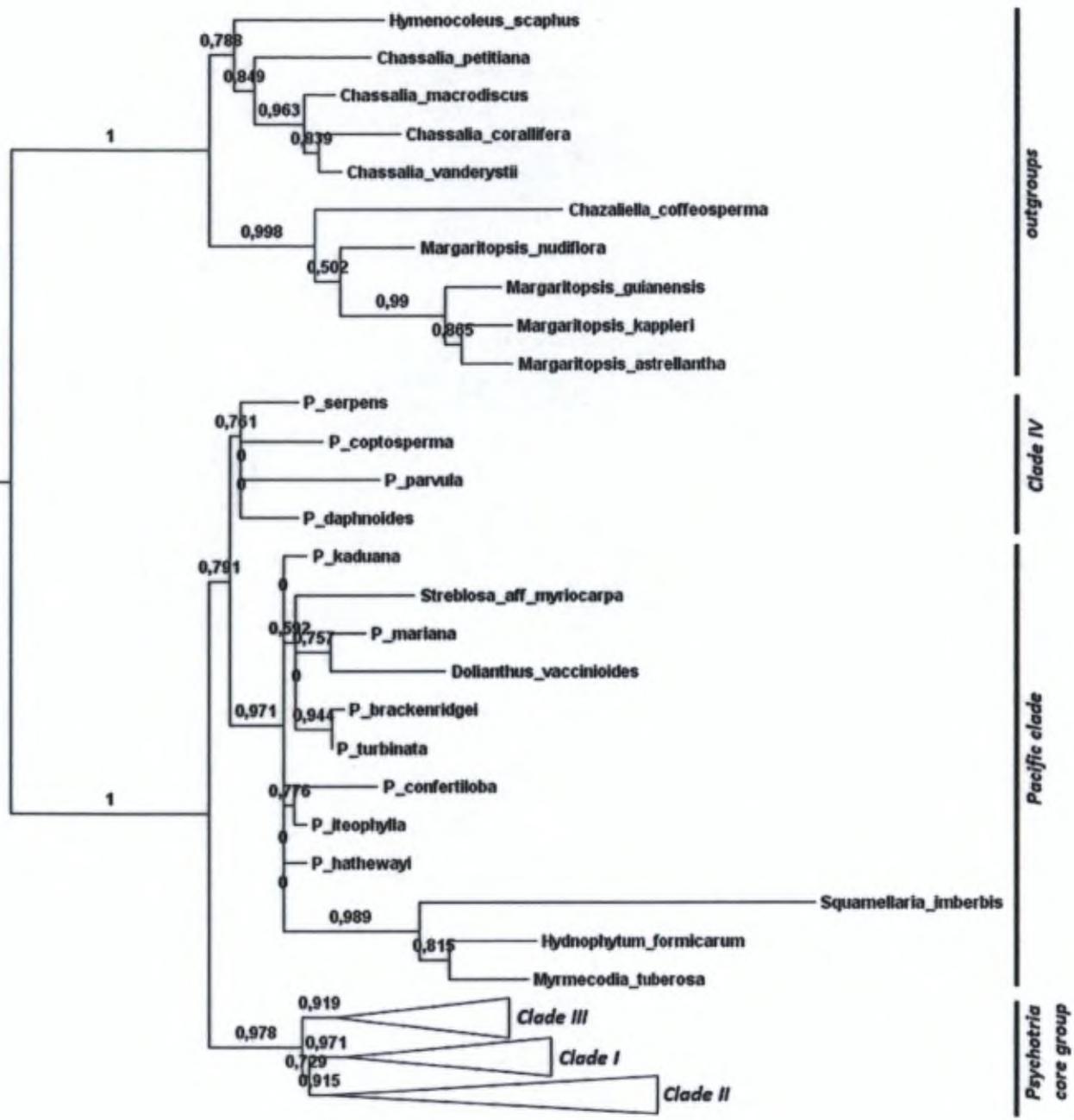
L'amorce F est la première citée.

Marker	Annealing Temperature	Primers	Primer sequences
ITS	53°C	ITS4 ITS5	TCCTCCGCTTATTGATATGC GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG
ETS	55°C	ETS-PSY 18S-ETS	GTGTGAGTGGTAAATGGATAGC ACTTACACATGCATGGCTTAATCT
matK	55°C	matK-PSY-F matK-PSY-R	TTCAAACCTTTCGTTATTGGGTAAAAG ATAATGAGAAAGGTTTCTGCATATA
rbcLa	55°C	rbcLa-F rbcLa-R	ATGTCACCACAAACAGAGACTAAAGC GTAAAATCAAGTCCACCRCG
rps16	53°C	rps-F rps-R	GTGGTAGAAAGCAACGTGCGACTT TCGGGATCGAACATCAATTGCAAC
trnG	53°C	trnG-1F trnG-725R	TAGCGGGTATAGTTTAGTGG ATCGTTAGCTTGGAAGGCT

Annexe 3.

Arbres phylogénétiques par maximum de vraisemblance

Fig. 53. Arbre par maximum de vraisemblance, basé sur les marqueurs chloroplastiques. Voir détail des Clades I-III en pages suivantes.



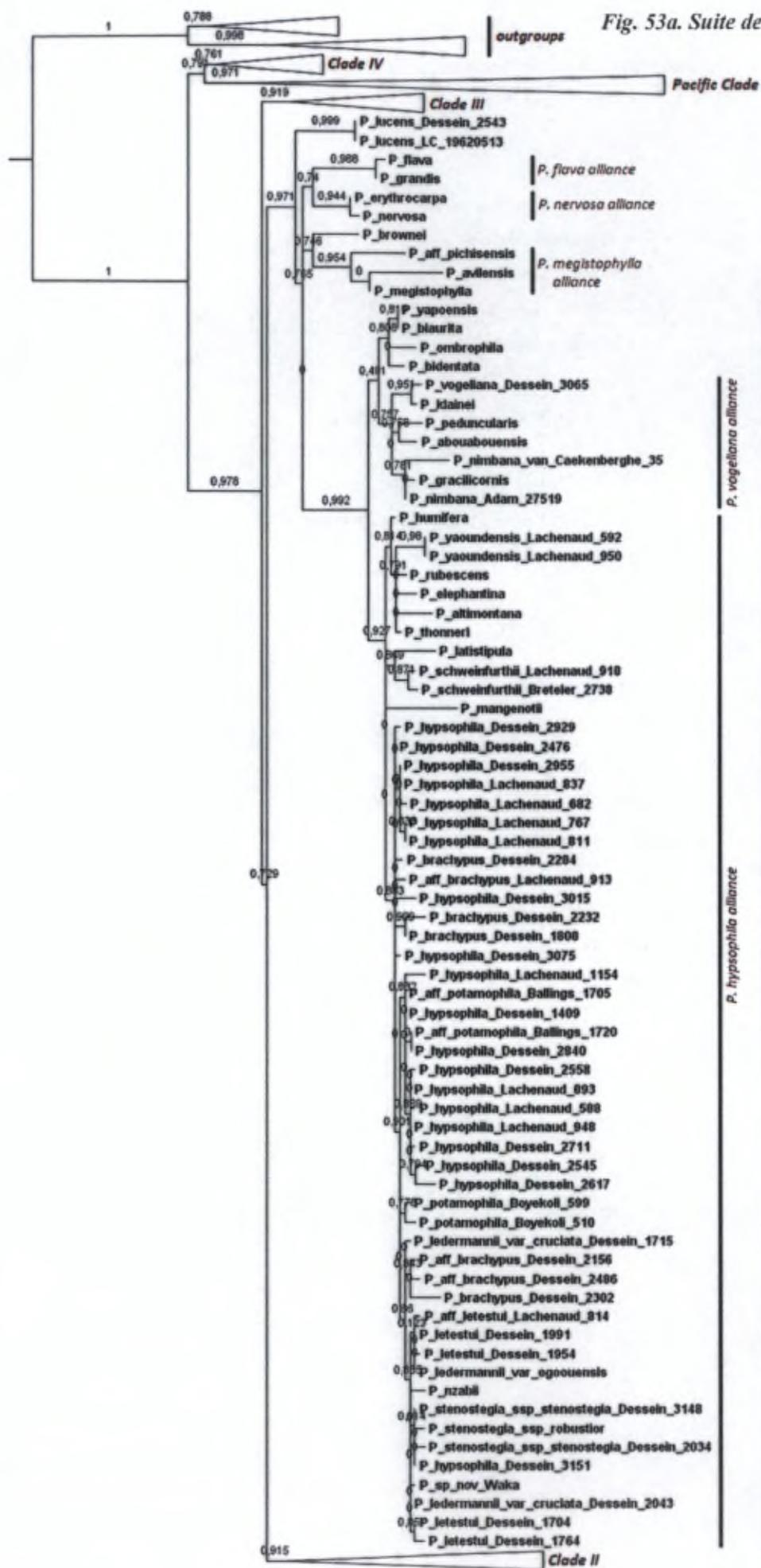


Fig. 53a. Suite de la Fig. 53, détail du Clade I.

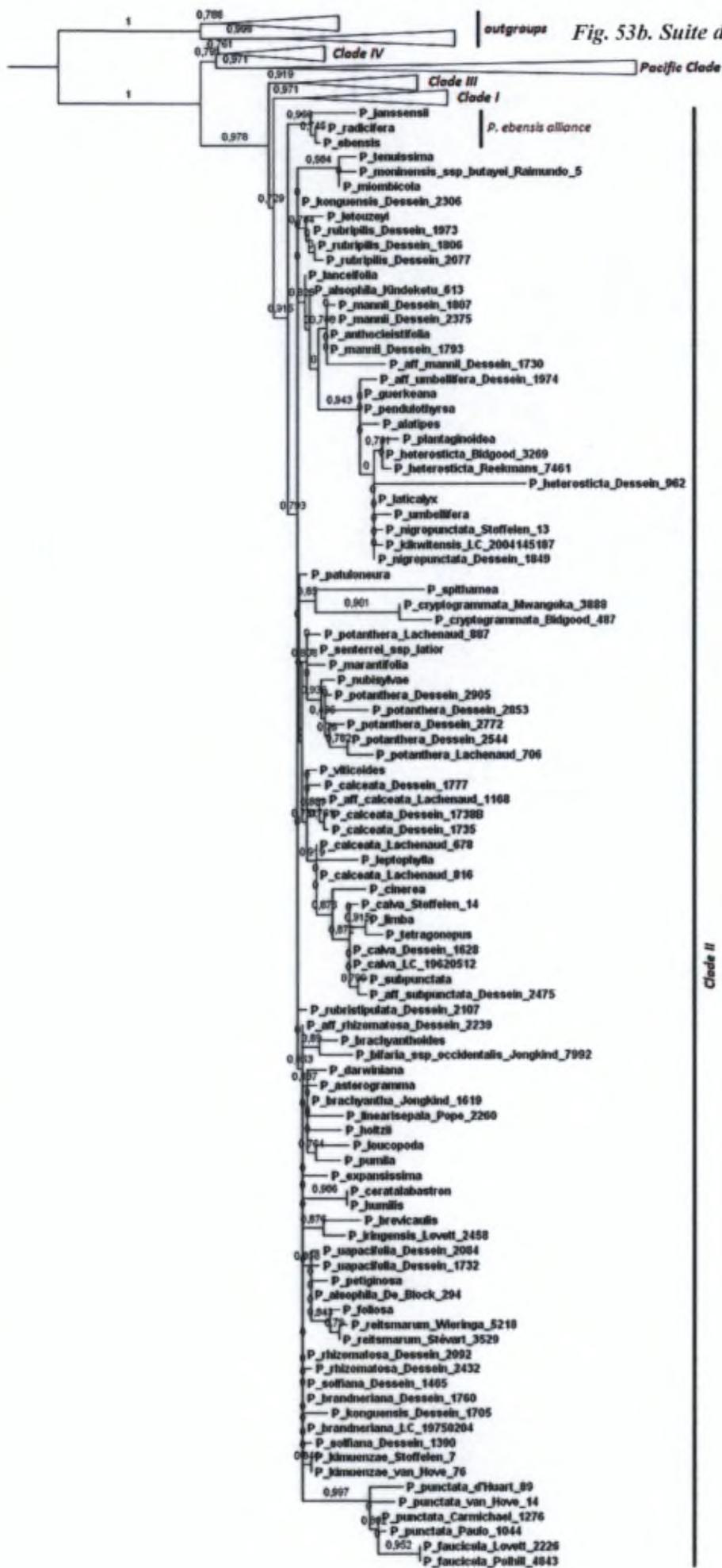


Fig. 53b. Suite de la Fig. 53, détail du Clade II

Clade II

Fig. 54. Arbre par maximum de vraisemblance, basé sur les marqueurs nucléaires. Voir détail des Clades I-III en pages suivantes.

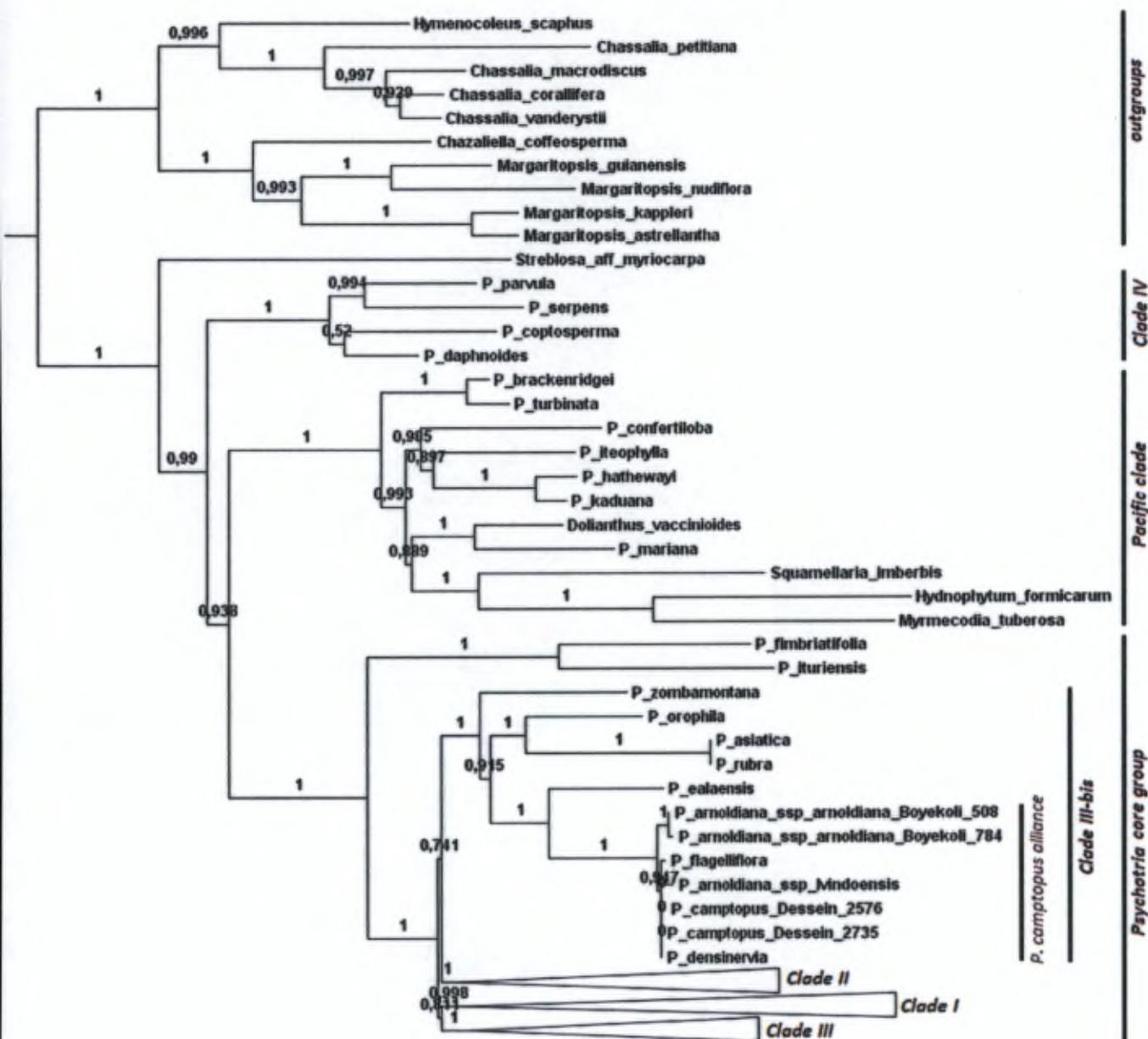


Fig. 55. Arbre par maximum de vraisemblance, basé sur la combinaison des marqueurs nucléaires et chloroplastiques. Voir détail des Clades I-III en pages suivantes.

