Zeitschrift: Archives des sciences [2004-ff.]
Herausgeber: Société de Physique et d'histoire Naturelle de Genève
Band: 69 (2017)
Heft: 1

Artikel: Le genre Psychotria (Rubiaceae) en Afrique occidentale et centrale
Autor: Lachenaud, Olivier
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-738431

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 11.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Le genre *Psychotria* (Rubiaceae) en Afrique occidentale et centrale[1]

Olivier LACHENAUD*

Certains se demandent à quoi sert encore la botanique. La réponse est simple: on estime que 10 à 20% des espèces de plantes à fleurs restent à découvrir (Joppa et al. 2010). En outre, parmi les espèces déjà décrites, il en est beaucoup dont on connaît très mal la distribution, la biologie, les propriétés, et les menaces éventuelles qui pèsent sur leur survie.

C'est surtout dans les régions tropicales humides que de nombreuses découvertes restent à faire: en effet ces régions ont une flore très riche, et beaucoup d'entre elles sont encore mal explorées. En outre certains genres, souvent parmi les plus diversifiés, n'ont pas fait l'objet de travaux récents. Si les grands arbres ont été relativement bien étudiés, les arbustes de sous-bois restent particulièrement mal connus; un nombre important d'entre eux appartiennent à la famille des Rubiaceae, et notamment au genre Psychotria *dont il sera question ici.*

L'Afrique, surtout dans sa partie centrale, est particulièrement concernée par cette situation, pour plusieurs raisons: une exploration botanique plus tardive que celle des autres continents, l'instabilité politique de certains états, un intérêt moindre du monde scientifique en comparaison avec d'autres régions telles que l'Amazonie, et un manque de documentation qui ne facilite pas les recherches. Ces dernières sont pourtant plus nécessaires que jamais, au regard des enjeux de conservation actuels.

Cet article est fondé sur la présentation faite par l'auteur à l'occasion de la réception du prix Augustin-Pyramus de Candolle 2016, attribué à sa monographie du genre Psychotria *en Afrique occidentale et centrale. Ce travail a d'abord paru comme thèse de doctorat (Lachenaud 2013) et doit être publié prochainement, sous une version révisée, dans la revue* Opera Botanica Belgica.

Le genre *Psychotria* et la famille des Rubiaceae

La famille des Rubiaceae compte environ 13000 espèces, ce qui en fait l'une des plus vastes familles de plantes à fleurs. Bien que pratiquement cosmopolite, elle est surtout diversifiée dans les régions tropicales, où la grande majorité de ses représentants sont des arbres ou des arbustes. En Europe, elle ne compte que des espèces herbacées, comme les gaillets (*Galium* L.). La famille comprend peu d'espèces cultivées, parmi lesquelles on peut citer les caféiers (*Coffea arabica* L. et *Coffea canephora* Pierre ex Froehner), les quinquinas (*Cinchona spp.*) et diverses plantes ornementales appartenant notamment aux genres *Gardenia* J.Ellis, *Mussaenda* L. et *Ixora* L. Bien que la ressemblance entre un gaillet et un caféier ne saute pas immédiatement aux yeux, les Rubiaceae forment une famille assez bien caractérisée, dont la délimitation n'a que très peu varié au gré des classifications. Leurs principaux caractères sont: des feuilles opposées ou verticillées et munies de stipules, des fleurs à corolle gamopétale, des étamines en nombre égal à celui des pétales, et un ovaire généralement infère. La famille appartient à l'ordre des Gentianales, qui comprend aussi les Apocynaceae, les Gentianaceae, les Loganiaceae et les Gelsemiaceae (Angiosperm Phylogeny Group 2016).

Avec plus de 1000 espèces, le genre *Psychotria* L. est le plus important de la famille des Rubiaceae. C'est aussi l'un des plus variables dans son port:

[1] Prix SPHN DE CANDOLLE 2016. Cérémonie du 16 novembre 2016.

* *Jardin Botanique Meise, Domein van Bouchout, B-1860 Meise, Belgique.*
Herbarium et Bibliothèque de Botanique africaine, CP 265, Université Libre de Bruxelles, Boulevard du Triomphe 79, B-1050, Bruxelles, Belgique.

Fig. 1. Variabilité du port dans le genre Psychotria. *A.* P. elephantina, *arbuste peu ramifié. B.* P. brieyi, *arbuste très ramifié. C.* P. venosa, *arbre. D,* P. brandneriana, *herbe rampante. Photos: Olivier Lachenaud (A-B, D), Steven Dessein (D).*

la plupart de ses représentants sont des arbustes, mais il comprend aussi des herbes rampantes, des lianes, et des arbres de taille petite à moyenne (Fig. 1). Les espèces de *Psychotria* sont répandues dans les régions tropicales humides du monde entier, atteignant au nord la Floride et le sud de la Chine. La grande majorité d'entre elles habitent les forêts tropicales, où elles entrent souvent pour une part importante dans la composition des sous-bois; cependant, quelques-unes sont adaptées aux milieux ouverts ou aux savanes.

Les *Psychotria* sont assez peu utilisés par l'homme. Certaines espèces, notamment en Afrique, sont consommées comme légumes à la manière des épinards, ou sont employées en médecine traditionnelle, en particulier pour cicatriser les plaies. Il serait intéressant d'étudier de plus près leurs propriétés, car ces plantes sont généralement faciles à cultiver. Les feuilles de *Psychotria viridis* Ruiz & Pav., originaire du nord-ouest de l'Amérique du Sud, sont connues pour leurs propriétés hallucinogènes et constituent l'un des ingrédients principaux de la boisson dite «ayahuasca», employée lors de certains rituels chamaniques. Ce type d'usage n'est pas signalé chez les espèces des autres continents.

Le genre *Psychotria* est l'un de ceux qui effraient ordinairement les botanistes, en raison de sa taille considérable et de la forte ressemblance des espèces entre elles. Il a donc été assez peu étudié. La dernière révision taxonomique existant pour l'ensemble du continent africain est celle de Petit (1964, 1966) qui recense 161 espèces. Mais ce nombre est très inférieur à la réalité, d'abord parce qu'une section du genre n'est pas traitée dans ce travail, ensuite et surtout parce que certains pays, notamment le Cameroun et le Gabon, étaient encore assez mal explorés à l'époque. Des travaux plus récents sont disponibles pour l'est et le sud du continent (Verdcourt 1976, 1989), mais il n'en existe aucun pour l'Afrique occidentale et centrale. Ces raisons m'ont déterminé à entreprendre une révision taxonomique des *Psychotria* de cette région, travail fondé d'une part sur l'examen du matériel conservé dans les principaux herbiers (plus de 12 000 spécimens au total) et d'autre part sur plusieurs missions de terrain au Cameroun et au Gabon, qui sont les deux pays africains où le genre est le plus diversifié, et où il était le plus mal connu.

Biologie générale du genre

Les inflorescences de *Psychotria* sont très variables selon les espèces, depuis les capitules entourés de grandes bractées jusqu'aux panicules très ramifiées (Fig. 2). Les fleurs sont généralement petites, de couleur variable mais le plus souvent blanches. La grande majorité des espèces sont hétérostyles, ce qui signifie qu'il existe deux types de fleurs portés sur des pieds séparés, et qui diffèrent par la position des étamines et du style (Fig. 3). Ce système rend obligatoire, ou du moins favorise fortement, la pollinisation croisée. Selon toute vraisemblance, la plupart des *Psychotria* sont entomogames (Fig. 4). Cependant, quelques espèces d'Afrique centrale sont probablement pollinisées par des oiseaux nectarivores de la famille des soui-mangas; la plupart d'entre elles (Fig. 5) sont remarquables par leur flagelliflorie, les fleurs étant portées sur de très longs pédoncules rouges pendants, arrivant parfois jusqu'au

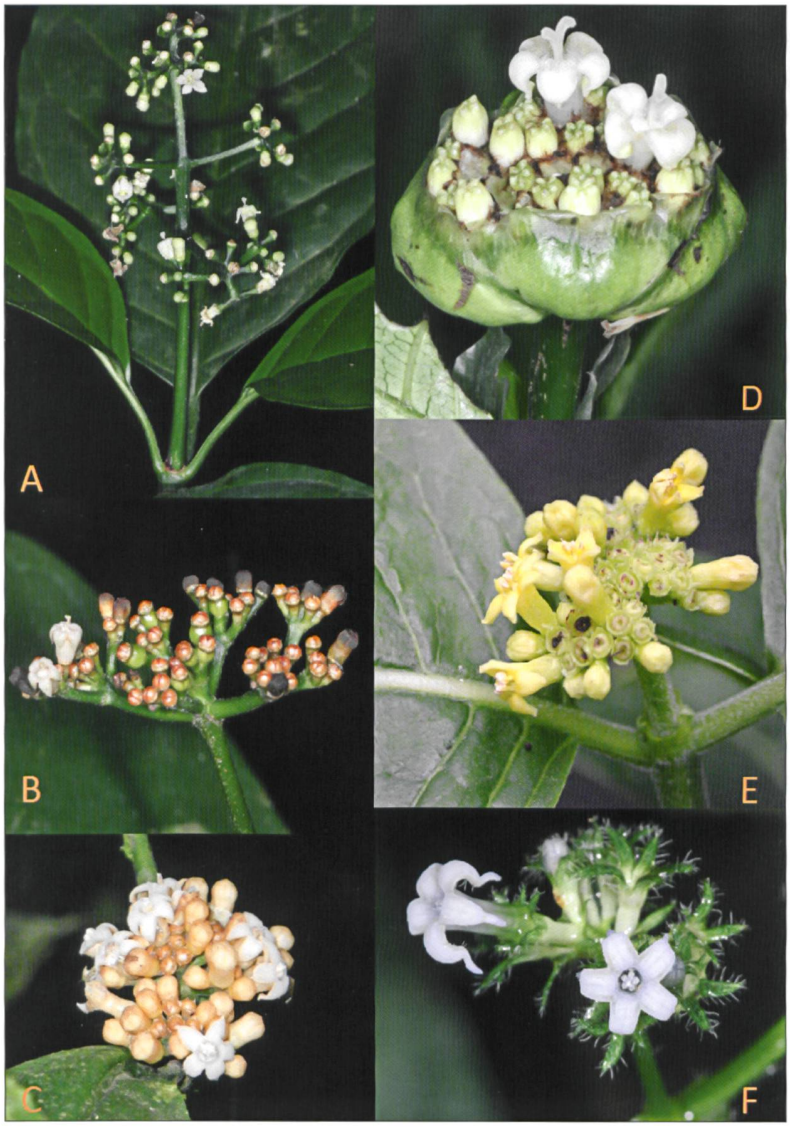


Fig. 2. Fleurs et inflorescences de Psychotria. A, P. taedoumgii. *sp. nov. B,* P. fernandopoensis. *C,* P. lehmbachii. *D,* P. hypsophila. *E,* P. eminiana. *F,* P. ebensis. *Photos: Steven Dessein (A-B, D, F), Frank van Caekenberghe (E), Olivier Lachenaud (C).*

sol. La fonction de ces pédoncules reste très mystérieuse: on ignore s'ils jouent un rôle dans l'attraction des pollinisateurs, ou dans la dispersion, dont les agents restent inconnus.

Les fruits des *Psychotria* (Fig. 6) sont des drupes de taille assez petite, généralement comprise entre 5 et 15 mm. Ils sont le plus souvent rouges à maturité, plus rarement bleus, blancs, noirs ou orangés, et contiennent habituellement deux noyaux, rarement 3-4. Ces fruits sont probablement disséminés par des oiseaux, mais très peu d'observations ont été faites à ce sujet.

La multiplication végétative est très fréquente chez les *Psychotria*, non seulement chez les espèces rampantes, mais aussi chez les espèces arbustives, dont les tiges tombées au sol (à la suite par exemple de la chute d'une branche ou du passage des animaux) ont une excellente

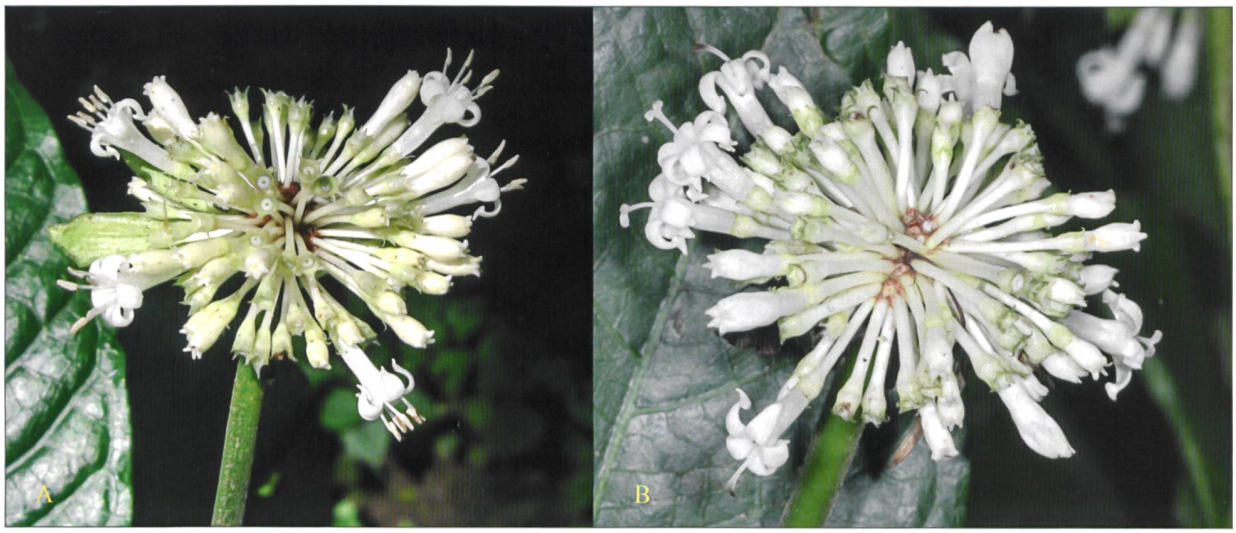


Fig. 3. Hétérostylie chez Psychotria altimontana. *sp. nov. A. Fleurs brévistyles, à étamines saillantes et style caché dans le tube de la corolle. B. Fleurs longistyles, à style saillant et étamines cachées dans le tube.*
Photos: Vincent Droissart (A), Steven Dessein (B).

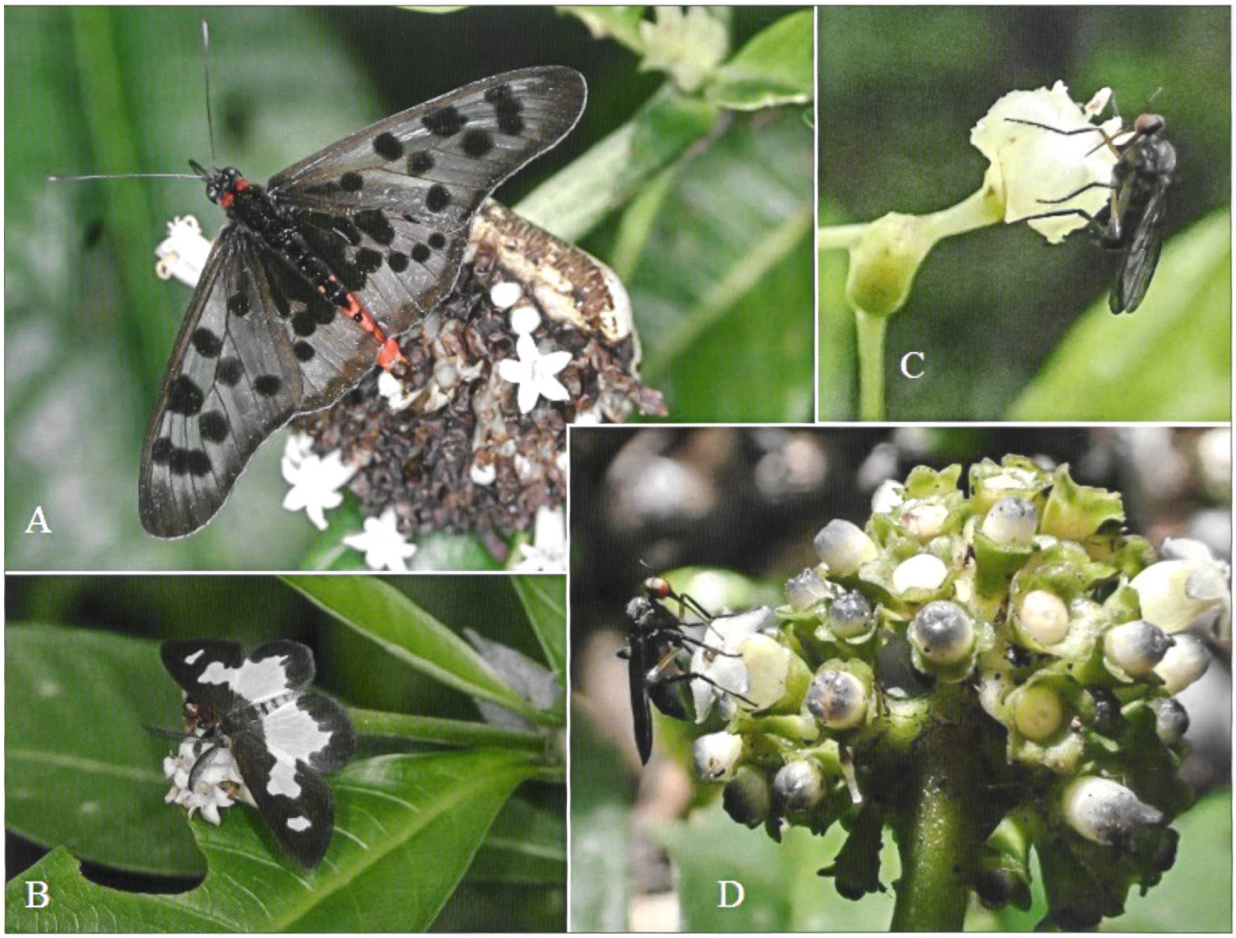


Fig. 4. Insectes visitant les fleurs de Psychotria. A. le papillon Acraea niobe *visitant les fleurs de* Psychotria spathacea. *B. un lépidoptère Geometridae visitant les fleurs de* P. hypsophila. *C-D, diptères Empididae visitant les fleurs de* P. alatipes *(C) et* P. ebensis *(D). Photos: Tariq Stévart (A), Steven Dessein (B), Vincent Droissart (C-D).*

capacité de bouturage. Cette faculté permet à certaines espèces antillaises de *Psychotria* d'envahir littéralement les sous-bois à la suite du passage des cyclones (Blanc 2002: 260).

La symbiose bactérienne chez les *Psychotria*

Une caractéristique remarquable de certains *Psychotria* est la présence de bactéries symbiotiques dans les feuilles. Il existe, en fait, deux types différents de symbiose bactérienne dans le genre, qui sont apparus de manière indépendante. Dans le premier cas, les bactéries forment des nodules foliaires clairement visibles à l'œil nu (Fig. 7, 8 A & C) sous forme de taches à la face inférieure des feuilles, ou de lignes le long de leur nervure médiane. Ce type de symbiose, assez rare chez les plantes, se rencontre uniquement chez trois genres de Rubiaceae, *Pavetta* L., *Psychotria* et *Sericanthe* Robbr., et trois genres de Primulaceae, *Amblyanthus* A.DC., *Amblyanthopsis* Mez et *Ardisia* Sw. Dans le genre *Psychotria*, on l'observe chez environ 80 espèces, originaires d'Afrique et de Madagascar et toutes apparentées entre elles. Les espèces des autres continents n'ont jamais de nodules.

Cette association symbiotique est exclusive et obligatoire. Les bactéries n'ont jamais pu être cultivées séparément de leur plante hôte, aussi ces symbioses demeurent-elles mal connues, bien que leur découverte soit assez ancienne (Zimmermann 1902). Le rôle exact des bactéries dans l'association reste à élucider, bien que leur présence paraisse indispensable au développement normal de la plante (van Oevelen et al. 2003); elles ne paraissent pas fixer l'azote de l'air, comme on l'avait d'abord pensé, et l'on suppose plutôt qu'elles produiraient des hormones de croissance (Becking 1971; van Hove 1975). La présence des bactéries durant tous les stades de développement de la plante suggère une transmission verticale (Miller 1990) dont le mécanisme reste toutefois à éclaircir.

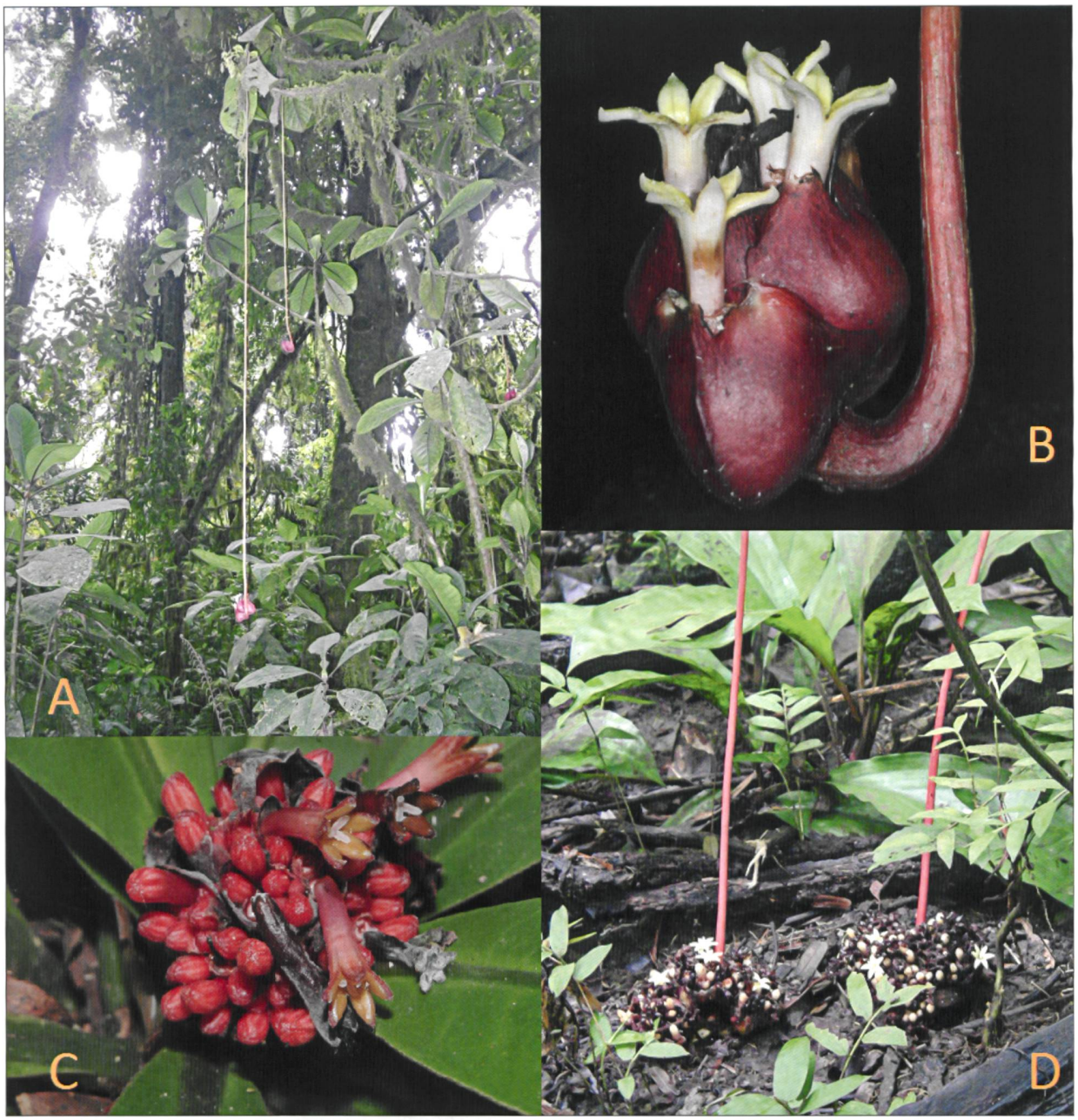


Fig. 5. La flagelliflorie dans le genre Psychotria. *A & B,* P. camptopus, *noter le très long pédoncule pendant. C,* P. rubriflora, *sp. nov. espèce apparentée à inflorescences sessiles et dressées. D,* P. densinervia, *à inflorescences reposant sur le sol. Photos: Olivier Lachenaud (A), Steven Dessein (B), David J. Harris (C), Xander van der Burgt (D).*

Dans un second type de symbiose, les bactéries ne forment pas de nodules visibles à l'œil nu, mais sont situées dans le mésophylle (Fig. 8 B & D). Leur présence n'est donc décelable que par une coupe anatomique, ou par séquençage génétique. Ce type de symbiose a récemment été mis en évidence chez une vingtaine d'espèces africaines de *Psychotria*, appartenant à un groupe différent des espèces à nodules (Lemaire et al. 2012). Sa distribution chez les végétaux reste très mal connue, et son fonctionnement aussi, mais on peut s'attendre à de nombreuses analogies avec le type précédent. En effet, les bactéries symbiotiques des *Psychotria*, avec et sans nodules, ainsi que celles des *Pavetta*, *Sericanthe* et *Ardisia*, appartiennent toutes au genre *Burkholderia* et sont étroitement apparentées entre elles (Lemaire et al. 2012) ; cependant, la phylogénie des bactéries et celle de leurs plantes hôtes ne concordent pas, ce qui montre l'existence de transferts occasionnels, qui pourraient peut-être se produire par le biais d'insectes suceurs de sève.

Fig. 6. Fruits de diverses espèces de Psychotria. *A.* P. punctata. *B.* P. varians. *sp. nov. C.* P. geophylax. *D.* P. stenostegia. *sp. nov. E.* P. thonneri. *F.* P. biaurita. *Photos: Frank van Caekenberghe (A), Olivier Lachenaud (B-C, E), Jean-Pierre Vande weghe (D), Carel Jongkind (F).*

Les espèces collectrices d'humus

Certaines plantes croissant dans les forêts tropicales ont la faculté étonnante de recueillir les débris végétaux tombant des strates supérieures: ce sont les plantes collectrices d'humus. Ce phénomène, fréquent et bien connu chez les plantes épiphytes, s'observe aussi chez des arbustes ou arbrisseaux terrestres. Ceux-ci ont généralement une tige unique, portant au sommet une rosette de grandes feuilles spatulées presque sessiles (Fig. 9 A-B) qui forment une sorte d'entonnoir à compost. L'accumulation des débris au centre de la rosette et autour de la tige (Fig. 9 C) permet à la plante d'absorber les nutriments résultant de leur décomposition par des racines adventives. L'absoption peut aussi se faire par l'épiderme, voire par les racines souterraines, puisque les débris sont progressivement dirigés vers la base de la plante au gré des pluies (Hawthorne 2013; Zona & Christenhusz 2015).

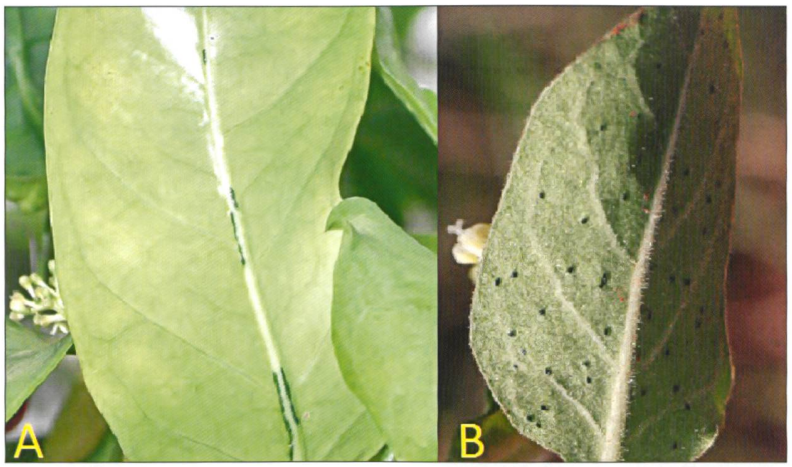


Fig. 7. Nodules bactériens foliaires dans le genre Psychotria. *A,* P. calva, *nodules linéaires le long de la nervure médiane. B,* P. punctata, *nodules ronds dispersés dans le limbe. Photos: Frank van Caekenberghe (A), Bart Wursten (B).*

L'accumulation d'humus est particulièrement fréquente chez les *Psychotria*, puisqu'on l'observe chez une trentaine d'espèces en Afrique et quelques-unes en Amérique. La plupart de ces espèces sont toujours collectrices, mais certaines le sont seulement de manière occasionnelle, et l'on en observe des individus non collecteurs, ayant un port plus classique (feuilles espacées, tiges sans racines adventives). Les espèces de *Psychotria* collectrices d'humus ne sont généralement pas apparentées entre elles, et le caractère est donc apparu de nombreuses fois dans le genre, de manière indépendante. Il existe aussi des arbustes collecteurs d'humus dans beaucoup d'autres familles: Asparagaceae, Euphorbiaceae, Sapindaceae, Primulaceae, Violaceae... (Lachenaud & Jongkind 2013; Zona & Christenhusz 2015). Malgré leur appartenance à des groupes très éloignés, ces plantes montrent une remarquable convergence dans leur port (Fig. 9).

La biologie de ces plantes remarquables reste encore très peu étudiée. On ne les rencontre que dans les sous-bois très humides, généralement dans des régions recevant plus de 2000 mm de pluviométrie annuelle. Elles sont habituellement grégaires (Fig. 9D), et l'on en observe très souvent plusieurs espèces collectrices croissant côte à côte. Leur croissance lente, estimée à environ 5 cm par an (Blanc 2002: 210) en fait des indicatrices de forêts anciennes. On ne connaît pas précisément les facteurs qui prédisposent à l'accumulation d'humus, mais celle-ci pourrait constituer une adaptation à la pauvreté des sols en nutriments.

Classification du genre et phylogénie

Le genre *Psychotria* était jusqu'à présent divisé en trois sous-genres (Petit 1964, 1966; Steyermark 1972). Le sous-genre *Tetramerae*, présent uniquement en Afrique et à Madagascar, regroupe les espèces munies de nodules bactériens foliaires. Les deux autres sous-genres sont dépourvus de nodules. Le sous-genre *Heteropsychotria*, exclusivement américain, est caractérisé par des stipules persistantes et des fruits de couleur bleue, noire ou blanche. Le sous-genre *Psychotria*, pantropical, a généralement des stipules caduques et des fruits

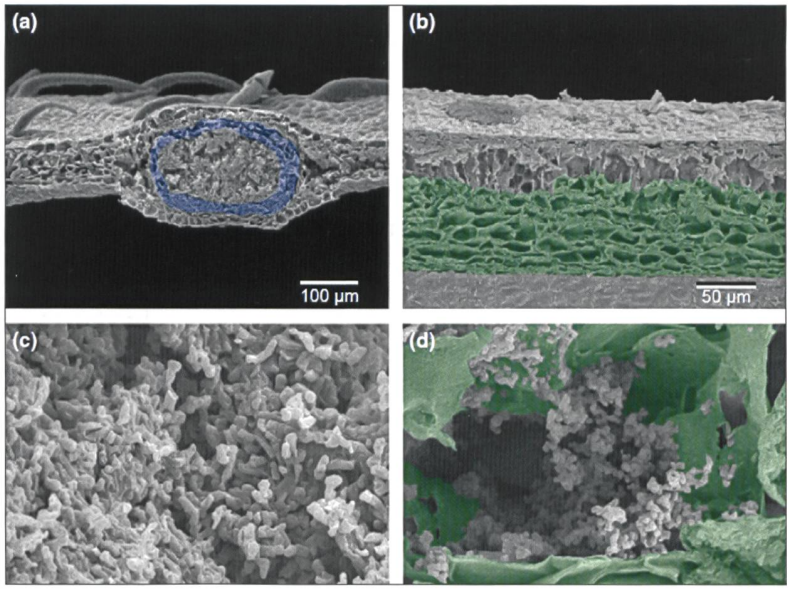


Fig. 8. Vue au microscope électronique des feuilles de deux espèces de Psychotria *en coupe transversale, et de leurs bactéries associées. A,* P. punctata, *coupe d'un nodule foliaire, montrant l'amas de bactéries entourées par le nodule (en bleu). B,* P. psychotrioides, *espèces sans nodules, à bactéries localisées entre les cellules du mésophylle (en vert). C, détail des bactéries chez* P. punctata. *D, id., chez* P. psychotrioides. *Repris de Lemaire et al. (2012: Fig. 3). © FEMS Microbiology Ecology.*

Fig. 9. Arbrisseaux collecteurs d'humus. A, Psychotria tetragonopus, *plante monocaule portant une rosette de feuilles au sommet. B,* P. rubescens, *plante vue de dessus. C,* P. humifera, *sp. nov. détail de la tige montrant les débris et les racines adventives. D,* Scaphopetalum mannii (Malvaceae), *peuplement dense en sous-bois. Photos: Carel Jongkind (A), Olivier Lachenaud (B, D), Gilles Dauby (C).*

rouges, mais ce dernier caractère admet des exceptions chez les espèces africaines. Ces dernières ont été divisées en six sections par Petit (1964).

Les études de phylogénie moléculaire (Nepokroeff et al. 1997; Andersson 2002) ont remis en cause cette classification. En effet, le sous-genre *Heteropsychotria* est étroitement apparenté au genre américain *Palicourea* Aubl. et devra être transféré dans celui-ci. Le reste du genre *Psychotria* forme un clade où sont également inclus plusieurs genres asiatiques et océaniens (*Hydnophytum* Jack, *Myrmecodia* Jack, *Squamellaria* Becc., *Streblosa* Korth., *Dolianthus* Blume), ces derniers rendant le genre *Psychotria* paraphylétique. Ce groupe comporte cinq sous-clades principaux dont trois présents en Afrique. Mais ces travaux n'incluaient qu'une proportion relativement limitée des espèces africaines; une nouvelle étude phylogénétique a donc été effectuée, en vue d'éclaircir la classification de ces dernières.

Cette étude a porté sur 198 espèces de *Psychotria* dont 172 d'Afrique, 12 d'Amérique, 13 d'Asie et d'Océanie, et 1 de Madagascar, ainsi que sur 5 espèces des genres asiatiques et océaniens apparentés, et 10 représentants de groupes externes (*Chassalia, Hymenocoleus, Chazaliella, Margaritopsis*). Quatre marqueurs chloroplastiques (rps16, trnG,

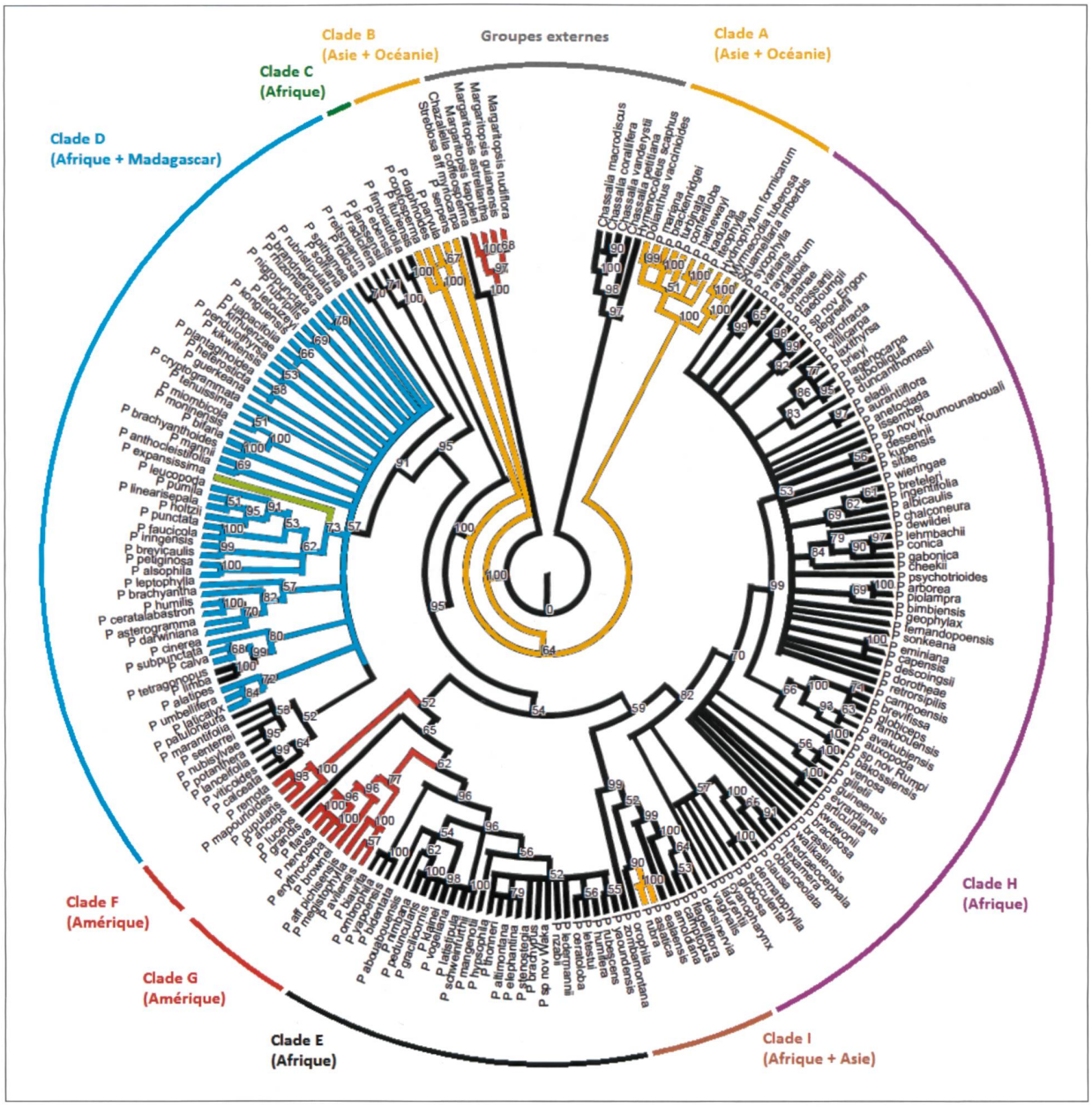


Fig. 10. Phylogénie du genre Psychotria. *Consensus strict des arbres les plus parcimonieux, fondé sur la combinaison des marqueurs nucléaires (ITS, ETS) et chloroplastiques (rps16, trnG, matK, rbcL). L'origine des espèces est indiquée comme suit: jaune = Asie et Océanie, rouge = Amérique, vert = Madagascar, bleu et noir = Afrique (bleu = espèces à nodules bactériens, noir = espèces sans nodules).*

matK, rbcL) et deux nucléaires (ITS, ETS) ont été séquencés. Les analyses phylogénétiques ont été faites par maximum de parcimonie (PAUP 4.0) et par maximum de vraisemblance (PHYML 3.0), d'abord séparément sur les marqueurs chloroplastiques et nucléaires, puis sur la combinaison des deux.

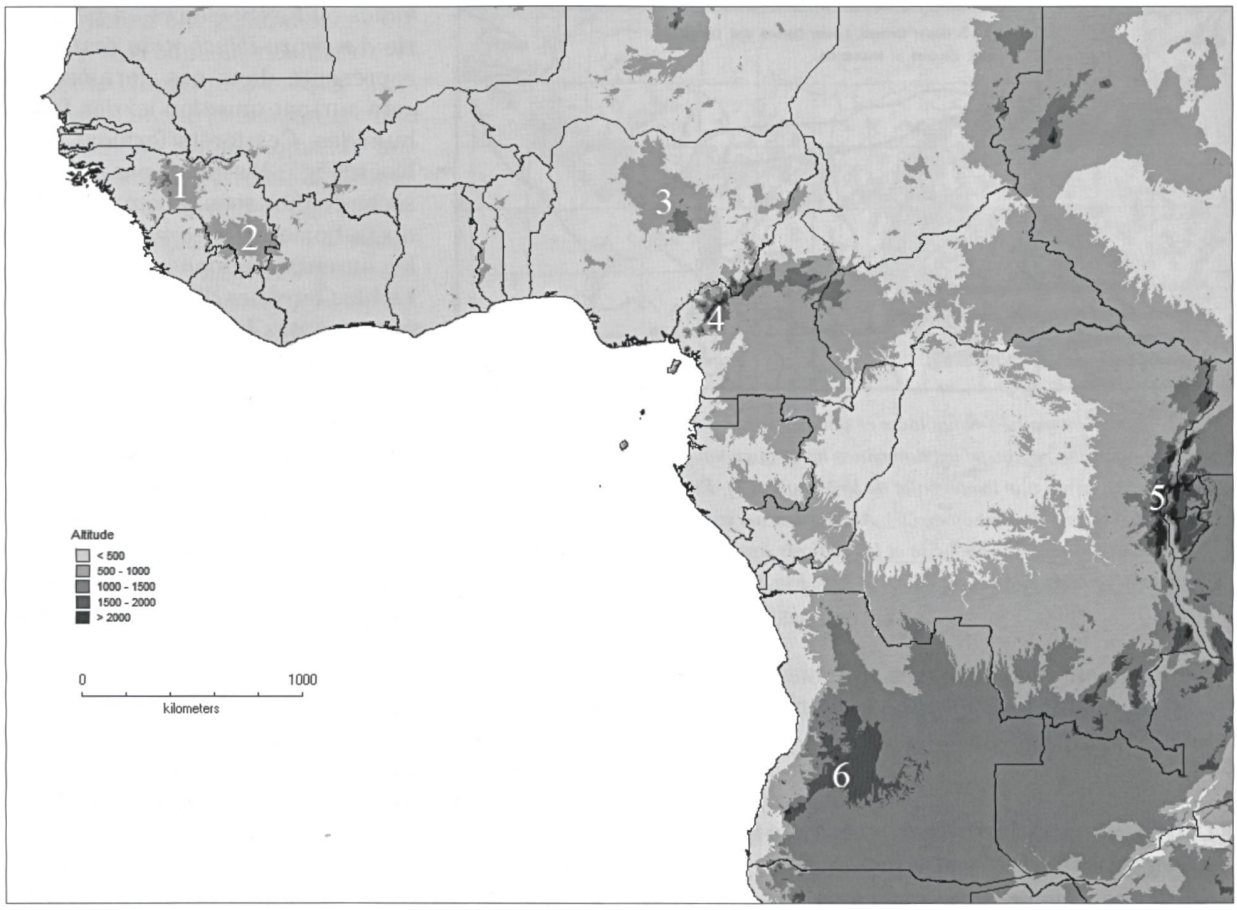
Les résultats obtenus (Fig. 10) sont globalement concordants avec ceux des auteurs précédents. Les deux clades les plus basaux (A et B) regroupent des espèces originaires d'Asie et d'Océanie, où le genre *Psychotria* paraît donc avoir son origine; le clade A inclut aussi les genres voisins déjà cités (*Hydnophytum*, etc...). Le reste du genre forme un groupe monophylétique, auquel appartiennent toutes les espèces africaines; deux de celles-ci, *P. fimbriatifolia* et *P. ituriensis* (clade C) paraissent occuper une position basale au sein de ce groupe. Les autres espèces africaines forment trois ou quatre clades principaux, ne correspondant que partiellement aux sous-genres et sections définis par Petit (1964, 1966). Le premier d'entre eux (clade D) regroupe principalement les espèces à nodules bactériens, mais aussi quelques espèces sans nodules;

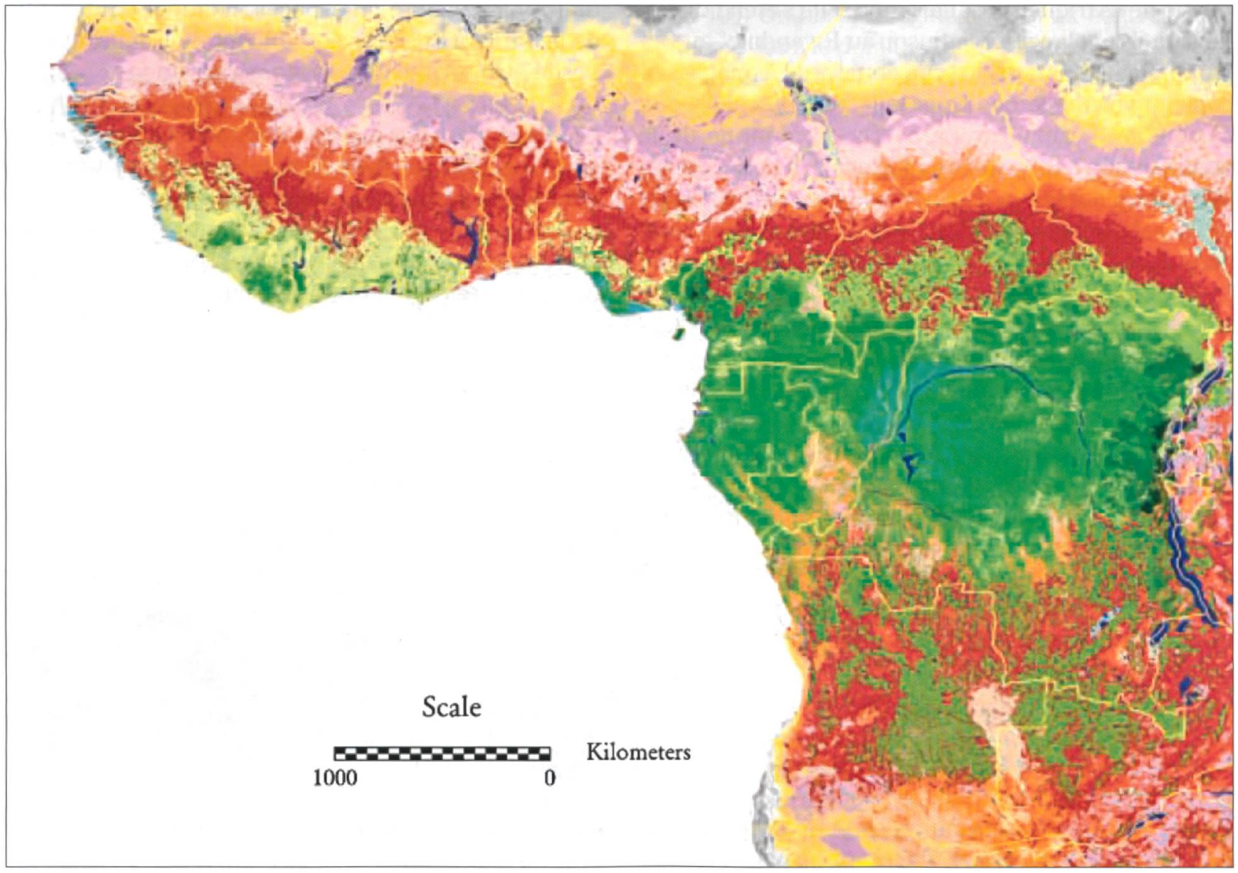
Fig. 11. Carte politique de la région d'étude. En gris foncé, les pays étudiés dans ce travail (G.E. = Guinée Equatoriale). En gris clair, les autres pays d'Afrique où le genre Psychotria *est présent.*

la plupart de celles-ci occupent une position basale ou non résolue dans le groupe, mais deux espèces, *P. limba* Scott-Elliott et *P. tetragonopus* O. Lachenaud & Jongkind, semblent avoir perdu leurs nodules. Le second clade (E), présent uniquement en Afrique, regroupe des espèces à bractées bien développées et à fruits généralement bleus, blancs ou noirs (on note chez deux espèces une réversion vers les fruits rouges) ; il semble être apparenté à des espèces américaines (Clades F et G). Les espèces africaines restantes, qui ont des fruits rouges, des feuilles sans nodules et des bractées généralement réduites, forment un clade unique d'après les marqueurs chloroplastiques, et deux (H et I) d'après les marqueurs nucléaires. Ce groupe, mal résolu phylo-

Fig. 12. Le relief de l'Afrique occidentale et centrale. Principaux massifs montagneux: 1, Fouta Djalon; 2, dorsale Loma-Man; 3, plateau de Jos; 4, dorsale camerounaise; 5, dorsale Congo-Nil; 6, massif du Huila. Carte faite par l'auteur d'après les données de Worldclim (www.worldclim.org).

Fig. 13. 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. Adapté de Mayaux et al. (2004: Fig. 2). ©Journal of Biogeography.


1
2
3
4
5
6
Altitude
< 500
500 - 1000
1000 - 1500
1500 - 2000
> 2000
0
1000
kilometers


Scale
1000
0
Kilometers

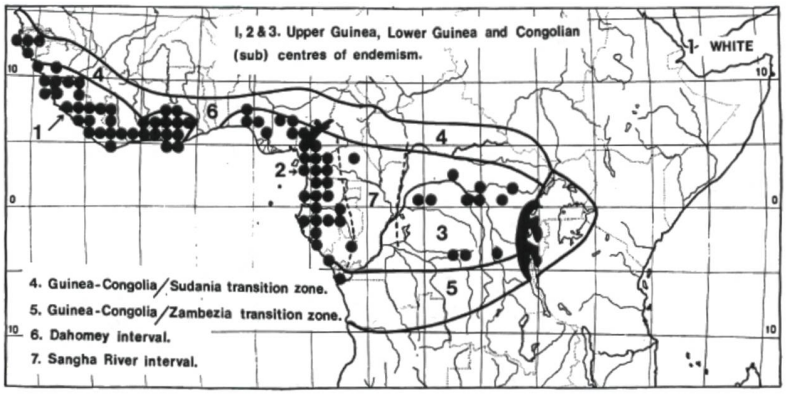


Fig. 14. La région guinéo-congolaise et ses différents domaines. La région guinéo-congolaise regroupe les domaines haut-guinéen (1), bas-guinéen (2) et congolais (3), ainsi que l'intervalle de la Sangha (7). Elle est séparée en deux blocs par le couloir du Dahomey (6). Au nord et au sud, les zones de transition entre la région guinéo-congolaise et les régions soudanienne (4) et zambézienne (5), respectivement. Repris de White (1979 : Fig 1).

génétiquement, est aussi très variable morphologiquement ; toutes les espèces à bactéries non nodulantes y appartiennent.

L'Afrique occidentale et centrale : géographie et végétation

La région étudiée ici (Fig. 11-12) couvre environ la moitié de l'Afrique subsaharienne : elle s'étend du Sénégal à l'Angola, et à l'est jusqu'au Rwanda et au Burundi. Son climat est de type équatorial à quatre saisons au voisinage de l'Equateur, et tropical à deux saisons en périphérie. La partie occidentale de la zone étudiée a un relief assez plat, si l'on excepte les massifs montagneux du Fouta-Djalon (1515 m) et de la dorsale Loma-Man (1947 m). En revanche, la façade atlantique de l'Afrique centrale montre un relief très vallonné, avec une chaîne de hautes montagnes, la dorsale camerounaise (4095 m) et au sud de celle-ci, une série de petits massifs d'altitude comprise entre 500 et 1300 m, appelée par Droissart (2009) *ligne Ngovayang-Mayombe*. Le coeur de l'Afrique centrale est occupé par le bassin du Congo, qui forme une vaste cuvette d'altitude inférieure à 500 m ; en périphérie de celle-ci l'altitude s'accroît progressivement, surtout vers l'est, où la dorsale Congo-Nil (5109 m) constitue le massif le plus élevé de la région.

Les formations végétales de la zone (Fig. 13) sont principalement de deux types : les forêts humides au voisinage de l'Equateur, et les savanes ou forêts claires en périphérie. Le genre *Psychotria* étant peu représenté dans ces dernières, il sera surtout question ici des forêts humides. Ces forêts forment deux blocs (Fig. 13) séparés par une zone sèche connue sous le nom de couloir du Dahomey (*Dahomey gap* chez les auteurs anglophones ; Fig. 14). Le bloc forestier d'Afrique centrale, encore assez bien conservé, est le plus important du continent africain et le deuxième du monde après l'Amazonie, mais celui d'Afrique occidentale est malheureusement très dégradé aujourd'hui et seuls des îlots de végétation naturelle y subsistent. Ces deux blocs forment ensemble la région guinéo-congolaise, une des 14 principales entités phytogéographiques définies par White (1979, 1983) en Afrique subsaharienne. Celle-ci est divisée en trois sous-régions ou domaines (Fig. 14) : le domaine haut-guinéen qui correspond au bloc forestier occidental, le domaine bas-guinéen couvrant la façade atlantique de l'Afrique centrale, et le domaine congolais centré sur le bassin du Congo. La limite entre ces deux derniers est assez floue, puisque la couverture forestière est continue ; mais il existerait selon White (1979) une zone intermédiaire plus pauvre en espèces, nommée « intervalle de la Sangha » d'après cet affluent du Congo, et supposée être un ancien corridor de savanes.

La distribution des espèces forestières dans la région guinéo-congolaise pose de nombreuses questions : en effet les botanistes ont depuis longtemps remarqué l'existence de distributions disjointes – étonnantes à première vue lorsque la couverture forestière est continue – et l'endémisme particulier de certains secteurs (Aubréville 1936, 1949 ; Guillaumet 1967). Ces

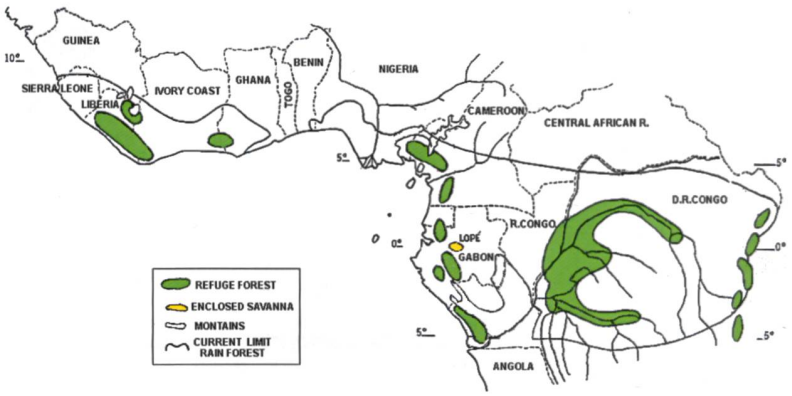


Fig. 15. Refuges forestiers potentiels en Afrique occidentale et centrale. Adapté de Maley (1996).

phénomènes ont généralement été interprétés comme le résultat d'évènements climatiques passés. L'hypothèse d'une aridification récente du continent, ayant fragmenté une zone forestière autrefois continue, a d'abord été formulée par Aubréville (1949), puis reprise et développée par Maley (1987, 1996) sous le nom de *théorie des refuges*. Selon Maley, les forêts auraient fortement régressé au cours du Pleistocène pour ne se maintenir que dans certains refuges, localisés pour la plupart dans des régions montagneuses (Fig. 15); elles se seraient ensuite étendues à nouveau, les espèces forestières recolonisant les territoires perdus à un rythme variable selon leur capacité de dispersion. On s'attend donc à ce que les groupes à dispersion lente montrent un taux d'endémisme particulièrement élevé au sein des refuges supposés: et c'est effectivement souvent le cas, par exemple chez les *Begonia* (Sosef 1994, 1996). Mais la théorie des refuges n'explique pas que l'on observe les mêmes tendances chez les orchidées (Droissart et al. 2011), dont la capacité de dispersion est *a priori* élevée puisque leurs graines très légères sont disséminées par le vent.

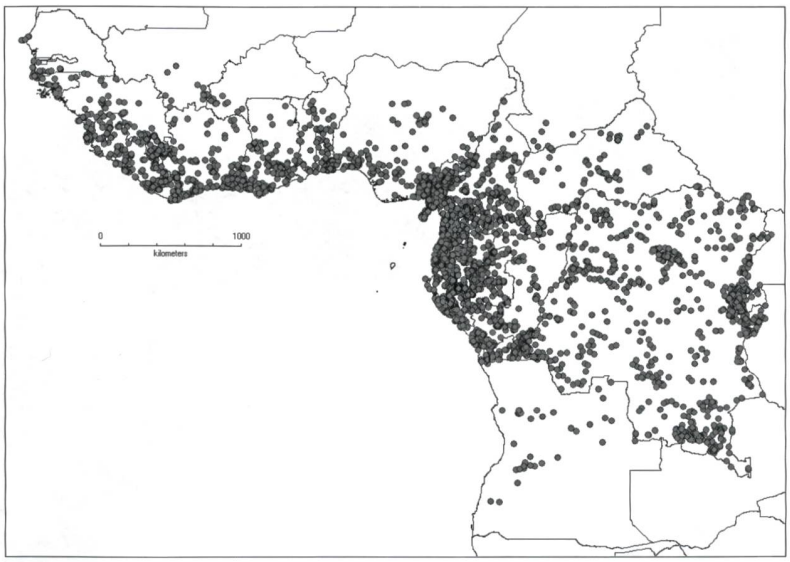


Fig. 16. Distribution du genre Psychotria *en Afrique occidentale et centrale. Chaque point représente une récolte étudiée par l'auteur.*

Diversité et endémisme du genre en Afrique occidentale et centrale

Le genre *Psychotria* est présent dans presque toute la zone étudiée, à l'exception des régions arides du Sahel (Fig. 16). Il y compte 240 espèces, ce qui en fait le plus vaste genre de plantes à fleurs dans cette région, toutes familles confondues. Parmi ces espèces, 212, soit plus de 90%, sont endémiques de la zone, et 97, soit 40%, n'étaient pas encore décrites. Ce dernier chiffre montre à quel point la connaissance de la flore africaine reste lacunaire, d'autant plus que certaines de ces nouveautés sont des espèces assez communes.

Le genre est particulièrement diversifié dans le domaine bas-guinéen (Fig. 17) où il compte 180 espèces dont 119 endémiques (soit 66%). Près de la moitié des espèces d'Afrique occidentale et centrale sont en fait endémiques de ce domaine. Le domaine haut-guinéen, avec 57 espèces, est nettement moins diversifié mais montre lui aussi un taux d'endémisme très élevé (56%) et l'on note la présence d'un centre secondaire de diversité au Liberia et dans l'ouest de la Côte d'Ivoire (Fig. 17). Le domaine congolais, avec 63 espèces, est d'une richesse comparable au précédent, mais son taux d'endémisme est nettement moins élevé, quoique significatif (17,5%).

Si l'on s'intéresse plus spécifiquement aux espèces à distribution restreinte (Fig. 18), on observe une forte concentration de celles-ci sur la façade atlantique du domaine bas-guinéen, où plusieurs centres d'endémisme différents peuvent être identifiés (Fig. 19). On observe également deux centres d'endémisme dans le domaine haut-guinéen (Fig. 19), et un seul à l'est du domaine congolais, correspondant à la dorsale Congo-Nil (Fig. 18).

Ces résultats confirment les tendances déjà observées chez d'autres groupes (White 1978, 1979; Sosef 1994; Robbrecht 1996), en particulier concernant la richesse exceptionnelle du domaine bas-guinéen. Celle-ci pourrait être due à deux facteurs: une topographie plus hétérogène (avec de nombreux massifs montagneux qui créent des effets microclimatiques) ou une meilleure persistance des forêts de cette région durant les périodes arides. Le domaine haut-guinéen est nettement moins diversifié mais montre un taux d'endémisme élevé, estimé à 22% de la flore forestière, toutes familles confondues (Poorter et al. 2004: 74). Cet endémisme prend une importance particulière vu la forte dégradation des forêts de cette région: de nombreuses espèces sont ainsi menacées d'extinction. Le domaine congolais est quant à lui relativement pauvre en endémiques, à l'exception de sa partie orientale montagneuse, et se différencie surtout du domaine bas-guinéen par l'absence des espèces propres à celui-ci. Enfin, comme déjà noté par Gillet & Doucet (2012), «l'intervalle de la Sangha» ne paraît pas significativement différent du domaine congolais, et il semble donc justifié de l'y rattacher.

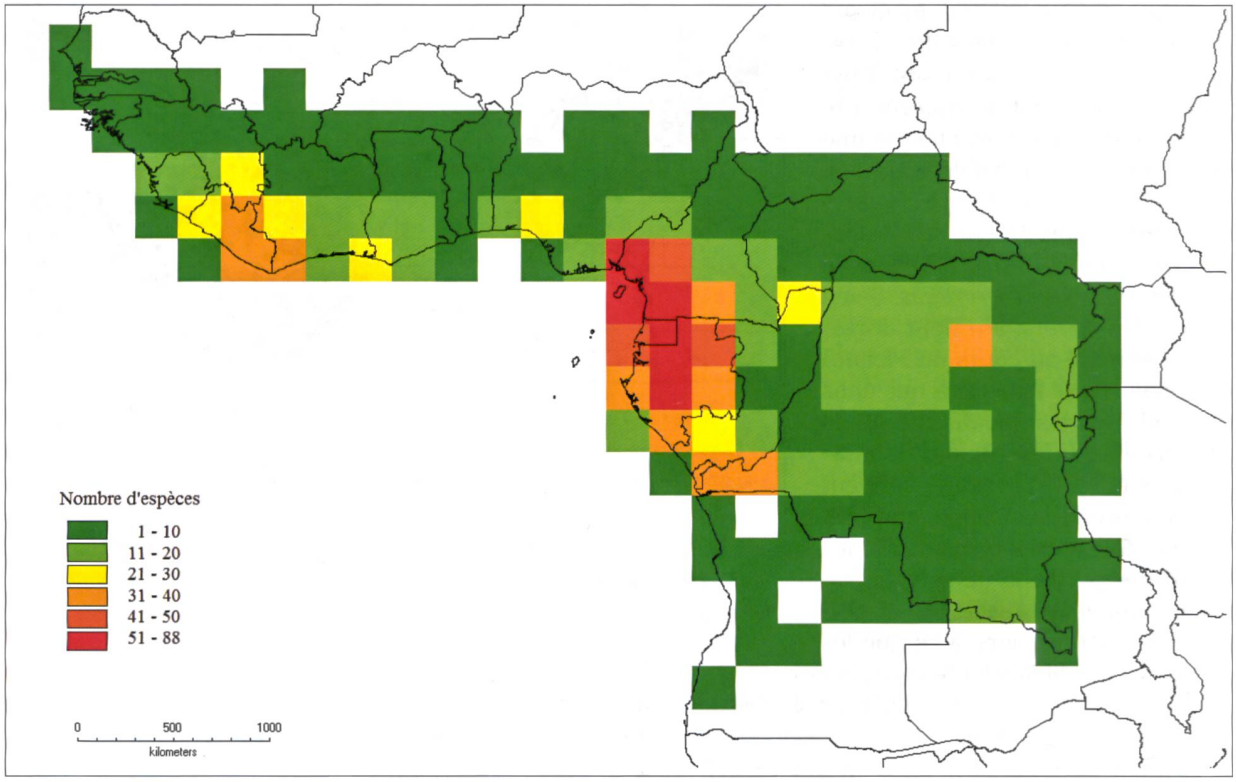


Fig. 17. Diversité du genre Psychotria *en Afrique occidentale et centrale. Les valeurs représentent le nombre d'espèces recensées dans chaque carré de 2 degrés de côté.*

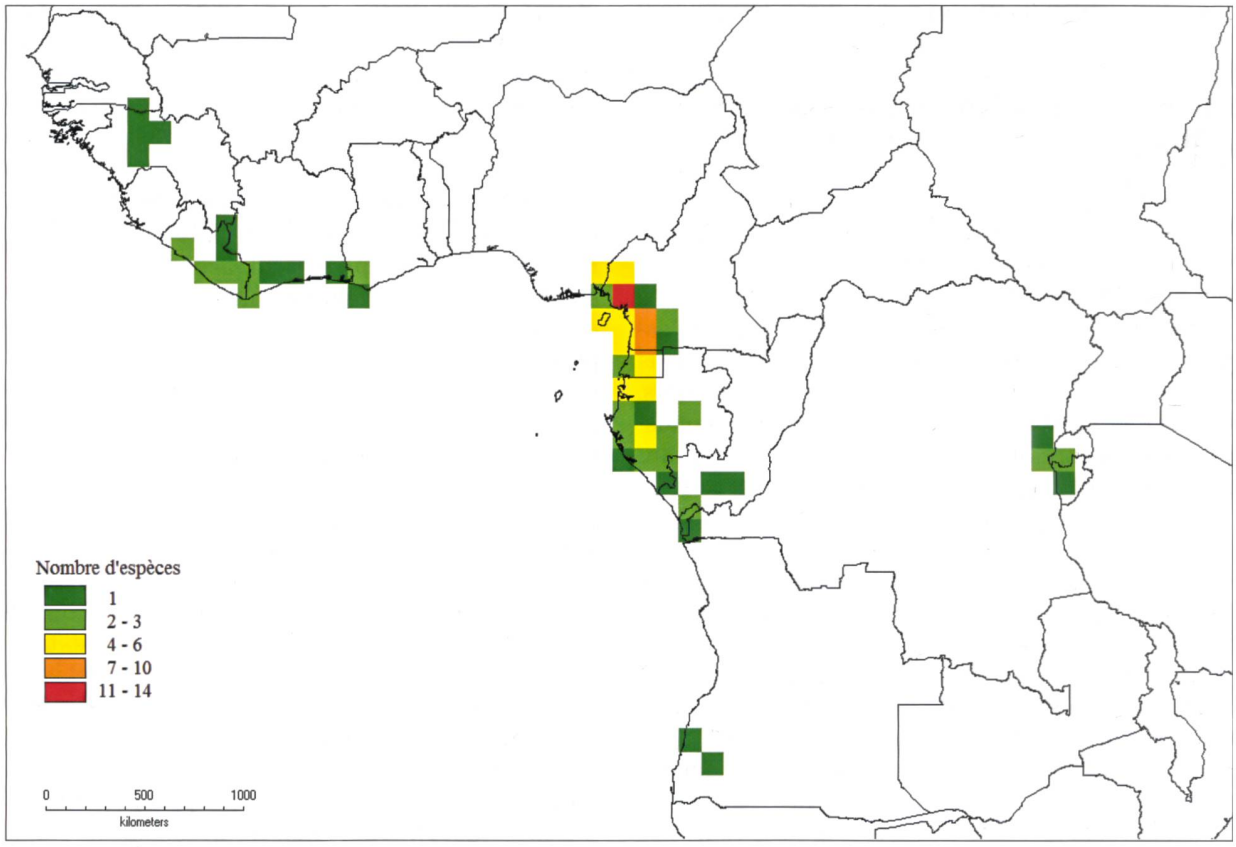


Fig. 18. Nombre d'espèces de Psychotria *à répartition restreinte par carré de 1 degré de côté. Ont été incluses dans cette catégorie les espèces dont l'aire couvre au maximum 4 carrés contigus.*

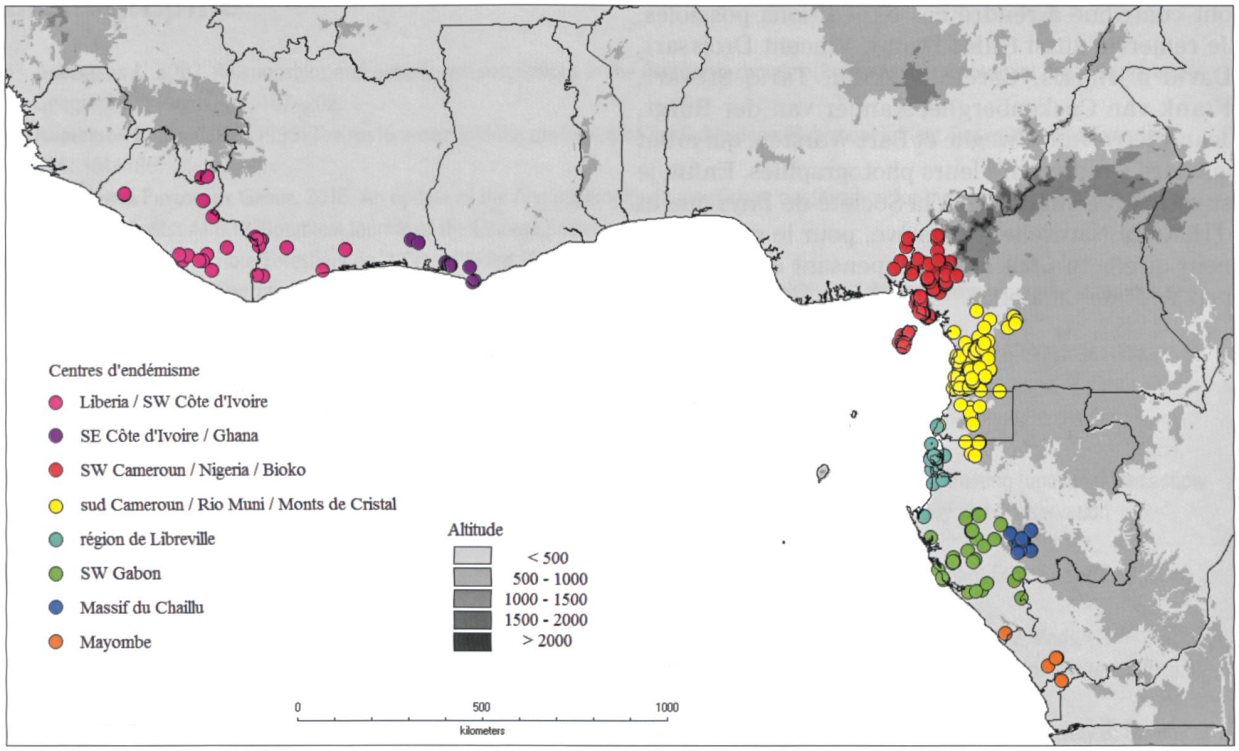


Fig. 19. Distribution des espèces à répartition restreinte dans les domaines haut-guinéen et bas-guinéen, montrant les principaux centres d'endémisme.

La plupart des centres d'endémisme identifiés dans cette étude étaient déjà signalés par les auteurs précédents (par ex. Sosef 1994; Robbrecht 1996) mais certains paraissent plus étendus qu'on ne le supposait, en particulier celui du sud-ouest du Gabon. Les forêts littorales du nord-ouest du Gabon constituent un centre d'endémisme nouveau, où ont été recensées une vingtaine d'espèces endémiques appartenant à diverses familles (Lachenaud et al. 2013). Malgré leur proximité – 50 km environ – avec le massif montagneux des Monts de Cristal, ces forêts ont une flore tout à fait différente, et il est impossible d'admettre qu'elles aient été recolonisées à partir d'un refuge montagnard. Plus généralement, il ressort de cette étude, et de résultats inédits portant sur d'autres groupes, que les forêts littorales du domaine bas-guinéen ont un taux d'endémisme très significatif; il est donc probable qu'elles aient subsisté au moins partiellement lors des dernières périodes arides. Une conséquence importante de ces résultats est que les efforts de protection ne doivent pas se consacrer uniquement aux régions montagneuses, mais aussi aux forêts littorales, qui sont souvent les plus menacées.

Remerciements

Je remercie Olivier Hardy, promoteur de ma thèse, et Elmar Robbrecht, co-promoteur, sans lesquels je n'aurais pas pu mener ce travail à bien; Benny Lemaire et Maria Kuzmina pour leur collaboration précieuse concernant la phylogénie des *Psychotria*; Steven Dessein pour la part active qu'il a prise à mon encadrement; Petra De Block, Pierre Meerts, Pete Lowry et Patrick Mardulyn, qui ont relu ma thèse et fait partie de mon jury; et tous les autres collègues qui m'ont aidé de diverses manières et qui sont trop nombreux pour être tous cités ici. Ce travail a pu être réalisé grâce à une bourse de doctorat du F.R.S.-F.N.R.S. (Fonds National de la Recherche Scientifique). Il a également bénéficié du soutien financier du Fonds David et Alice Van Buuren, du projet SYNTHESYS de l'Union européenne, de la Fondation Alberta Mennega, et en ce qui concerne les missions de terrain, de la National Geographic Society, de la Fondation pour Favoriser les Recherches Scientifiques en Afrique (FFRSA), de la Fondation Beneficia, du WWF-Gabon et de la compagnie Maboumine (Eramet-Comilog). La plupart des missions effectuées au Gabon l'ont été dans le cadre de la convention de collaboration entre le Centre National de la Recherche Scientifique et Technologique (CENAREST) et le Missouri Botanical Garden. L'Herbier National du Cameroun et son ancien directeur Jean-Michel Onana, l'Herbier National du Gabon et ses directeurs successifs Ludovic Ngok Banak et Nestor Engone Obiang, l'Institut de Pharmacopée et de Médecine Traditionnelle (IPHAMETRA), l'Agence Nationale des Parcs Nationaux du Gabon, et la Wildlife Conservation Society-Gabon,

ont contribué à rendre ces expéditions possibles. Je remercie aussi Gilles Dauby, Vincent Droissart, David J. Harris, Carel Jongkind, Tariq Stévart, Frank van Caekenberghe, Xander van der Burgt, Jean-Pierre Vande weghe et Bart Wursten, qui m'ont autorisé à reproduire leurs photographies. Enfin, je suis très reconnaissant à la Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève, pour le grand honneur qu'elle m'a fait en récompensant ce travail du prix A.-P. de Candolle.

Bibliographie

- **Andersson L.** 2002. Relationships and generic circumscriptions in the *Psychotria* complex (Rubiaceae, Psychotrieae). Systematics and Geography of Plants, 72 : 167–202.
- **Andersson L, Rova JHE.** 1999. The rps16 intron and the phylogeny of the Rubioideae (Rubiaceae). Plant Systematics and Evolution 214 : 161–186.
- **Angiosperm Phylogeny Group.** 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants : APG IV. Botanical Journal of the Linnean Society, 2016 : 1-20.
- **Aubréville A.** 1936. Flore Forestière de la Côte d'Ivoire. Vol. 1-3. Larose, Paris.
- **Aubréville A.** 1949. Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique Tropicale. Société d'Editions Géographiques, Maritimes et Coloniales, Paris.
- **Becking JH.** 1971. The physiological significance of the leaf nodules of *Psychotria*. Plant and Soil, Special Volume 1971 : 361-374.
- **Blanc P.** 2002. Etre plante à l'ombre des forêts tropicales. Nathan, Paris.
- **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, Sonké B, Hardy OJ, Simo M, Taedoumg H, Nguembou CK.** 2011. Do plant families with contrasting functional traits show similar patterns of endemism ? A case study with Central African Orchidaceae and Rubiaceae. Biodiversity and Conservation 20 : 1507–1531.
- **Gillet JF, Doucet JL.** 2012. A commented checklist of woody plants in the Northern Republic of Congo. Plant Ecology and Evolution, 145 : 258-271.
- **Guillaumet JL.** 1967. Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas-Cavally (Côte d'Ivoire). ORSTOM, Paris.
- **Hawthorne WD.** 2013. Six new *Pavetta* (Rubiaceae), including three 'litter-bin' species from the evergreen forests of Western Africa. Kew Bulletin, 68 : 559-577.
- **Joppa LN, Roberts DL, Pimm SL.** 2010. How many species of flowering plants are there ? Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences, 278 : 554-559.
- **Lachenaud O.** 2013. Le genre *Psychotria* (Rubiaceae) en Afrique occidentale et centrale : taxonomie, phylogénie et biogéographie. Vol. I-III. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles.
- **Lachenaud O, Jongkind CCH.** 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, Stévart T, Ikabanga D, Ngagnia Ndjabounda EC, Walters G.** 2013. 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.
- **Lemaire B.** 2011. Diversity and Evolution of Bacterial Endosymbionts in Leaf Nodulated Angiosperms. Thèse de Doctorat, Katholieke Universiteit 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.
- **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. *In* Coetzee JA. (ed.) ; Palaeoecology of Africa and the surrounding islands, vol. 18. AA Balkema, Rotterdam, pp. 307–334.
- **Maley J.** 1996. The African rainforest : main characteristics of changes in vegetation and climate from the Upper-Cretaceous to the Quaternary. *In* Alexander IJ, Swaine MD, Watling R (eds.), Essays on the ecology of the Guinea-Congo rainforest, Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, B, 104 : 31–73.
- **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.
- **Miller I.M.** 1990. Bacterial Leaf Nodule Symbiosis. Advances in Botanical Research, 17 : 163-234.
- **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.
- **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.
- **Poorter L, Bongers F, Kouame FN, Hawthorne WD.** 2004. Biodiversity of West African Forests : An Ecological Atlas of Woody Plant Species. CABI Publishing, Oxford.
- **Robbrecht E.** 1996. Geography of African Rubiaceae with reference to glacial rain forest refuges. *In* van der Maesen LJG, van der Burgt XM & van Medenbach de Rooy JM (eds.), The biodiversity of African plants. Kluwer, Dordrecht, pp. 564–581.
- **Sosef MSM.** 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 MSM.** 1996. Begonias and African rain forest refuges : general aspects and recent progress. *In* van der Maesen LJG, van der Burgt XM & van Medenbach de Rooy JM (eds.), The biodiversity of African plants. Kluwer, Dordrecht, pp. 602–611.

- **Steyermark JA.** 1972. Rubiaceae. *In* Maguire B (ed.) The botany of the Guayana Highland - Part IX. Memoirs of the New York Botanical Garden, 23, pp. 227-832.
- **van Hove C.** 1975. Bacterial leaf symbiosis and nitrogen fixation. *In* Nutman PS (ed.) Symbiotic nitrogen fixation in plants. International Biological Programme, vol. 7. Cambridge University Press, pp. 551-560.
- **van Oevelen S, De Wachter R, Vandamme P, Robbrecht E, Prinsen E.** 2002. Identification of the bacterial endosymbionts in leaf galls of *Psychotria* (Rubiaceae, Angiosperms) and proposal of '*Candidatus Burkholderia kirkii*' sp. nov. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 52 : 2023-2027.
- **van Oevelen S, De Wachter R, Robbrecht E & Prinsen E.** 2003. Induction of a crippled phenotype in *Psychotria* (Rubiaceae) upon loss of the bacterial endophyte. Bulgarian Journal of Plant Physiology, Special Issue 2003 : 242-247.
- **Verdcourt B.** 1976. Flora of Tropical East Africa. Rubiaceae (part 1). Whitefriars Press, London.
- **Verdcourt B.** 1989. Rubiaceae. *In* Launert E. (ed.), Flora Zambesiaca, Vol. 5(1). Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 1-210.
- **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. UNESCO, Paris.
- **Zimmermann A.** 1902. Ueber bakterienknoten in der Blättern einiger Rubiaceen. Jahrbucher für Wissenschaftliche Botanik, 37 : 1-11.
- **Zona S, Christenhusz MJM.** 2015. Litter-trapping plants : filters-feeders of the plant kingdom. Botanical Journal of the Linnean Society, 179 : 554-586.