

**Taxonomie du genre *Craterispermum* Benth.
(Gentianales – Rubiaceae)
en Afrique continentale**

Méthodologie de révision taxonomique chez les Angiospermes

Hermann E. Taedoumg



**Taxonomie du genre *Craterispermum* Benth.
(Gentianales – Rubiaceae) en Afrique continentale**

Méthodologie de révision taxonomique chez les Angiospermes

H. Taedoumg



Volume 20 (2020)



une série de manuels
dédiés au renforcement des capacités
en Taxonomie et
en Gestion des collections



Belgium
partner in development

Éditeurs

Yves Samyn – Zoologie (non africaine)

Curateur de la Collection des Invertébrés
Institut royal des Sciences naturelles de Belgique
Rue Vautier 29, 1000 Bruxelles, Belgique
yves.samyn@sciencesnaturelles.be



Didier Van den Spiegel – Zoologie (africaine)

Chef de service de la Gestion des Collections
et des Données biologiques
Musée royal de l'Afrique centrale
Chaussée de Louvain 13, 3080 Tervuren, Belgique
dvdspiegel@africamuseum.be



Jérôme Degreeef - Botanique

Directeur scientifique
Jardin botanique de Meise
Nieuwelaan 38, 1860 Meise, Belgique
jerome.degreeef@botanicgardenmeise.be



Instructions aux auteurs

<http://www.abctaxa.be>

Photo de couverture : *Craterispermum cerinanthum* collecté au lac Tissongo dans la réserve de faune de Douala-Edéa sur le littoral camerounais (crédit photographique : H. Taedoumg).

Photo de faux titre : Dr. L. Zemagho, Dr. H. Taedoumg et Prof. B. Sonké en pleine séance de pressage d'échantillons botaniques dans le Parc national de Nki à l'extrême est du Cameroun (crédit photographique : V. Droissart).

Volume édité par le Service des Publications scientifique de l'IRSNB
Relecture et mise en page : Charlotte Gérard (IRSNB) et Kristiaan Hoedemakers (IRSNB)
Imprimé par Peeters (Belgique) sur papier FSC

ISSN 1784-1283 (hard copy); ISSN 1784-1291 (on-line pdf)
ISBN 978-9-0732-4247-0 (version imprimée); ISBN 978-9-0732-4248-7 (pdf en ligne)
D/2020/0339/2 (version imprimée); D/2020/0339/3 (pdf en ligne); NUR 910

© CEBioS, Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, 2020
Rue Vautier 29, 1000 Bruxelles – www.naturalsciences.be

Toute traduction ou reproduction est soumise à la loi en vigueur sur le droit d'auteur. La copie ou la reproduction de ce livre par quelque méthode que ce soit, et ce incluant la photographie, le film, la bande magnétique, le CD ou tout autre moyen, est considérée comme une infraction punissable par la loi en vertu de l'Acte du 11 mars 1957 sur le droit d'auteur. Exception faite de toute entreprise non commerciale à visée éducative, la reproduction d'une partie ou de la totalité de l'ouvrage n'est autorisée qu'avec l'accord écrit du Service des Publications de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique.

Taxonomie du genre *Craterispermum* Benth. (Gentianales – Rubiaceae) en Afrique continentale

Méthodologie de révision taxonomique chez les Angiospermes



Hermann E. Taedoumg

Département de Biologie et de Physiologie végétales,
(Faculté des Sciences, Université de Yaoundé 1)

B.P. 812 Yaoundé, Cameroun

et

Bioersity International

B.P. S/C IITA -2008 Messa – Yaoundé, Cameroun

E-mail : taedoumghe@yahoo.fr ; H.TAEDOUMG@cgiar.org

Résumé

Ce travail fournit une information taxonomique détaillée sur la famille des Rubiaceae, par le biais de la révision du genre *Craterispermum* en Afrique continentale. Il constitue parallèlement un guide méthodologique illustré pour une révision taxonomique chez les Angiospermes, décrivant étape par étape les différents aspects et composantes d'une telle révision, tant sur le terrain que dans les herbiers. Quinze espèces et 5 variétés sont reconnues au sein des *Craterispermum* sur le continent africain. La révision des représentants africains de *Craterispermum* met en lumière 7 nouvelles espèces et 3 nouvelles variétés. Au niveau générique, les spécimens sont assez aisément reconnaissables. La reconnaissance des espèces et des variétés est plus délicate. Les principaux caractères distinctifs sont de type végétatif (stipules, jeunes rameaux, feuilles) et inflorescentiel. L'analyse du complexe d'espèces difficilement distinguables constitué de *Craterispermum cerinanthum*, *C. laurinum* et *C. schweinfurthii* indique que *C. laurinum* est identifiable tant par ses caractères que par sa distribution confinée à l'ouest du domaine haut-guinéen. La confusion entre *Craterispermum cerinanthum* et *C. schweinfurthii* reste assez accentuée en Afrique centrale où les spécimens dits typiques se mêlent à de nombreux spécimens atypiques. Le domaine bas-guinéen est reconnu comme étant le principal centre de diversité et d'endémisme du genre en Afrique continentale. Les résultats de ce travail accentuent la nécessité d'établir dans ce genre une phylogénie résolue, qui constitue un élément essentiel et indispensable pour l'interprétation des autres analyses et pour comprendre les modes de spéciation et d'évolution du genre.

Mots-clés

Révision, taxonomie, méthodologie, *Craterispermum*, Rubiaceae

La liste des spécimens d'herbiers étudiés dans le cadre de cette révision est disponible sur le site www.abctaxa.be

Sommaire

1. Introduction.....	9
1.1. Enjeux de la taxonomie pour la conservation de la biodiversité et la réduction de la pauvreté.....	9
1.2. Classification du vivant.....	11
1.2.1. Classification classique.....	11
1.2.2. Classification phylogénétique et importance du moléculaire en taxonomie ..	11
1.3. Notion d'espèce.....	13
1.4. Famille des Rubiaceae.....	15
1.4.1. Caractères généraux des Rubiaceae.....	16
1.5. <i>Craterispermum</i> Benth.....	19
1.5.1. <i>Craterispermum</i> : un potentiel économique non négligeable.....	21
1.5.2. Pourquoi une révision du genre <i>Craterispermum</i> ?.....	22
2. Méthodologies.....	25
2.1. Collectes sur le terrain et conditionnement des échantillons.....	25
2.2. Établissement d'un camp de base.....	31
2.3. Travail en herbier, regroupement morphologique et traitement taxonomique....	31
2.4. Coupes et dissections.....	34
2.5. Acetolyse des pollens.....	35
2.6. Dessins botaniques.....	36
2.7. Clé d'identification.....	37
2.8. Citation des spécimens.....	37
2.9. Biogéographie.....	38
2.10. Conservation.....	39
2.11. Publication de nouveaux taxons et typification.....	39
3. Résultats et discussion.....	43
3.1. Caractères généraux des espèces du genre <i>Craterispermum</i>	43
3.1.1. Port.....	43
3.1.2. Jeunes rameaux.....	43
3.1.3. Feuilles.....	44
3.1.4. Stipules.....	46
3.1.5. Collètes.....	47
3.1.6. Inflorescences.....	48
3.1.7. Fleurs.....	51
3.1.8. Pollens.....	54
3.1.9. Hétérostylie.....	59
3.1.10. Fruits.....	61
3.1.11. Graines.....	62
3.1.12. Habitat.....	64
3.2. Taxonomie.....	65
3.2.1. Le genre <i>Craterispermum</i>	66
3.2.2. Clés de détermination des espèces.....	67
3.2.3. Description des taxons.....	71
3.3. Analyse du complexe <i>Craterispermum cerinanthum</i> , <i>C. laurinum</i> et <i>C. schweinfurthii</i>	132
3.3.1. <i>Craterispermum laurinum</i>	132
3.3.2. <i>Craterispermum schweinfurthii</i> – <i>C. cerinanthum</i>	133

3.4. Qualité des espèces	135
3.5. Biogéographie	136
3.5.1. Richesse spécifique	137
3.5.2. Endémisme du genre <i>Craterispermum</i> en Afrique continentale	138
3.5.3. Distribution en fonction des refuges forestiers	140
3.5.4. Distribution phytogéographique.....	141
3.5.5. Origine du genre et présence des espèces sur les îles	143
3.6. Usages	143
4. Perspectives et hypothèses phylogénétiques.....	145
Glossaire	147
Bibliographie.....	157
À propos de l'auteur.....	167
Index des noms scientifiques	169

1. Introduction

1.1. Enjeux de la taxonomie pour la conservation de la biodiversité et la réduction de la pauvreté

Les conclusions de la conférence des Nations unies de Rio de Janeiro de 1992 stipulent que la biodiversité concerne la variabilité des organismes vivants de toute origine, y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et aquatiques, et les complexes écologiques dont ils font partie. La biodiversité est donc à la base du bon fonctionnement des écosystèmes qui assurent les biens et services essentiels à la subsistance de l'humanité. Les ressources naturelles ont toujours été utilisées pour satisfaire les besoins primordiaux des communautés, non seulement pour fournir des denrées alimentaires, du bois de chauffage et des matériaux de construction, mais aussi pour permettre le développement économique (à petite et à grande échelle), social et culturel des peuples (Taedoumg *et al.* 2018). Les zones qui regorgent d'une biodiversité riche ont généralement tendance à se fondre dans la masse de celles dont la population compte parmi les plus pauvres du monde (Roe *et al.* 2011). En effet, la majorité des populations pauvres en Afrique subsaharienne et à travers le monde provient des milieux ruraux et dépend directement de l'agriculture et de l'accès aux ressources naturelles pour sa survie (fig. 1). Ces ressources sont loin d'être suffisantes pour relever les défis de ces pays en voie de développement, d'autant plus que la croissance démographique y semble effrénée, sans compter les effets du changement climatique et des catastrophes naturelles qui y sont associés (Roe *et al.* 2011). La perte de biodiversité bouleverse les écosystèmes et les rend plus vulnérables aux perturbations environnementales, et donc moins à même d'assurer les services dont l'humanité a besoin pour sa survie. La connaissance et la conservation des écosystèmes tropicaux pour une utilisation durable de ces ressources constituent dès lors des enjeux impératifs (Myers *et al.* 2000 ; Linder 2001 ; Stévant 2003 ; Sonké *et al.* 2006 ; Lee & Neves 2009). L'appréhension de cette conservation se fait de nos jours, et de plus en plus, dans un esprit multidisciplinaire. Dans cette optique, la systématique, et plus précisément la taxonomie des plantes, a certainement son rôle à jouer.

La taxonomie peut être définie comme la science de la découverte, la description, la nomenclature et la classification des organismes. Cette discipline a été récemment remise en valeur par la crise de la biodiversité et la nécessité exprimée de la conserver. Elle est très souvent perçue à tort comme une science désuète, obsolète et quasi inutile dans sa conception. La taxonomie, celle des révisions et qui permet de décrire de nouvelles espèces, est de nos jours négativement perçue. Ce qui semble plus accepté, c'est de poser des problématiques établies sur des métadonnées taxonomiques et de produire de grands et complexes arbres phylogéniques. Cette « ancienne » taxonomie est pourtant toujours d'une grande importance et se vérifie aisément sur des plateformes comme la World Checklist des Rubiaceae (Davis *et al.* 2009 ; Govaerts *et al.* 2018 ; <https://wcsp.science.kew.org/> ou IPNI [International Plant Names Index] ; <https://www.ipni.org/>), où de nombreuses nouvelles espèces décrites en Afrique sont enregistrées chaque année. Plusieurs initiatives politiques et scientifiques l'associant entre autres à la

biologie moléculaire, telles que le projet code-barres ADN, lui ont fait une promotion considérable et ont permis une prise de conscience internationale sur sa légitimité et son importance. Dans les années 2000, au Royaume-Uni, plusieurs rapports et de nombreuses directives scientifiques et politiques de haut niveau ont souligné le rôle fondamental que la taxonomie joue dans la conservation et ont appelé à plus de considération des sciences taxonomiques et systématiques (NRC 1995 ; House of Lords 2002 ; The Royal Society 2003).

La dynamique de la taxonomie se résume en cette question : peut-on efficacement conserver une ressource, sans en faire un inventaire plus ou moins exhaustif ? L'aptitude à identifier les organismes est en effet essentielle à leur gestion. En clair, la taxonomie doit être au cœur des problèmes de conservation des ressources naturelles, d'autant plus que les listes d'espèces utilisées pour la planification de la conservation (évaluations des menaces pesant sur les espèces, richesse spécifique, espèces protégées) sont souvent également employées pour déterminer quelles espèces devraient être au centre des actions de conservation (Mace 2004). L'intérêt de la conservation pour la taxonomie est d'autant plus sensible que, selon le concept de l'espèce employé, un groupe peut sembler plus menacé que les autres, et ainsi recevoir une plus grande attention, notamment financière (Garnett & Christidis 2017).



Fig. 1. Vue partielle du massif forestier de Ngovayang (Cameroun), un hotspot négligé de Rubiaceae et d'Orchidaceae en Afrique centrale.

La conservation passe aussi par la compréhension des processus historiques de mise en place et d'évolution de la végétation, car le maintien de la diversité spécifique et génétique dépend certainement de ces derniers facteurs. L'essor considérable des techniques de la biologie moléculaire et le développement des plateformes technologiques, telles que les plateformes de séquençage, de génotypage ou encore de cytogénétique ont pris une place importante dans le domaine de la conservation, par le développement d'outils d'étude toujours plus efficaces (par exemple : la plateforme de séquençage et de génotypage en Auvergne, GENTYANE-INRA ; le réseau des plateformes du Grand Ouest en sciences du vivant et de l'environnement). L'histoire des espèces peut en effet être retracée à partir de l'histoire de leurs gènes. Il s'agit en définitive de recueillir et d'intégrer des informations en provenance de différentes sources, de différentes disciplines, pour la formulation de stratégies de conservation efficaces à court et à long terme.

1.2. Classification du vivant

1.2.1. Classification classique

La diversité du monde vivant met généralement les biologistes à l'épreuve du regroupement. La classification linnéenne ou classique propose un rangement dans lequel le vivant est classé selon un ordre prédéfini autour de 7 niveaux hiérarchiques (règne, embranchement, classe, ordre, famille, genre, espèce) ; un choix de caractères morphologiques discriminants étant à la base de cette classification. Cette approche permet de faire un rangement systématique des organismes vivants à partir de partitions de caractères morphologiques qualitatifs (présence/absence) et/ou quantitatifs (valeur numérique) (Reymond 2007 ; Harry 2008).

Depuis Darwin et *L'Origine des espèces* en 1859, l'évolution des êtres vivants au cours du temps a été établie et stipule que les espèces évoluent et transmettent leurs caractères d'une génération à la suivante. La classification du vivant se devait donc de prendre en compte l'évolution des espèces, mécanisme pilier de la diversité des êtres vivants (Reymond 2007). Ainsi, la classification classique présente l'inconvénient principal de ne pas toujours pouvoir laisser transparaître l'évolution des espèces (Cracraft 1983, 1989). Dans ce contexte, les biologistes systématiciens organisent la diversité des espèces (actuelles et éteintes) en prenant en compte le cours historique de leur descendance, c'est-à-dire leur phylogénie.

1.2.2. Classification phylogénétique et importance du moléculaire en taxonomie

La classification phylogénétique, contrairement à la classification classique, a pour but de classer le vivant en prenant en compte la filiation entre les organismes (Reymond 2007). Les espèces ne sont plus alors considérées comme des entités indépendantes classées par exemple dans des genres, familles, ou ordres, mais comme les éléments interconnectés et indissociables d'un arbre phylogénétique, c'est-à-dire suivant leur appartenance à une lignée évolutive.

Les arbres phylogénétiques constituent une excellente manière de schématiser, de visualiser et d'interpréter les relations de parenté entre organismes. Un arbre se constitue de nœuds et de branches. Les nœuds sont des unités taxonomiques, et peuvent alors être internes ou externes. Les branches définissent quant à elles la relation entre les unités taxonomiques en termes de filiation (Harry 2008). La construction d'un arbre repose sur l'étude de séquences de nucléotides (ADN et ARN) ou d'acides aminés (Reymond 2007). Il est préalablement nécessaire et important d'avoir des caractères comparables entre tous les taxons soumis à l'analyse. C'est-à-dire que les caractères analysés doivent être morphologiquement assez proches pour être comparés ; ils sont alors dits homologues. On part ici du principe que la similitude observée vient du fait que les caractères découlent d'un même ancêtre et qu'ils auraient subi des modifications de générations en générations (Lopez *et al.* 2002).

Généralement, trois étapes sont nécessaires à la mise en œuvre d'un arbre en phylogénétique moléculaire. Il s'agit tout d'abord de la collecte du matériel adéquat pour la réalisation de l'étude, habituellement des feuilles fraîches et/ou du cambium rapidement séché au silicagel (voir partie méthodologique) ; ensuite l'extraction, l'amplification et le séquençage des bases en laboratoire conduisant à la construction du jeu de données incluant les séquences d'un ou de plusieurs gènes marqueurs des taxons d'intérêt ; et enfin l'alignement des séquences du jeu de données obtenu dans le but de produire une matrice de positions homologues, c'est-à-dire dérivant chacune d'une position ancestrale commune. Cette étape est réalisée grossièrement au travers d'un programme informatique d'alignement de séquences (BLAST, FASTA, etc.), avant qu'un travail minutieux ne soit engagé pour régler les imperfections diverses.

Tous les botanistes de terrain et amateurs de plantes connaissent la difficulté de collecter certains échantillons rares et/ou géographiquement difficiles d'accès *in situ*. Dans ce contexte, les spécimens d'herbiers représentent aussi une source inestimable de matériel pour diverses analyses moléculaires (Suda & Travníček 2006 ; Razafinarivo *et al.* 2012), sous réserve :

- 1) de proscrire le passage des échantillons en alcool avant le séchage. En effet, pendant longtemps, il a été de coutume de conserver le matériel d'herbier en provenance du terrain dans de l'alcool. Ceci a pour conséquence de déstructurer les cellules y compris les noyaux et de les rendre inutilisables pour les analyses moléculaires ;
- 2) d'éviter une déshydratation trop lente des feuilles. Dans ce cas, en effet, les noyaux des cellules sont sujets à diverses oxydations conduisant notamment à la dénaturation des bases pyrimidiques et des sucres (Eglington & Logan 1991). La faible vitesse de déshydratation et la mauvaise conservation des spécimens d'herbier peuvent aussi conduire à diverses contaminations (infections bactériennes et/ou fongiques).

Plusieurs méthodes probabilistes peuvent alors entrer en jeu pour la reconstitution phylogénique proprement dite. Ainsi, plus les molécules étudiées ont des séquences semblables, plus le lien de parenté entre les individus portant ces molécules est fort. Autrement dit, les taxons classés dans le même ensemble seront de proches parents évolutifs (Lecointre & Le Guyader 2001). Ils auront

ainsi plus de chances de partager un grand nombre de caractères communs que des espèces phylogénétiquement plus éloignées.

Pour identifier et comprendre la mise en place des aires d'endémisme et de richesse élevée, il est d'usage de procéder à des analyses comparatives des patrons de biodiversité, d'une part entre différents groupes de végétaux (genres, familles, etc.) phylogénétiquement éloignés (par exemple, *Begonia* : Sosef 1994 ; Rubiaceae : Robbrecht 1996a,b ; Caesalpinoideae : Wieringa 1999 , Wieringa & Gervais 2003 ; Orchidaceae : Stévant 2003) et, d'autre part, entre différents niveaux d'organisation de la biodiversité en évaluant la diversité génétique et l'originalité des allèles chez les espèces. Pour cette dernière méthode, la phylogéographie, ou l'étude des liens de parenté entre populations d'une espèce, est une approche intéressante car elle fournit des informations sur le passé démographique et les voies de colonisation des espèces (Heuertz *et al.* 2004 ; Muloko-Ntoutoume *et al.* 2000 ; Petit *et al.* 2003). En plus de l'établissement des liens de parenté entre différents taxons, la phylogénie moléculaire permet également de dater les événements de spéciation et, partant, non seulement d'harmoniser la taxonomie de groupes distincts grâce à l'établissement d'un cadre temporel de référence, mais aussi de comprendre les modalités de diversification des espèces au cours du temps (Delsuc & Douzery 2004).

Cependant, même de nos jours, la recherche taxonomique au niveau du genre et de l'espèce peut être menée sans recours obligatoire aux techniques moléculaires. C'est notamment le cas pour les révisions ou les monographies. Dans de telles études, les caractères comparés sont nombreux et peuvent être morphologiques, anatomiques, palynologiques, écologiques, biochimiques, etc. En fait, l'utilisation croisée de plusieurs types de caractères augmente la qualité des résultats obtenus. Les séquences d'ADN constituent, dans ce contexte, des caractères utilisables au même titre que les autres. Les techniques moléculaires présentent par ailleurs un certain nombre d'inconvénients : 1) elles sont chères et chronophages ; 2) elles nécessitent des feuilles fraîches ou séchées en silicagel, qui sont très souvent indisponibles ; 3) elles se heurtent au fait que le séquençage traditionnel de Sanger ne donne pas beaucoup de résolution au sein des genres. Bien que les techniques modernes telles que le séquençage de nouvelle génération puissent résoudre ce dernier problème, elles créent des demandes bio-informatiques excessives afin d'analyser les énormes quantités de données qui sont générées.

1.3. Notion d'espèce

L'hypothèse que les espèces sont des entités fixistes soutient chaque accord international sur la conservation de la biodiversité, ainsi que les législations environnementales nationales et les efforts des organismes pour sauvegarder les végétaux et les animaux (Garnett & Christidis 2017). Pourtant, la notion d'espèce n'a pas de définition universellement admise et est sujette à différentes interprétations (Bock 2004 ; Reydon 2004). Le concept de l'espèce qui semble *a priori* évident est en réalité très discuté et controversé. Le concept morphologique de l'espèce, qui est le plus intuitif, stipule que les individus appartenant à une

espèce se ressemblent bien plus entre eux qu'ils ne ressemblent à tout autre individu d'une autre espèce (Bray 2009). Cependant, cette définition a montré ses limites : tout d'abord avec la mise en évidence d'espèces difficilement séparables morphologiquement les unes des autres ; et ensuite par l'existence, dans un certain nombre de cas, de formes jeunes et adultes présentant une dissemblance considérable. La notion d'« espèce cryptique » a également été mise à jour et est venue complexifier la définition de l'espèce. En effet, d'une part, si la ressemblance entre deux individus peut indiquer leur appartenance à la même espèce, la non-ressemblance partielle n'indique pas automatiquement la réciproque. D'autre part, les spécimens peuvent se ressembler mais appartenir à des espèces différentes, de sorte que la ressemblance n'indique pas automatiquement l'appartenance à la même espèce.

Cette dernière constatation a conduit à la prise en compte du caractère reproductif. Les individus d'une espèce peuvent se croiser et engendrer des individus semblables à eux-mêmes. Ce concept biologique de l'espèce a été énoncé par Mayr dès 1940. Pour Mayr (1963), une espèce correspond à un ensemble de populations naturelles (constituées d'individus interféconds) isolées, du point de vue de la reproduction, des autres populations/espèces. La notion de « populations reproductivement isolées » n'est pas simple car les situations de « tout ou rien » côtoient de nombreux cas intermédiaires. Si les espèces sympatriques ont la nécessité d'une barrière reproductrice forte et très rapidement mise en place empêchant tout flux de gènes, il n'en est pas de même pour les espèces allopatriques. En effet, l'éloignement géographique naturel suffit à limiter les échanges, mais les barrières reproductives ne sont pas obligatoirement hermétiques. De plus, si la non-fécondité suffit à dire qu'il s'agit d'espèces différentes, l'interfécondité ne permet pas d'affirmer qu'il s'agisse de la même espèce. Le concept biologique qui est, de nos jours, le plus souvent utilisé, constitue finalement une approche peu pratique et complexe, car il est difficile, et dans certains cas impossible, d'effectuer les tests d'interfécondité sur des populations naturelles vivantes. De plus, aucun de ces tests n'est possible sur du matériel d'herbier.

Le concept biologique s'est ensuite étoffé de la dimension écologique, en précisant l'occupation d'une niche écologique spécifique (Mayr 1982 ; Ridley 1993). Les concepts évolutif (Templeton 1989) et phylogénétique (Cracraft 1983, 1989) de l'espèce prennent en compte la notion d'évolution comme caractéristique propre à chaque espèce et considèrent l'espèce comme la plus petite unité de base constituée d'individus partageant les mêmes ascendants et descendants. Comme le concept biologique, les concepts écologique et phylogénétique sont quasi impossibles à étudier sur du matériel d'herbier.

Actuellement, les espèces sont définies par les disciplines « utilisatrices » (Lee 2003). Pour les paléontologues, les espèces disparues sont définies par leur morphologie et à partir d'un jeu de caractères discriminants, tandis que, pour les généticiens, deux espèces sont deux populations incapables de donner entre elles des hybrides féconds. Pour les botanistes, le concept morphologique est toujours le concept privilégié, même si d'autres informations sont désormais souvent considérées pour étayer les descriptions de nouvelles espèces (analyses

moléculaires notamment). C'est ainsi que tout au long de ce travail, les espèces ont été essentiellement définies suivant le concept morphologique encore appelé concept phénétique classique de l'espèce.

Si certains taxons sont clairement définis, d'autres sont plus ambigus, variables, controversés, difficiles à démêler en raison de l'existence de continuité dans les caractères potentiellement discriminants. Pour la délimitation taxonomique, les critères suivants sont habituellement utilisés :

- **l'espèce** est une entité dont les caractères morphologiques quantitatifs et/ou qualitatifs permettent de la différencier clairement des autres et ce, de l'opinion d'un systématicien compétent (Regan 1926 ; Sokal 1973) ;

- **la sous-espèce** correspond, pour l'espèce à laquelle elle appartient, à un faciès géographique, c'est-à-dire à une population géographiquement isolée d'autres populations et morphologiquement différente par un certain nombre de caractères assez significatifs (Stace 1989 ; Stuessy 1990) ;

- **la variété** représente une entité dont les caractères sont assez significativement différents sans être suffisants pour les porter au rang d'espèce ou de sous-espèce et qui ne sont pas strictement géographiquement localisés (Stace 1989).

Quand l'amplitude des caractères discriminants est faible, les différences observées sont généralement traitées comme de la « simple » variabilité.

1.4. Famille des Rubiaceae

La famille des Rubiaceae comprend environ 650 genres et près de 13 100 espèces (Govaerts *et al.* 2018), ce qui la place, après les Asteraceae, les Orchidaceae et les Fabaceae, parmi les plus grandes familles d'Angiospermes. Le genre le plus célèbre et le plus économiquement précieux de la famille est *Coffea* L. Le café est le produit le plus commercialisé au monde après le pétrole (Govaerts *et al.* 2018). Parmi les autres Rubiaceae économiquement importantes, on peut citer *Cinchona officinalis* L. (quinine), *Pausinystalia johimbe* (K. Schum.) Pierre (yohimbine, aphrodisiaque), *Nauclea diderrichii* (De Wild. & T. Durand) Merr. (Bilinga, bois d'œuvre), les espèces de *Genipa* L. (genipapo, boisson), *Calycophyllum* DC. (bois de construction) et *Gardenia* J. Ellis (parfum). La famille contient également certaines des plus belles plantes ornementales tropicales (*Ixora* L., *Gardenia* L., *Mussaenda* L.).

Les Rubiaceae sont une famille cosmopolite ; ce sont des arbres, des arbustes, des lianes ou des plantes herbacées largement répandus dans les régions tropicales, subtropicales et tempérées. La plupart des représentants de la famille sont localisés dans les régions tropicales et subtropicales. Les Rubiaceae y sont présentes dans toutes les strates de la végétation et peuvent parfois représenter jusqu'à 50 % de la biomasse totale du sous-bois, jouant ainsi un rôle écologique important à tous les niveaux (Lejoly 2000). Les Rubiaceae des régions tempérées sont exclusivement des herbacées et le nombre d'espèces de la famille y est limité. Cette famille vaste et taxonomiquement complexe a suscité depuis

quelques décennies un intérêt croissant initié par la publication de « Tropical Woody Rubiaceae » (Robbrecht 1988). Ce texte pionnier donne un aperçu des caractères (surtout morphologiques et anatomiques, mais aussi biologiques et chorologiques) des Rubiaceae ligneuses tropicales, propose une classification du groupe, dresse un inventaire des lacunes de l'époque dans la connaissance de la famille et suggère des pistes pour de futures recherches taxonomiques.

1.4.1. Caractères généraux des Rubiaceae

Les Rubiaceae sont facilement reconnaissables par la combinaison des caractères suivants : feuilles opposées, simples et entières ; stipules interpétiolaires ; corolles actinomorphes à pétales soudés ; ovaire infère ; absence de latex.

1.4.1.1. Organes végétatifs

La tige principale épicotyle, ou axe orthotrope, est rarement solitaire. Le plus souvent, elle porte des ramifications latérales. Cette tige principale peut être lianescente, volubile ou non. L'axe peut porter les inflorescences en dessous de la cime feuillée. Les rameaux secondaires portés par le tronc peuvent ne pas présenter de différenciation morphologique profonde par rapport au tronc lui-même (Hallé 1966).

Les feuilles ont une disposition décussée et un limbe non divisé avec des marges entières (Robbrecht 1988). Le pétiole est rarement nul.

Les stipules sont majoritairement soudées en une structure interpétiolaire de chaque côté des jeunes rameaux, entre les feuilles opposées. Dans bon nombre de cas, les stipules sont essentiellement intrapétiolaires, mais s'étendent à la région interpétiolaire. Les stipules interpétiolaires sont cependant plus fréquentes et peuvent être entières, bifides, multifides, ou engainantes (Robbrecht 1988). Elles peuvent être caduques ou persistantes.

1.4.1.2. Organes reproducteurs

Les Rubiaceae ont des fleurs pour la plupart pentamères ; cependant, la tendance vers la tétramérie est présente dans presque toutes les tribus (Robbrecht 1988). Les fleurs des Rubiaceae sont généralement hermaphrodites, actinomorphes, très rarement zygomorphes (Hutchinson & Dalziel 1931 ; Hallé 1966). La taille des fleurs varie énormément dans la famille et peut aller de quelques millimètres à plusieurs décimètres. Toutefois, les fleurs de taille petite à moyenne sont les plus communes.

La corolle est tubulaire à lobes contortés. Les corolles blanches sont dominantes chez les Rubiaceae, la couleur bleue ou bleuâtre se rencontre chez beaucoup d'herbacées (Robbrecht 1988). Le nombre d'étamines est généralement égal à celui des lobes de la corolle, et les étamines alternent avec lesdits lobes. Elles sont parfois sessiles, mais sont généralement portées sur des filaments distincts qui sont séparés du tube au niveau de la gorge. Pour la plupart, les anthères sont

exsertes, mais elles peuvent aussi être incluses dans le tube corollin (souvent en corrélation avec l'hétérostylie) (Robbrecht 1988).

Le calice a les sépales soudés entre eux généralement en deux parties : une partie basale formée d'un tube parfois très réduit ou absent et une partie supérieure constituée de lobes triangulaires, ovés, de petite ou de grande taille (Robbrecht 1988).

La position infère de l'ovaire est un des caractères importants qui définissent les Rubiaceae et permettent leur reconnaissance en tant que famille. Toutefois, ce caractère n'est pas absolu car il existe des ovaires supères ou semi-supères chez quelques genres (Robbrecht 1988). L'ovaire est généralement biloculaire, mais peut aussi présenter de nombreux locules. Le nombre d'ovules varie de un à plusieurs.

Les fruits sont de forme sphérique, ellipsoïdale, ovoïde ou obovoïde. Leur couleur est variable : rouge, jaune, orange, noire. Quelques fruits de couleur blanche existent chez les *Tricalysia*. Les fruits de couleur bleue sont assez exceptionnels et se trouvent chez les Psychotrieae et les tribus associées. Ce sont généralement des baies, des drupes ou des fruits secs. Les fruits de grande taille (dépassant 5 cm de diamètre) sont rares et visiblement confinés à quelques genres dans la tribu des Gardenieae (Robbrecht 1988). Les fruits de très petite taille (quelques millimètres) sont relativement rares et généralement plus répandus dans les genres herbacés (Robbrecht 1988).

Le nombre de graines par fruit varie de une à plusieurs et la taille de la graine dépend du nombre de graines. Les graines de plus grande taille se rencontrent chez les Gardenieae et varient majoritairement entre 10 et 20 mm. La forme des graines dépend de l'espace interne disponible dans le fruit. Les graines de Rubiaceae sont exotestales (Robbrecht 1988), c'est-à-dire disposant d'une structure tégumentaire constituée d'un exotesta et d'un endotesta. L'endotesta se compose de plusieurs couches de cellules parenchymateuses ; par le développement de l'endosperme en croissance, les couches de l'endotesta sont broyées et aplaties chez les graines matures. L'exotesta est monocouche et assure la protection mécanique de la graine. Les cellules exotestales sont diversement épaissies ou plus rarement parenchymateuses. Dans certains groupes, il y a absence ou quasi-absence du tégument chez les graines matures avec, tout au plus, une fine membrane tégumentaire rudimentaire, généralement décelable entre le péricarpe et l'endosperme, qui assure la protection mécanique de la graine (Robbrecht 1988).

Les fleurs sont le plus souvent pollinisées par les insectes ailés. Les taxons à anthèse nocturne et à longues fleurs comme les Gardenieae sont adaptés respectivement à la pollinisation par les chauves-souris (tube corollaire large) et par des insectes à longue trompe (tube corollaire plus étroit). L'attractivité des fleurs est induite par l'odeur et la couleur de la corolle. Les oiseaux jouent ainsi également un rôle dans la pollinisation des fleurs de couleurs vives (cas des fleurs rouges du genre *Burchellia* R.Br.).

Généralement, les pollens se présentent en grains simples isopolaires, majoritairement 3, aperturés et zono-aperturés (Erdtman 1971 ; Robbrecht 1988).

Plusieurs stratégies adaptatives ont été développées pour assurer la pollinisation croisée : l'hétérostylie, le transfert secondaire du pollen et les fleurs unisexuées. L'hétérostylie est un polymorphisme génétique dans lequel des populations se composent de deux (distylie) ou trois (tristylie) formes de fleurs qui diffèrent par la position du stigmate et des étamines (Barrett 1992). Il y a probablement plus d'espèces hétérostyles dans les Rubiaceae que dans toutes les autres familles d'angiospermes réunies (Anderson 1973 ; Ganders 1979). Chez les Rubiaceae hétérostyles, les fleurs brévistyles (« THRUM ») sont caractérisées par des styles inclus et des anthères exsertes, et les fleurs longistyles (« PIN ») par des anthères incluses et un style exsert. C'est ce que Robbrecht (1988) appelle « hétérostylie complète ».

1.4.1.3. Subdivisions taxonomiques dans les Rubiaceae

Plusieurs découpages de la famille se sont succédé depuis le XIX^e siècle. Mais l'arrivée des techniques d'analyses moléculaires en systématique dans les années 2000 constitue une étape importante dans la compréhension de la famille et les subdivisions s'en sont trouvées assez profondément modifiées. Depuis lors, les analyses de séquences ADN sont associées aux caractères morphologiques dans toutes les classifications. En 2009, plus de 60 études phylogénétiques de différents niveaux taxonomiques ont été recensées chez les Rubiaceae (Bremer 2009).

À la faveur d'une synthèse des études phylogénétiques préexistantes et de leur association à des caractères à tendance évolutive, deux classifications parallèles et concurrentes s'opposent aujourd'hui : 1) Robbrecht & Manen (2006) qui reconnaissent seulement deux sous-familles chez les Rubiaceae (Cinchonoideae et Rubioideae) (fig. 2) ; 2) Bremer & Eriksson (2009) qui établissent une subdivision de la famille en trois sous-familles (Cinchonoideae, Ixoroideae et Rubioideae). Il est cependant nécessaire de signaler que la sous-famille Cinchonoideae telle qu'elle est circonscrite par Robbrecht & Manen (2006) n'est pas monophylétique et que les sous-familles Cinchonoideae et Ixoroideae *sensu* Bremer & Eriksson (2009) ne sont pas supportées par le séquençage de nouvelle génération (Next Generation Sequencing) (Rydin *et al.* 2017). En effet, dans une analyse récente comparant des structures établies à l'aide d'informations phylogénétiques d'origine mitochondriale aux résultats précédents basés essentiellement sur les données

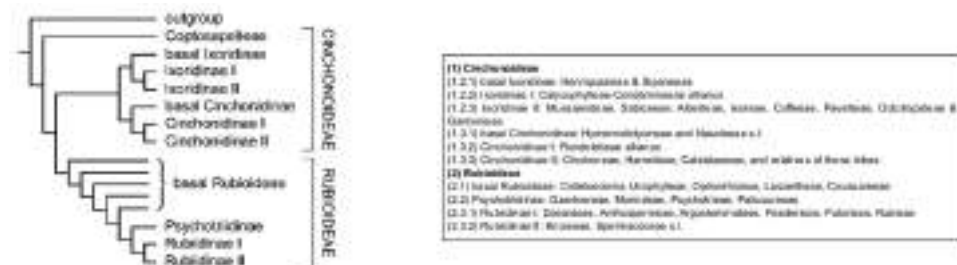


Fig. 2. Arbre phylogénétique de la famille des Rubiaceae (Robbrecht & Manen 2006).

Tableau 1. Caractères distinctifs des Cinchonoideae et des Rubioideae (Robbrecht & Manen 2006).

Caractères	Cinchonoideae <i>sensu lato</i>	Rubioideae
Port	majoritairement ligneux ^(a)	ligneux ou herbacé ^(b)
Cristaux d'oxalate de calcium	majoritairement cristaux de sable et rarement raphides	raphides
Trichomes d'indumentum extérieur	majoritairement de type cylindrique	majoritairement de type articulé
Estivation des lobes corollaires	variable (contorté, imbriqué, valvaire)	majoritairement valvaire
Biologie florale	transfert secondaire du pollen (chez certains membres des Ixoroideae s.s.)	hétérostylie (extrêmement rare chez les Cinchonoideae s.l.)
Accumulation de l'aluminium	seulement chez quelques représentants	fréquente et intense
Composés chimiques	iridoïdes et alcaloïdes indolés	anthraquinones
Niveau de ploïdie	majoritairement 2x et 4x	niveau de ploïdie élevé pas rare

^(a) si herbacée, très rarement annuelle (quelques espèces dans les genres *Sipanea* Aubl. et *Limnosipanea* Hook.f.

^(b) annuelles très fréquentes.

chloroplastiques, Rydin *et al.* (2017) ont contribué à démontrer que la phylogénie de la famille des Rubiaceae était encore loin d'être résolue.

Les Rubioideae se distinguent des Cinchonoideae par des caractères liés au port, à la biologie florale, à la faculté d'accumuler l'aluminium, à la présence de divers composés chimiques, etc. (tableau 1).

1.5. *Craterispermum* Benth.

Le genre *Craterispermum* a été décrit à partir d'une seule espèce [*C. laurinum* (Poir.) Benth.] (Bentham 1849) avec comme spécimen type « *Poiret* s.n. [P00553429] ». Ce spécimen avait été par le passé identifié et décrit comme étant *Coffea laurina* Poir. (Lamarck 1811).

C'est la forme généralement creuse des graines de *Craterispermum* à maturité qui lui a valu son nom (étymologie : *crater* = creux et *spermum* = graine).

La position taxonomique du genre *Craterispermum* au sein de la famille des Rubiaceae a de tout temps été problématique. Cependant l'hypothèse la

plus acceptée aujourd'hui place le genre dans la tribu monogénérique des *Craterispermeae* (Robbrecht & Manen 2006 ; Razafimandimbison *et al.* 2008 ; Bremer & Eriksson 2009) qui appartient à la supertribu des *Psychotriidinae* (Robbrecht & Manen 2006). La supertribu des *Psychotriidinae* est caractérisée par un port essentiellement ligneux, des inflorescences principalement terminales, 1(-2) ovules par locule et des fruits à prédominance charnue (drupes).

Le genre *Craterispermum* est distribué en Afrique tropicale continentale, dans les îles du golfe de Guinée (Annobon, São Tomé et Príncipe) et dans les îles de l'océan Indien (Madagascar et Seychelles) (Robbrecht 1988 ; Taedoumg *et al.* 2011 ; De Block & Randriamboavonjy 2015 ; Razafimandimbison *et al.* 2017).

Craterispermum se distingue au sein des *Rubiaceae* par ses inflorescences souvent très compactes, axillaires et disposées par paires au niveau des nœuds. L'ovaire est à deux loges comportant chacun un seul ovule. Le fruit charnu contient une seule graine (un seul ovule se développe alors que le second avorte) de forme plus ou moins sphérique et généralement cratériforme. Ces graines possèdent un tégument spécial, discontinu avec des cellules isolées présentant des épaissements sur les bords (Igersheim 1992). L'accumulation de l'aluminium dans les parties végétatives, caractéristique chez *Craterispermum* (Jansen *et al.* 2000a), est révélée dans le matériel sec par une teinte jaune ou vert-olive.

Les caractères listés ci-dessus rendent les espèces du genre *Craterispermum* assez aisément reconnaissables au niveau générique. Cependant, les nombreuses similitudes morphologiques au sein du genre rendent très difficile l'établissement des frontières taxonomiques. Hormis quelques flores locales telles que *Flora Zambesiaca* (Verdcourt 1989), *Flora of Tropical East Africa* (Verdcourt 1976), et quelques traitements sommaires, notamment les checklists (par exemple : Aubréville 1959 ; Sosef *et al.* 2006 ; Figueiredo 2005), il n'existe aucune étude qui couvre toute l'aire de distribution du genre. Les seuls travaux taxonomiques conduits à ce jour dans ce groupe concernent les études succinctes de Verdcourt (1973) et de Robbrecht (1994). La première consiste en une étude synoptique du genre et la seconde traite de l'infra-spécificité d'un taxon. Un nombre important de spécimens a pourtant été collecté à travers le continent africain au cours des deux derniers siècles, mais la majeure partie d'entre eux restaient non ou mal identifiés avant le présent travail.

Comme dans beaucoup de groupes de plantes, l'hétérostylie a tout d'abord été ignorée dans ce genre, ce qui a conduit à la description d'espèces qui ne représentaient, en fait, qu'un polymorphisme génétique et fonctionnel. De Wildeman (1923) a été le premier à évoquer la possible existence de l'hétérostylie chez *Craterispermum* en notant que certaines espèces décrites semblaient très proches et ne différaient que par les caractères naturellement liés à l'hétérostylie.

Après la description du genre *Craterispermum*, Bentham (1849) l'a rapproché sans hésitation de la tribu des *Vanguerieae* en raison de ses inflorescences souvent compactes, axillaires et disposées par paires au niveau des nœuds et de son ovaire biloculaire contenant des ovules solitaires et pendants. Verdcourt (1958), en établissant formellement l'existence de l'hétérodistylie et en se basant sur la présence de raphides, l'exclut de cette tribu et crée alors la tribu monogénérique

des *Craterispermeae* qu'il place au sein de la sous-famille des *Rubioideae* près des *Urophyllaeae* et des *Psychotrieae*. Robbrecht (1988) propose son retour à une position plus près des *Vanguerieae* et tribus associées. Il argumente ce retour par la présence de fruits contenant seulement un pyrène plus ou moins sphérique avec un endocarpe caractéristique, l'avortement du deuxième ovule au cours de la maturation de l'ovaire (comme dans beaucoup de *Vanguerieae* biloculaires) et l'absence d'enveloppe tégumentaire au niveau de la graine. Il pense donc que les *Craterispermeae* devraient être maintenus comme tribu monogénérique, mais dans la sous-famille des *Antirheoideae* nouvellement créée. Bremer & Manen (2000), dans une étude phylogénétique et une redéfinition de la sous-famille des *Rubioideae* en 16 tribus, y ramènent les *Craterispermeae*. Robbrecht & Manen (2006) confirment ce retour aux *Rubioideae* lors de leur restructuration de la famille en deux : *Craterispermum* ferait, selon eux, désormais partie de la grande sous-famille des *Rubioideae* et serait étroitement lié aux *Schradereae* et aux *Morindeae*. Ces auteurs n'arrivent cependant pas à se prononcer sur son statut tribal monogénérique et envisagent alors l'hypothèse du classement de *Craterispermum* comme une sous-tribu au sein de la tribu des *Morindeae*. Une autre étude phylogénétique (Razafimandimbison *et al.* 2008) indique que *Craterispermum* serait très proche des *Prismatomerideae*. Cependant, du fait de l'absence de traits morphologiques évidents pour soutenir cette relation, ces auteurs maintiennent prudemment le statut tribal de *Craterispermum*.

Sur un plan pratique, le matériel d'herbier de *Craterispermum* est souvent pauvre et ne porte généralement que des inflorescences résiduelles ; les fleurs sont fugaces et les fruits mûrs ne restent pas longtemps sur la plante, probablement mangés par les mammifères ou les oiseaux frugivores (Taedoumg *et al.* 2011). De plus, en raison de la structure compacte des inflorescences, les fleurs et les fruits tombent facilement pendant la collecte, le pressage, le séchage et le montage en herbier. Tout ceci rend difficile la description de nouveaux taxons dans le genre (Taedoumg & Hamon 2013).

1.5.1. *Craterispermum* : un potentiel économique non négligeable

Comme déjà souligné, de nombreuses populations pauvres vivent dans les zones rurales des pays en développement et dépendent directement ou indirectement de l'écosystème et de la biodiversité locale pour leur subsistance au quotidien. Dans ces régions, les éléments de biodiversité (par ailleurs souvent abondants) sont généralement disponibles et pour la plupart librement accessibles. Ces éléments représentent des mesures de dernier recours, par exemple en période de mauvaises récoltes, en tant que pourvoyeurs naturels de services de santé dans les « déserts » médicaux et en tant que source substantielle de revenus (Roe *et al.* 2011 ; Taedoumg *et al.* 2018).

Ainsi, les applications de *Craterispermum* en médecine traditionnelle sont nombreuses. En effet, les notes des collecteurs ainsi que diverses études ethnobotaniques rapportent que les différentes parties végétatives sont utilisées de façon empirique par les populations africaines dans le traitement de la toux, des douleurs gastriques, du paludisme, de la diarrhée, des maladies vénériennes

ou encore des parasites intestinaux. Il serait aussi un cicatrisant avéré et un aphrodisiaque (Jansen *et al.* 2005). Une étude phytochimique sommaire menée en Sierra Leone a d'ailleurs montré une bonne activité antimicrobienne des extraits de feuilles et d'écorces de *Craterispermum laurinum* sur *Escherichia coli* et *Staphylococcus aureus* (Koroma & Ita 2009). La présence de molécules d'intérêt pharmaceutique est fréquente dans la famille des Rubiaceae : plusieurs composés bioactifs (alcaloïdes, terpenoïdes, tannoïdes) sont signalés dans la famille (Hallé 1970 ; Bouquet & Debray 1974 ; Malaisse *et al.* 1979 ; Kaboré *et al.* 1998 ; Ouédraogo *et al.* 1998 ; Karou *et al.* 2011) dont certains ont des vertus thérapeutiques particulièrement intéressantes, à l'instar de la quinine (*Cinchona* L.) et de la yohimbine (*Pausinystalia* Pierre ex Beille). Certains genres, comme *Oxyanthus* DC. font depuis quelques années l'objet d'études biochimiques prometteuses (Nkeh-Chungag *et al.* 2010).

Le potentiel économique des espèces du genre *Craterispermum* en tant que plantes hyperaccumulatrices d'aluminium est important. Les populations d'Afrique de l'Ouest synthétisent une teinture jaune brunâtre à partir de *Craterispermum laurinum*. Cette teinture, faite à base d'écorces et de feuilles broyées, est utilisée comme mordant en remplacement de l'alun et est vendue dans les marchés pour teinter le coton dans l'industrie textile artisanale (Jansen *et al.* 2005). D'autre part, il a été démontré que les plantes hyperaccumulatrices ont généralement une concentration en métaux dépassant largement celles du sol (Jansen *et al.* 2000a) et peuvent être utilisées pour réduire la pollution des sols. Dans le futur, le *phytomining* (récolte du métal en utilisant des plantes hyperaccumulatrices) pourrait constituer une alternative « verte » aux mines traditionnelles puisque les récoltes atteignent plus de 36 g d'aluminium par kg de matière végétale (Jansen *et al.* 2005).

1.5.2. Pourquoi une révision du genre *Craterispermum*?

Cette révision s'intègre, comme d'autres par le passé (De Block 1998 ; Stoffelen 1998 ; Sonké 1999 ; Dessein 2003 ; Ntoré 2004 ; Degreef 2006 ; Neuba 2006 ; Nguembo 2008, etc.), dans un projet plus vaste, initié depuis Robbrecht (1988), pour rendre la famille des Rubiaceae plus compréhensible et ainsi favoriser sa prise en considération efficace dans les divers processus de gestion durable des écosystèmes. Il s'agit essentiellement dans ce travail d'établir la délimitation taxonomique au sein du genre *Craterispermum*, sur la partie continentale de l'Afrique. Pour atteindre cet objectif principal, plusieurs objectifs spécifiques sont traités au travers de diverses approches :

a) Une révision taxonomique est exécutée pour mettre en lumière les caractères morphologiques des différentes espèces. Une clé de détermination et le degré de menace de tous les taxons traités sont fournis. Un accent est mis sur le complexe d'espèces constitué de *Craterispermum cerinanthum*, *C. laurinum* et *C. schweinfurthii*. La révision est limitée à l'Afrique continentale et aux îles du golfe de Guinée, les espèces malgaches et seychelloises n'étant pas incluses.

b) Une étude de la biogéographie est entreprise pour localiser le ou les centres de diversité et d'endémisme du genre *Craterispermum* en Afrique continentale. Il est question de contribuer, par de nouvelles données de distribution, au débat sur la localisation et l'origine des zones de forte biodiversité et d'endémisme en Afrique subsaharienne.

2. Méthodologies

2.1. Collectes sur le terrain et conditionnement des échantillons

Les échantillons d'herbier rendent compte de la présence d'un taxon dans un lieu donné, à un moment précis. La valeur de ces échantillons dépend étroitement du soin avec lequel ils ont été récoltés et traités. Il est donc impératif pour le collecteur de produire, autant que possible, les meilleurs échantillons accompagnés de notes de terrain adéquates.

L'équipement de base du récolteur en vue d'études taxonomiques est constitué de :

- presses et sangles extensibles (Fig. 3A-B) ;
- papiers presse ;
- carnet (idéalement imperméable) pour y noter la suite numérique des échantillons collectés et les détails, dont certains, fugaces, ne seront plus visibles sur l'échantillon à l'état sec ;
- crayon ou stylo à encre indélébile résistant à l'humidité ;
- marqueur indélébile pour étiqueter les spécimens directement sur les papiers presse ou les pots ;
- étiquettes à ficelle pour numéroter chaque échantillon ;
- loupe de grossissement pour observer *in situ* certains détails invisibles à l'œil nu (Fig. 3E) ;
- tubes de collecte (pots) pour conserver certains organes ou parties d'organe fragiles en alcool ;
- liquide de préservation (alcool à 70 %) ;
- grands sacs en plastique de collecte (sac poubelle 50 l ou 100 l) pour conserver et porter les échantillons collectés avant le pressage ;
- enveloppes/sachets en papier de petite taille pour collecter les fruits/graines ;
- sachets zip pour conserver et sécher le matériel en silicagel destiné aux analyses moléculaires ;
- ficelles pour maintenir en bloc les herbiers, avant leur mise en alcool dans les sacs en plastique ;
- appareil photo pour capturer des images *in situ* et immortaliser certains détails qui disparaîtraient au séchage ;
- sécateur pour récolter et élaguer de manière esthétique et pratique les parts à presser (Fig. 3C) ;
- instrument GPS (Global Positioning System) pour géolocaliser chaque récolte (Fig. 3F) ;
- machette pour s'ouvrir, au besoin, le passage dans la forêt très souvent inextricable en zone tropicale ;
- dessiccateur comme le gel de silice (ou silicagel) pour sécher rapidement le matériel destiné aux analyses moléculaires (feuilles fraîches, cambium...) ;
- grand sac à dos ou sac en bandoulière pour transporter aisément les outils de terrain et la paire de presses.

Le matériel collecté doit être le plus complet possible. Il faut éviter autant que possible de collecter du matériel endommagé, notamment par les insectes. Le ou les spécimens collecté(s) doivent refléter, autant que faire se peut, la gamme de

variation des caractères de la plante. La collecte de matériel stérile (sans fleurs ni fruits) est déconseillée, en raison de la difficulté d'identification qui pourrait en découler.

Les fruits et/ou fleurs supplémentaires sont placés dans des enveloppes ou dans des pots contenant de l'alcool à 70 % (Fig. 3D). Sont notés dans le carnet de terrain, certains caractères susceptibles de disparaître avec le séchage (couleur, odeur etc.) mais aussi des informations liées à la localité, l'habitat (type de végétation, type de substrat, proximité avec d'éventuels points d'eau), l'altitude et la composition phytosociologique de l'environnement direct. Lorsque cela est possible, il est intéressant de glaner des informations se rapportant aux noms vernaculaires et aux utilisations ethnobotaniques locales de la plante collectée.

Des photos de la plante sont prises sous différents angles de vue avec un accent mis sur les parties fertiles et sur des détails à première vue pertinents et fugaces (Fig. 4A).

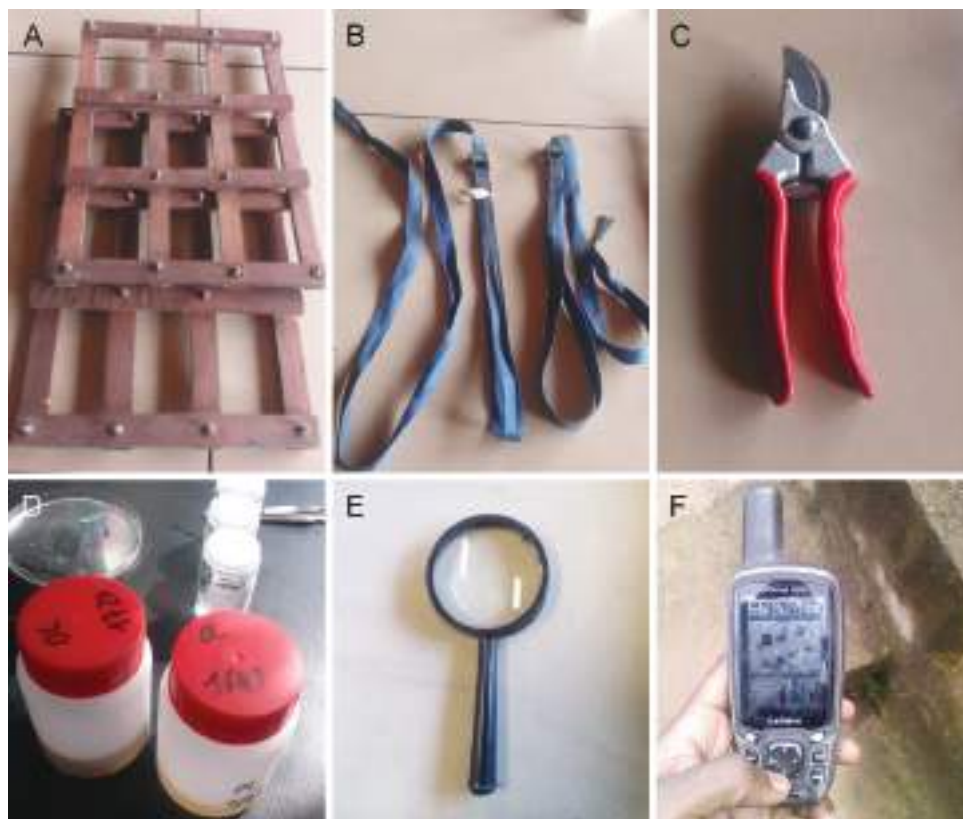


Fig. 3. Exemple de matériel nécessaire à la collecte des échantillons. **A.** Presses pour herbiers. **B.** Sangles extensibles. **C.** Sécateur. **D.** Pots contenant de l'alcool à 70 %. **E.** Loupe de grossissement. **F.** Appareil GPS (Global Positioning System).

Du matériel ligneux (bois) peut aussi être collecté séparément (Fig. 4B). Dans ce cas, il faut prendre soin d'inscrire au marqueur indélébile, sur la section transversale de l'échantillon, un numéro le renvoyant au spécimen d'herbier.



Fig. 4. A. Séance de prise de vues de parties fertiles d'un spécimen avant sa collecte. **B.** Section transversale de tige de *Craterispermum schweinfurthii*.

L'échantillon de plante collecté est étalé dans un papier journal et élagué délicatement au sécateur, en gardant à l'esprit qu'il finira fixé sur une planche d'herbier (270 x 240 mm généralement) (Fig. 5A). Sa disposition doit mettre en évidence le maximum de caractères potentiellement discriminants. Pour les feuilles, les faces inférieure et supérieure du limbe doivent être exposées dans le même plan pour une meilleure observation comparative. Dans le cas de taxons à très gros fruits, il est indiqué d'ouvrir longitudinalement ou transversalement le fruit en deux parties égales. Cette coupe permet une observation directe de l'intérieur du fruit mais aussi une facilitation du séchage surtout en cas de fruit charnu.

Les échantillons sont ensuite numérotés soit directement sur le papier journal grâce à un marqueur indélébile, soit à l'aide d'étiquettes à fil accrochées sur les spécimens. La suite numérique est le code généralement utilisé et constitué des initiales du collecteur et d'un chiffre, qui définissent un numéro unique. Chaque numéro est mis en correspondance avec une description succincte de l'échantillon transcrite dans le carnet de terrain. À cette description sont associés le nom de la localité et les coordonnées géographiques de l'endroit où la plante a été collectée. Le matériel collecté doit idéalement être pris en charge immédiatement après la collecte pour éviter sa dégradation (Fig. 5C). Mais ceci pose généralement un problème pratique. En effet, déployer le dispositif de pressage à chaque spécimen collecté est assez contraignant. Une option consiste à regrouper les spécimens collectés dans un sac poubelle (100 l) (Fig. 5B) et de ne les presser que lorsque 3 à 5 échantillons ont été récoltés.

Si possible, jusqu'à 6 parts du même échantillon, appelées « duplicata », sont réalisées. Les séries sont pressées à l'aide de presses et de sangles extensibles (deux jours sous presse au minimum). Les parts collectées seront destinées aux dépôts dans différents herbiers afin d'assurer le meilleur accès possible au

spécimen, lui donnant plus de chance d'être utilisé et identifié par les botanistes à travers le monde.

En l'absence de dispositif de séchage sur le terrain, au bout de 50 à 60 numéros collectés, les échantillons sont sortis des presses, fixés ensemble à l'aide de ficelles et disposés dans des sacs poubelles de 100 l. Ces échantillons sont arrosés d'alcool à 50 %, puis fermés le plus hermétiquement possible afin d'en assurer la conservation (Fig. 5D). Cette imprégnation à l'alcool a l'avantage de conserver les échantillons ayant tendance à moisir ou à pourrir. Au retour du terrain, les échantillons sont directement mis à sécher au four à feu très doux. C'est l'occasion de faire les derniers ajustements dans la position, la forme et la taille des échantillons pressés, car une fois secs, toute tentative de modification endommagerait l'échantillon (Fig. 5E). Il convient cependant de rappeler que l'ajout d'alcool aux spécimens d'herbier détruit leur ADN et les rend inutilisables pour des études moléculaires ultérieures.

Le silicagel (ou gel de silice) a la capacité de déshydrater rapidement la matière végétale (feuilles, cambium) destinée aux analyses moléculaires. Un fragment de chaque échantillon collecté est disposé dans une enveloppe, elle-même placée dans un sachet en plastique hermétique (sachet zip) contenant du silicagel. Sur chaque enveloppe est noté le numéro de collecte unique composé des initiales du récolteur et d'un numéro (Fig. 6A). Ce code correspond à l'échantillon d'herbier du même individu déjà pressé afin de permettre la mise en concordance des spécimens d'herbier et des échantillons en silicagel. Cette disposition permet par ailleurs de moins charger les enveloppes avec des informations déjà marquées dans le carnet de récolteur au moment de la mise en herbier des spécimens.

Pratiquement, les feuilles fraîches et matures constituent les échantillons idéaux. Leur nervure principale est éliminée et les deux côtés du limbe sont découpés en petites tranches. Pour chaque individu, la surface de tissu à récolter doit atteindre au minimum 5 cm² (Fig. 6A).

Le matériel est ensuite placé dans une enveloppe en papier qui sera annotée. Plusieurs enveloppes peuvent être disposées dans un même sachet zip préalablement rempli de silicagel. Le sachet en plastique doit être fermé hermétiquement afin de prévenir l'absorption d'humidité ambiante par le silicagel qui entraînerait un mauvais séchage de l'échantillon (Fig. 6B). Une mauvaise déshydratation ou une déshydratation trop lente du matériel végétal peut conduire à une oxydation et à une altération de l'ADN, notamment des bases pyrimidiques, et des sucres (Eglington & Logan 1991). Le taux d'humidité des échantillons doit donc absolument être suivi dans le temps. Chaque soir, en rentrant de la journée de terrain, le silicagel de chaque sachet en plastique (qui aura changé de couleur, signe qu'il aura absorbé l'humidité des échantillons) doit être remplacé. Le silicagel usagé sera remplacé par du silicagel neuf ayant la couleur initiale (Fig. 6B). L'opération sera répétée autant de fois que nécessaire, c'est-à-dire jusqu'à ce que le silicagel dans le sachet ne change plus de couleur, attestant que le matériel végétal est alors parfaitement sec.



Fig. 5. A. Mise évidence des éléments d'un échantillon au cours du pressage. B. Matériel fraîchement collecté disposé dans un sac poubelle en attente de pressage. C. Séance de pressage à Small Masaka dans les Rumpi Hills, Cameroun. D. Séance d'imprégnation des spécimens pressés à l'alcool à brûler. E. Préparation des échantillons en provenance du terrain avant leur mise en four à l'Herbier national du Cameroun.



Fig. 6. **A.** Morceaux de feuilles fraîches préparées pour mise en silicagel dans une enveloppe en papier préalablement annotée. **B.** Sachets zip avec silicagel contenant du matériel végétal destiné aux analyses moléculaires (à droite : silicagel sec ; à gauche : silicagel ayant absorbé l'humidité des feuilles et devant être régénéré). **C.** Séance de régénération de silicagel sur un camp près de Abong-Mbang dans l'Est du Cameroun. **D.** Camp de collecteurs établi à Bidjouka (massif forestier de Ngovayang au Cameroun).

Le cambium (tissu localisé entre l'écorce et le bois, prélevable à la machette ou au couteau) constitue le second choix pour l'étude moléculaire et demande un traitement au silicagel plus long et plus délicat, en raison de sa teneur généralement plus élevée en eau.

Le silicagel peut être régénéré, c'est-à-dire qu'il est possible de le sécher afin de le réutiliser. À cette fin, il est indispensable que le silicagel n'ait pas été « pollué » par l'ADN de la feuille du fait d'un contact direct, raison pour laquelle l'utilisation d'enveloppes est conseillée. Pour le régénérer, il suffit de le faire chauffer dans une poêle ou dans une casserole jusqu'à ce qu'il élimine la totalité de son humidité et reprenne sa couleur d'origine (Fig. 6C). Attention : le silicagel est toxique ; la poêle ou la casserole employée pour cette opération ne doit plus être utilisée à des fins alimentaires !

Finalement, le matériel collecté et séché est déposé dans un herbier où il est monté sur des bostols et étiqueté. Les duplicata sont distribués aux institutions partenaires. Idéalement, le personnel de l'herbier enregistre le matériel dans une base de données et le classe afin de pouvoir le mettre à disposition des botanistes, forestiers, gestionnaires d'aires protégées, étudiants etc. qui souhaiteraient l'examiner.

2.2. Établissement d'un camp de base

Pour gagner en temps et en efficacité, l'équipe entière de collecteurs doit idéalement choisir un site dans la zone d'échantillonnage pour y établir un camp de base. Pratiquement, une aire de 10 à 30 m², en fonction de la taille de l'équipe, doit être nettoyée avant le montage des tentes (Fig. 6D). Le site choisi doit être situé dans un sous-bois relativement clair, avec des arbres de grand diamètre. Le site devra également être installé au voisinage d'un cours d'eau qui facilitera les activités liées à l'hygiène et l'alimentation. Idéalement, une grande bâche peut être déployée entre les arbres pour garder la zone sèche. L'installation d'un camp nécessite un certain nombre d'équipements tels que : des tentes, des sacs de couchage, des rations alimentaires, du matériel et autres accessoires de cuisine, du chlore pour le traitement de l'eau destinée à la consommation directe, des boîtes à pharmacie pour parer toute éventualité sanitaire liée aux premiers secours, des outils d'éclairage (lampes, torches, briquets...), etc.

Ces dernières décennies, de nombreuses aires protégées (parcs nationaux et réserves forestières) ont établi en leur sein des sites de camping (dits « bases vie ») pour les chercheurs et autres touristes. Dans ce cas, il est bien sûr inutile de créer de nouveaux sites de camping, sous réserve que les « bases vie » ne soient pas trop éloignées des sites ciblés pour les collectes.

2.3. Travail en herbier, regroupement morphologique et traitement taxonomique

Dans le cadre de cette étude, la quasi-totalité des spécimens de *Craterispermum* collectés depuis plus d'un siècle en Afrique continentale, soit 1615 spécimens,

ont été mis à notre disposition. Le matériel de l'Herbier du Jardin botanique de Meise (BR), où l'étude a été réalisée, a été enrichi de nombreux prêts de matériel en provenance d'autres Herbiers européens (Fig. 7A). La plupart de ces grandes institutions offrent de nos jours la possibilité de consulter, via internet, leurs matériels d'herbier scannés à très haute résolution (Muséum national d'Histoire naturelle de Paris : <https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/item/search> ; Royal Botanic Gardens, Kew : <http://apps.kew.org/herbcat/navigator.do> ; Jardin botanique de Meise : <http://www.botanicalcollections.be>).

Tous les spécimens disponibles du genre ont ainsi été regroupés. En herbier, les spécimens rangés dans les genres morphologiquement voisins (*Canthium*, *Pauridiantha*, *Tricalysia*...) ont été systématiquement passés en revue pour détecter d'éventuels spécimens mal identifiés et donc mal classés. Les rayons des représentants indéterminés de la famille des Rubiaceae et de familles indéterminées ont été également examinés. Les données associées aux spécimens d'herbier de *Craterispermum* contenues dans les fiches d'herbier ont été encodées et rendues disponibles pour les diverses analyses dans une base de données de type Access (un tableur Excel étant une autre solution). Celle-ci a été mise à jour durant le travail de révision, à la lumière de nouvelles observations et de décisions, notamment en ce qui concerne les identifications des taxons et les coordonnées géographiques des lieux de récolte.

Tous les spécimens du genre ont été examinés à l'œil nu et à la loupe puis regroupés en fonction de leurs affinités macromorphologiques et sans aucun *a priori* quant aux identifications figurant sur leurs étiquettes, qui ont été masquées (Fig. 7B-C). Cette méthode s'est révélée efficace car, à l'issue de notre révision, il s'est avéré que 70 à 85 % des spécimens avaient à l'origine été mal identifiés (pour la plupart comme *Craterispermum laurinum*). La connaissance préalable de cette information aurait été susceptible de fausser notre objectivité.

Les groupes morphologiques obtenus, dans un premier temps nommés par une suite numérique (sp.1, sp.2, sp.3...), ont été patiemment affinés au fil des semaines et des mois avec la mise en lumière progressive de potentiels caractères discriminants. Un groupe spécial intitulé « indét. ou "matériel trop pauvre" » a aussi été créé essentiellement pour accueillir les spécimens non assignés. Ce lot a vu son effectif chuter au fil de la révision et de la reconnaissance des espèces. Lorsque les groupes ont été jugés les plus homogènes possible, la localisation géographique grossière de chacun d'eux a alors été vérifiée et les spécimens se décalant largement ou se trouvant aux frontières d'une zone définie ont été observés de nouveau. La comparaison avec les types nomenclaturaux disponibles a seulement été réalisée après ce long et fastidieux travail préliminaire. Les groupes morphologiques auxquels aucun type nomenclatural ne pouvait être relié ont été considérés comme des entités taxonomiques potentiellement nouvelles. Dans certains cas, plusieurs types nomenclaturaux ont été assignés au même groupe, ce qui laissait présager la nécessité d'une mise en synonymie.

Un inventaire le plus exhaustif possible des caractères discriminants a ensuite été effectué. Cette démarche a été combinée à un examen de la littérature existante sur le genre (Hiern 1877 ; Aubréville 1959 ; Verdcourt 1973, 1976 ; Hawthorne &

Jongkind 2006, etc.) et nous a permis d'affiner une présélection des caractères morphologiques potentiellement utiles dans la distinction des taxons. En effet, une recherche bibliographique minutieuse a été menée tant dans les bibliothèques physiques que dans celles disponibles en ligne. Dès qu'une information se rapportant à un taxon apparaissait dans un document (*checklists*, flores, monographies, etc.), les pages concernées, ainsi que la première de couverture étaient systématiquement photocopiées, agrafées et rangées dans un dossier portant le nom dudit taxon. La constitution de ces dossiers pouvant également se faire électroniquement grâce entre autres aux téléchargements et autres captures d'écrans. Toutes les autres informations issues des dissections, des mesures et autres observations ont été rangées par taxon dans les mêmes dossiers pour exploitation future.

En définitive ont été pris en compte, dans cette étude, les caractères liés aux feuilles, aux stipules, aux jeunes rameaux, aux inflorescences et, enfin, aux fleurs. Les caractères liés aux fruits ont été peu utilisés en raison de la rareté des spécimens portant des fruits matures.



Fig. 7. **A.** Spécimens de *Craterispermum* arrivés en prêt à Meise et en provenance de divers Herbiers européens. **B.** Séance d'observation et de regroupement des spécimens au Jardin botanique de Meise. **C.** Échantillon de *Craterispermum* monté sur une planche de l'Herbier national du Cameroun.

2.4. Coupes et dissections

Les dissections, les coupes et l'observation (à l'œil nu et au binoculaire) des parties fertiles et végétatives, ainsi que les descriptions détaillées ont été réalisées suivant la méthodologie suivie par Robbrecht (1988). Les diverses mesures (longueur, largeur...) ont été faites à l'aide de l'oculaire gradué d'un stéréomicroscope de type Leica MZ95 (pour les petites structures comme les fleurs) et avec une règle graduée directement sur le matériel d'herbier. Une trousse à dissection était systématiquement utilisée (Fig. 8C).

Le matériel végétal destiné à la dissection provenait idéalement de spécimens conservés en alcool ou d'herbiers pressés. Dans ce cas, les fleurs et les fruits à disséquer étaient préférentiellement prélevés sur les spécimens les plus fournis afin d'éviter d'endommager le matériel. Avant de prélever un élément quelconque d'un herbier, nous nous assurons que ledit élément n'était pas déjà contenu dans la petite enveloppe accompagnant l'échantillon et contenant généralement des éléments malencontreusement détachés. Les bonnes pratiques interdisent de prélever du matériel d'un spécimen sans l'autorisation préalable du conservateur de l'Herbier, en particulier si le matériel est emprunté. Pour une dissection en douceur et pour se donner la possibilité d'accéder à toutes les composantes de la structure disséquée, le matériel sec prélevé sur les planches d'herbier était regonflé par ébullition, le rendant plus flexible et plus malléable. Pour ramollir un fruit séché par exemple, il est conseillé de le faire bouillir pendant une dizaine de minutes (Fig. 8A). La dissection des petits organes se faisait ensuite en milieu aqueux, dans un béccher disposé sous l'objectif du binoculaire (Fig. 8B). La dissection en milieu aqueux a pour but d'empêcher un assèchement (par l'air ambiant) qui pourrait biaiser les dimensions des éléments mesurés.

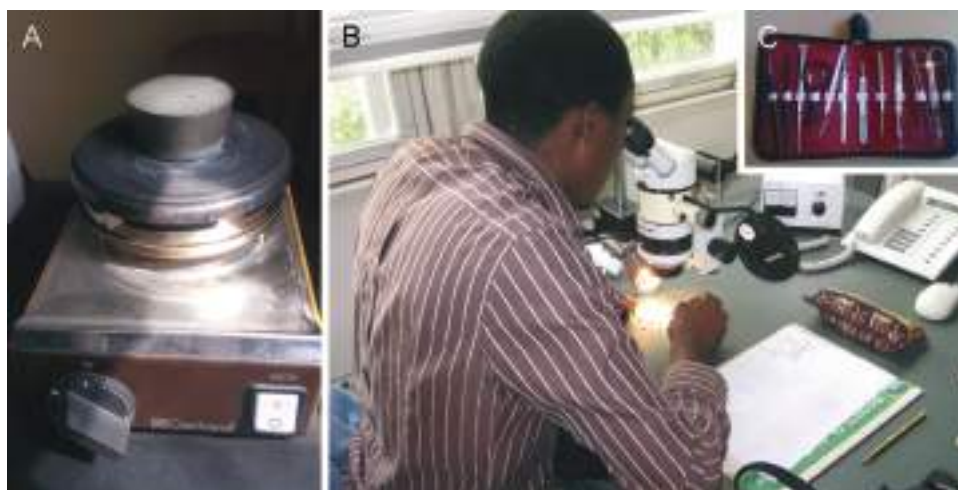


Fig. 8. A. Matériel végétal porté à ébullition sur une plaque électrique peu avant sa dissection. B. Dissection, observation et mesures des parties fertiles au binoculaire. C. Trousse à dissection.

2.5. Acétolyse des pollens

Les grains de pollen observés proviennent des anthères prélevées de boutons floraux matures des spécimens d'herbier. Pour chaque espèce, autant que faire se peut, les deux formes (brévistyle et longistyle) de fleurs sont prélevées. Une annotation est systématiquement laissée sur chaque herbier prélevé afin d'informer les futurs chercheurs que le spécimen a déjà fait l'objet d'une étude pollinique. Les grains de pollen de 9 taxons ont ainsi été examinés lors de cette étude. Les boutons à acétolyser sont prélevés sur les spécimens d'herbier les plus fournis, après vérification de leur éventuelle présence dans la petite enveloppe fixée à la planche d'herbier. Deux à trois boutons floraux sont prélevés par taxon. La liste des spécimens employés est disponible dans le tableau 2. Une attention particulière est portée sur *C. cerinanthum* dans le but de relever des caractères discriminants à comparer avec *C. schweinfurthii*.

Tableau 2. Liste des spécimens employés dans l'étude palynologique du genre *Craterispermum*.

Taxon	Forme ¹	Collecteurs ²	Pays
<i>C. caudatum</i>	LS	Bamps 2103 (BR)	Côte d'Ivoire
	BS	Chatelain cc360 (G)	Côte d'Ivoire
<i>C. cerinanthum</i>	BS	Breteler 6139 (BR)	RD Congo
	LS	Bouquet 570 (P)	RD Congo
	LS	Coûteaux 423 (BR)	RD Congo
	BS	De Koning 5011 (WAG)	Côte d'Ivoire
<i>C. gabonicum</i>	LS	Issembe 244 (WAG)	Gabon
	BS	Wieringa 1611 (WAG)	Gabon
<i>C. sonkeanum</i>	LS	Senterre 280 (BRLU)	Guinée équatoriale
<i>C. inquisitorium</i> var. <i>inquisitorium</i>	BS	Evrard 3843 (BR)	RD Congo
	LS	Louis 6081 (BR)	RD Congo
<i>C. laurinum</i>	LS	Van Meer 311 (WAG)	Liberia
	BS	Adam 20868 (P)	Liberia
<i>C. ledermannii</i> var. <i>ledermannii</i>	LS	Bos 7341 (WAG)	Cameroun
	BS	Haegens 29 (WAG)	Gabon
<i>C. robbrechtianum</i>	BS	Bos 3901 (BR)	Cameroun
<i>C. schweinfurthii</i>	BS	Taedoumg 240 (BR)	Cameroun
	LS	Pawek 7334 (BR)	Malawi
	BS	Troupin 3931 (BR)	RD Congo

¹ = LS : longistyle ; BS : brévistyle.

² = entre parenthèses, acronyme de l'Herbier selon Holmgren *et al.* (1990).

L'acétolyse a été réalisée en suivant le protocole de Reitsma (1969). Les boutons floraux sont tout d'abord réhydratés dans l'Agepon (1:200) pendant 15 min. Les anthères sont ensuite extraites des boutons floraux. Pour séparer les grains de pollen des tissus des anthères, ces dernières sont pulvérisées et la suspension est ensuite filtrée (maille 63 µm). La solution recueillie est alors centrifugée dans un tube pendant 3 min à 2800tr/min. La déshydratation des grains de pollen se fait dans une solution d'acide acétique à 95 %. Le surnageant est jeté après centrifugation. Les grains de pollen sont ensuite acétolysés pendant 6 min à 95 °C dans un mélange d'anhydride acétique extra pur (9 parts) et d'acide sulfurique à 97 % (1 part). Les tubes sont par la suite refroidis et centrifugés pendant 3 min. Une fois le surnageant jeté, les grains de pollen sont rincés à l'eau distillée et séparés en deux : le tiers pour l'observation au microscope optique (MO) et le reste pour l'observation au microscope électronique à balayage (MEB). Les deux portions sont à nouveau rincées à l'eau distillée. Les grains de pollen destinés à l'observation au MEB sont ensuite rincés deux fois à l'éthanol 70 % par centrifugation et décantation avant d'être pipetés et déposés sur un portoir de MEB préalablement revêtu de goudron (qui sert de contraste) ; ils sont ensuite séchés par évaporation de l'alcool à l'air libre. L'ensemble est enfin recouvert d'une fine couche d'or dans un pulvérisateur de type « Balzers SCD 020 » et est alors prêt pour l'observation au MEB. Les grains de pollen destinés à l'observation au MO sont suspendus dans la gélatine glycinée (glycérine/H₂O, 1:1) ; le surnageant est jeté après centrifugation. Les tubes sont ensuite séchés au four à 70 °C pendant 30 min ou à température ambiante pendant 12 à 24 h. Les grains de pollen sont montés entre lame et lamelle dans la gélatine glycinée et scellés à l'aide de paraffine fondue.

Les préparations sont observées au MO « Olympus BX51 ». Les mesures de diamètres équatoriaux et des axes polaires sont réalisées grâce au logiciel AnalySIS et portent sur 10 grains de pollen pour chaque préparation impliquée. Les photographies sont prises grâce au logiciel « Colorview ». La description est ensuite complétée par diverses mesures, et les observations sur les images numériques des grains de pollen prises au MEB de type « Jeol 5800LV ». La terminologie descriptive suit le glossaire international de Punt *et al.* (2007).

2.6. Dessins botaniques

Lorsque les identifications définitives des groupes sont actées, il est fait appel à des dessinateurs botaniques professionnels pour la réalisation des illustrations de chacun des taxons. L'illustration botanique est une discipline artistique de la botanique qui consiste à représenter avec rigueur et fidélité la forme et les détails des espèces de plantes sur une planche botanique. L'illustration botanique est un complément précieux de la description écrite d'une espèce.

Bien que ce soit généralement le dessinateur professionnel qui exécute le dessin, le botaniste doit l'accompagner à toutes les étapes de son œuvre pour s'assurer de la fidélité de l'illustration. Le choix des éléments à reproduire, les dissections et autres coupes sont préalablement réalisés par le botaniste. Les spécimens

choisis doivent proposer le maximum de caractères discriminants pour chacun des organes. Il n'est alors pas exclu de recomposer une planche en prélevant les éléments à dessiner de différents spécimens d'herbier. Dans ce cas, l'étiquetage de chaque élément reproduit est primordial et leur provenance doit être précisée dans la légende. Certaines illustrations d'espèces déjà existantes dans la littérature peuvent être examinées et complétées ou reprises à la lumière des caractères nouvellement révélés.

2.7. Clé d'identification

La construction de la clé d'identification a suivi Radford *et al.* (1974). Une clé est un outil d'identification taxonomique s'appuyant sur une succession de choix portant sur les caractères d'un spécimen qui permet, étape par étape, de l'assigner à un taxon scientifiquement décrit et nommé.

À partir des descriptions détaillées de chaque unité taxonomique identifiable (taxon), les caractères discriminants ont été sélectionnés. Les caractères uniquement visibles sur le terrain à l'état frais étaient autant que possible exclus. Un tableau synoptique des caractères a été réalisé pour faciliter la mise en place de la dichotomie de la clé. La clé proprement dite a alors été rédigée sur la base d'une structuration parallèle en couplets.

Les outils de plus en plus sophistiqués en technologie de l'information et de la communication ont ouvert, il y a quelques décennies, de nouvelles perspectives en termes de clés d'identification. En effet, les taxonomistes produisent de nos jours des systèmes d'identification assistés par les outils informatiques et internet. La principale différence entre les clés classiques et ces systèmes est le remplacement de séquences dichotomiques fixes présentées par une clé imprimée, par un système dynamique à accès multiples. À l'instar du logiciel XPer2 (<https://www.infosyslab.fr/?q=en/resources/software/xper2>), de tels systèmes comprennent des images et des documents très utiles à l'utilisateur.

Pour la présente étude, et dans un souci de simplification, la clé classique d'identification a été subdivisée en trois clés régionales : taxons d'Afrique occidentale (domaine haut-guinéen), d'Afrique centrale (domaine bas-guinéen et congolais) et d'Afrique orientale et australe.

2.8. Citation des spécimens

La citation des herbiers relative à l'étude de chaque taxon est disponible sous forme électronique sur le site d'AbcTaxa (www.abctaxa.be). Elle est présentée d'ouest vers l'est et du nord au sud. Pour chaque pays, les spécimens examinés sont cités dans l'ordre alphabétique des récolteurs. Les collections du même collecteur ont été citées par ordre croissant des numéros de récolte pour la même espèce. À l'exception des types détruits à l'Herbier de Berlin, tous les spécimens de *Craterispermum* cités dans cette étude ont été examinés.

Les habitats occupés par les espèces ainsi que les différentes utilisations ethnobotaniques sont énoncées à la suite de chaque description.

La phénologie est donnée par compilation des informations en provenance des étiquettes d'herbier, ce qui explique les longues périodes de floraison et de fructification mentionnées pour les espèces à large distribution.

Les cartes de distribution des espèces ont été réalisées grâce au logiciel ArcView 3.3. La terminologie phytogéographique suit White (1979). Les coordonnées géographiques des localités de récolte, exploitées dans les analyses distributionnelles, sont pour la plupart fournies par les récolteurs et disponibles sur les étiquettes d'herbier (spécimens relativement récents) ou tirées des gazetteers imprimés ou en ligne (spécimens historiques). Pour le Burundi, la République démocratique du Congo et le Rwanda, le gazetteer de Bamps (1982) est utilisé. Pour les autres pays, des gazetteers en ligne sont utilisés. Les cas d'homonymie de lieux de récolte ont été traités avec soin pour éviter les biais. Certains gazetteers spécialisés comme Bamps (1982) ont la particularité d'associer les noms des collecteurs avec les lieux historiques de récolte. Les spécimens aux lieux de récolte ambigus ont été systématiquement exclus des analyses.

2.9. Biogéographie

La distribution d'une espèce et la richesse spécifique d'une région ne dépendent pas seulement des conditions environnementales qui y règnent de nos jours ; elles sont très souvent la résultante d'une très longue histoire commencée au cours des temps géologiques et parfois sous l'influence de conditions climatiques rigoureuses.

L'étude phytogéographique du genre *Craterispermum* s'est appuyée essentiellement sur les concepts de White (1979, 1983) qui sont considérés comme la base moderne de la phytogéographie africaine. Ce concept subdivise l'Afrique en centres régionaux d'endémisme caractérisés par des taux d'endémisme supérieurs à 50 %, séparés par des zones de transition régionales présentant un endémisme de moindre importance. Bien que White (1983) ait établi ce découpage principalement sur l'endémisme du genre *Diospyros* L., il représente assez bien les aires de distribution du reste de la flore africaine (Linder 1998). D'autre part, les concepts d'auteurs tels que Maley (1987, 1996) et Robbrecht (1996a) en rapport avec la localisation des refuges forestiers sont également pris en considération dans les analyses de la distribution des espèces. Pour la cartographie, les phytochories de White (1983) sont utilisées.

L'Afrique subsaharienne a été divisée en mailles de $2,5^{\circ} \times 2,5^{\circ}$ qui représentent une surface de $275 \times 275 \text{ km}^2$ au niveau de l'équateur et d'environ $225 \times 230 \text{ km}^2$ en Afrique australe. Ces mailles ont été établies avec les extensions « Grid analyst » du logiciel ArcView 3.3. Le calcul du nombre de taxons présents dans chaque maille s'est fait grâce à l'extension « Counts Points in Polygone » du même logiciel.

La méthode de localisation des centres d'endémisme a suivi la technique d'encodage en présence/absence de Linder (2001) : un taxon est marqué comme

présent dans une maille s'il y a été enregistré au moins une fois. Chacun des taxons est évalué par le nombre de mailles dans lesquelles il se rencontre et l'indice d'endémisme exprimé d'un taxon pour une maille donnée est la somme de toutes ces valeurs. La valeur propre de chaque taxon est calculée en divisant l'occurrence de chaque maille par le nombre total de mailles dans lesquelles ledit taxon apparaît. Ainsi, les taxons limités à une seule maille sont marqués « 1 » pour cette maille, et « 0 » pour toutes les autres ; les taxons apparaissant dans deux mailles sont marqués « 0,5 » pour chacune des deux mailles, et « 0 » pour toutes les autres ; les taxons enregistrés dans trois mailles sont marqués « 0,333 » pour chacune des trois mailles, et « 0 » pour toutes les autres mailles, etc. Ainsi les zones avec un grand nombre de taxons à distribution restreinte devraient montrer un score total beaucoup plus élevé que celles avec peu de taxons à distribution restreinte. Cet indice peut aussi être influencé par le nombre total d'espèces dans une maille. Pour réduire ces influences, Linder (2001) propose de diviser l'indice d'endémisme de chaque maille par sa richesse spécifique. C'est ce qu'il appelle le « CWE » pour « *Corrected weighted endemism index* ». Le choix de la taille des mailles est important. Les petites tailles de maille ont tendance à conduire à une résolution plus fine des modèles de distribution. Leur avantage réside dans leur capacité à révéler de petits centres d'endémisme et à établir l'existence de corrélations avec les précipitations ou d'autres paramètres environnementaux. Cependant, l'inconvénient des petites tailles de maille est qu'elles pourraient biaiser les résultats en conduisant à une augmentation du nombre de mailles artificiellement vides (où les espèces sont bien présentes mais n'ont pas été signalées). Les grandes tailles de maille réduisent considérablement cet effet de déformation (Linder 2001), d'où le choix de mailles de forme carrée de 2,5°.

2.10. Conservation

Le degré de menace qui pèse sur les taxons du genre *Craterispermum* a été estimé par application de l'extension « (cats.avx) » (*conservation assessments tools*) (Moat 2007) du logiciel ArcView 3.3. Cette extension fournit une suite d'outils d'analyse conçus pour produire, de manière préliminaire, des évaluations rapides de conservation, reposant sur les catégories et les critères de l'UICN (2012).

2.11. Publication de nouveaux taxons et typification

Durant la révision, de nouveaux taxons ont été identifiés et leur description a été soumise pour publication. Pour chacune des espèces nouvelles, un spécimen type (ou type nomenclatural) présentant le maximum de caractères discriminants a été désigné.

Le type nomenclatural est cet élément de référence auquel le nom scientifique d'un taxon est attaché de manière permanente, que ce soit comme nom correct ou comme synonyme. Il désigne le matériel original (un ou plusieurs spécimens exemplaires) ayant servi à l'identification scientifique appelée « typification ». Un type est celui d'un nom, et non pas d'un taxon, nom qui peut par ailleurs changer en

raison de nouvelles découvertes, descriptions ou analyses. Un même taxon peut avoir plusieurs dénominations successives et, donc, plusieurs types d'ancienneté différente. Il se peut aussi que plusieurs taxons soient identifiés là où auparavant on n'en voyait qu'un, ou inversement.

Selon l'article 9 du Code international de Nomenclature botanique (McNeill *et al.* 2006), il existe plusieurs catégories de types :

- a) **L'holotype**, qui est le plus important ; c'est un spécimen ou une illustration utilisé et explicitement désigné par l'auteur comme type nomenclatural dans la publication originale ;
- b) **Le lectotype** qui est un spécimen ou une illustration désigné comme type nomenclatural, si aucun holotype n'avait été indiqué par l'auteur au moment de la publication, s'il fait défaut (perdu ou détruit), ou s'il s'avère appartenir à plus d'un taxon. Ce nouveau type choisi postérieurement et officiellement doit être issu des éléments du matériel original, s'il en subsiste. Il peut s'agir de tout spécimen (ou illustration) sur lequel on peut démontrer que la description originale a été établie ;
- c) **L'isotype** qui est obligatoirement un spécimen, double de l'holotype. Les isotypes sont très souvent cités dans le protologue (texte original de la description d'un taxon). Cette notion peut se décliner avec toutes les catégories de types (isolectotype, isosyntype, isonéotype, isoépitope, etc.) ;
- d) **Le syntype** est tout spécimen cité dans le protologue lorsqu'il n'y a pas d'holotype désigné, ou n'importe lequel de deux spécimens ou plus désignés simultanément comme types ;
- e) **Le paratype** est un spécimen cité dans le protologue qui n'est ni l'holotype, ni un isotype, ni l'un des syntypes quand l'auteur a désigné deux ou plusieurs spécimens à la fois comme types ;
- f) **Le néotype** est le type désigné en l'absence de tout matériel original. C'est un spécimen ou une illustration qui tient provisoirement lieu de type nomenclatural (tant que tous les matériaux sur lesquels a été fondé le nom du taxon font défaut) ;
- g) **L'épitope** est un spécimen ou une illustration choisie comme modèle d'interprétation quand l'holotype, le lectotype, le néotype précédemment désigné ou l'ensemble du matériel original, associé à un nom validement publié, est manifestement ambigu (c'est-à-dire de façon démontrable) et ne peut être identifié de manière probante en vue de l'application précise d'un nom de taxon.

Les nouveaux taxons peuvent être soit décrits séparément dans une ou plusieurs publications scientifiques, soit décrits et publiés avec la révision taxonomique du genre. Dans les deux cas, les mêmes règles sont suivies. Un journal scientifique spécialisé doit être choisi et les instructions aux auteurs utilisées pour formater le texte, les figures et les tableaux doivent être scrupuleusement suivies. La description de chacun des taxons est accompagnée d'une diagnose, description scientifique et concise permettant d'individualiser un taxon, généralement en le comparant

succinctement à un autre taxon apparenté. La diagnose, obligatoirement écrite en latin jusqu'en 2011 peut dorénavant également être rédigée en anglais.

Une fois la révision terminée, de nouvelles identifications datées sont apposées sur les spécimens (étiquettes « *determinavit* »). Le matériel reçu en prêt est enfin retourné aux herbiers respectifs, accompagné de copies des publications issues de l'étude dudit matériel.

3. Résultats et discussion

3.1. Caractères généraux des espèces du genre *Craterispermum*

Cette partie propose une liste et une description des principaux traits morphologiques et anatomiques des espèces ainsi qu'une discussion de la valeur taxonomique de ces caractères. Le but est de mettre en évidence l'essentiel des caractères discriminants qui serviront par la suite à la réalisation de la révision taxonomique et notamment à la construction de la clé d'identification.

L'anatomie des fruits, des graines et la structure de l'exotesta de *Craterispermum* ont fait l'objet d'études détaillées (Robbrecht 1988 ; Igersheim 1992) et ne seront que brièvement relatées dans ce travail.

3.1.1. Port

Les espèces du genre *Craterispermum* sont essentiellement des arbustes ou arbres de taille moyenne (*C. robbrechtianum*, *C. ledermannii*, *C. schweinfurthii*), et plus rarement des arbrisseaux (*C. inquisitorium*) ou des arbres, pouvant atteindre 15 à 25 m de hauteur (*C. schweinfurthii*). La tige y est toujours cylindrique et présente un rhytidome plus ou moins fissuré, de couleur généralement grisâtre, et une écorce adhérente à l'aubier. Son diamètre varie d'environ 6 à 45 cm. Les troncs de plus grand diamètre se rencontrent chez *C. schweinfurthii*.

Le système racinaire est particulier : une seule vague de macrorhizes plagiotropes est produite à partir du pivot, l'espace proximal délaissé n'étant pas secondairement exploité (Kahn 1980).

L'appareil végétatif aérien est toujours constitué d'un axe principal orthotrope à croissance limitée. Les branches latérales sont généralement disposées de manière oblique ou étalées horizontalement (plagiotropie).

3.1.2. Jeunes rameaux

Les rameaux sont à entrenœuds très souvent subcylindriques, rarement quadrangulaires et canaliculés sous les insertions pétiolaires (*C. capitatum*, *C. laurinum*). Ils peuvent être robustes (*C. laurinum*) ou plus fins (*C. parvifolium*). Les nœuds présentent généralement un anneau proéminent comme dans les genres *Coffea* et *Pauridiantha* (Robbrecht 1988 ; Ntoré 2008). Les rameaux sont toujours glabres et peuvent être lisses (*C. cerinanthum*, *C. schweinfurthii*) ou granuleux (*C. aristatum*, *C. capitatum*). Ils peuvent dans certains cas présenter un aspect liégieux desquamant (*C. deblockianium*, *C. capitatum*). Chez certaines espèces, des accotements ailés sont visibles sur les jeunes rameaux dans la continuité de l'axe des stipules (*C. parvifolium*, *C. inquisitorium*). Les rameaux plus jeunes sont parfois recouverts de collétères, voire de cils épars aux abords des nœuds (*C. ledermannii* var. *modestum*, *C. ledermannii* var. *congestum*). Ils peuvent être gris verdâtre, marron jaunâtre, gris jaunâtre, vert pâle. Chez *C. aristatum* et *C. ledermannii* var. *modestum*, les rameaux s'assombrissent au

niveau des entrenœuds terminaux. La valeur taxonomique des jeunes rameaux est importante dans le genre *Craterispermum* et contribue considérablement à la discrimination des espèces (*C. inquisitorium*, *C. parvifolium*, *C. sonkeanum*).

3.1.3. Feuilles

Si les feuilles sont toujours opposées, elles sont généralement positionnées sur le même plan, à la faveur d'une torsion des entrenœuds qui dissimule leur caractère décussé. Les feuilles constituent, de par leurs dimensions, leur couleur, leur nervation, leur texture, un organe très discriminant dans le genre, permettant des identifications très fiables et relativement faciles dans certains cas (*C. parvifolium*, *C. schweinfurthii*).

Le pétiole est généralement assez robuste comme chez *C. capitatum* et *C. ledermannii* var. *congestum*. Il est toujours canaliculé et n'est jamais pubescent. Il mesure de 3 à 24 (-35) mm de longueur.

Le limbe est toujours à base cunéiforme. Il est très variable par sa taille, sa nervation et son acumen. La longueur du limbe varie beaucoup entre et au sein des taxons. Le limbe a une longueur comprise entre 3,3 et 35 cm pour une largeur de 1 à 10,5 cm. Les plus petites feuilles sont rencontrées chez *C. parvifolium* (3,3-11 × 1-3,5 cm). Cependant, les autres espèces peuvent présenter de manière exceptionnelle des feuilles tout aussi réduites (*C. schweinfurthii*, *C. caudatum*). Les plus grandes feuilles s'observent chez *C. ledermannii* var. *ledermannii* [(17,5-) 20-35 × 6,5-10,5 cm]. Si le limbe peut être elliptique, oblong, obovale, lancéolé, aucun taxon n'est exclusivement caractérisé par une forme de limbe. Plusieurs formes coexistent généralement dans un même taxon, en variant alors légèrement d'un spécimen à l'autre (*C. cerinanthum*, *C. caudatum*). Le limbe est à texture papyracée (*C. parvifolium*), subcoriace (*C. cerinanthum*, *C. longipedunculatum*), coriace, voire subcharnue (*C. ledermannii*, *C. laurinum*) mais les feuilles subcoriaces sont de loin les plus fréquentes.

À l'état frais, le limbe est vert sombre à vert olive sur la face supérieure, vert pâle sur la face inférieure. Cette couleur devient assez variable avec la déshydratation. Elle est alors teintée d'un jaune d'intensité variable chez la quasi-totalité des espèces. Cette coloration, qui est due à l'accumulation de l'aluminium (Verdcourt 1958 ; Jansen 2000a) est assez intense chez *C. laurinum* (fig. 9E) et *C. schweinfurthii*. Elle est à peine perceptible chez *C. gabonicum* (fig. 9F), *C. ledermannii* et *C. parvifolium*. La face supérieure du limbe est luisante et assez caractéristique chez *C. capitatum*. D'une manière générale, le limbe est vert jaunâtre, vert grisâtre, marron jaunâtre ou vert pâle à l'état sec. Il est fréquent de noter sur la face inférieure des plus jeunes feuilles à l'état frais une coloration violette de la nervure principale du limbe (fig. 9B).

Le potentiel discriminant du limbe chez *Craterispermum* réside aussi dans sa nervation souvent caractéristique. La nervure principale est déprimée sur la face supérieure et saillante sur la face inférieure. Les nervures secondaires sont généralement marquées, formant avec la nervure médiane des angles

aigus variables ou des angles presque droits chez *C. parvifolium* (fig. 9C), *C. deblockianum* et souvent chez *C. caudatum*. La nervation des feuilles peut être brochidodrome, avec des nervures secondaires anastomosées en arcs irréguliers relativement loin des marges (*C. inquisitorium*). Elle peut aussi être eucamptodrome, avec des nervures secondaires qui se confondent au réseau réticulé des nervilles, en atteignant les marges (*C. schweinfurthii*). Les nervilles sont généralement à réticulation irrégulière comme chez *C. laurinum* (fig. 9A), régulière (formant des polygones ± réguliers) comme chez *C. parvifolium* (fig. 9C), lâche (à mailles de grande taille) comme chez *C. inquisitorium* et *C. ledermannii* var. *congestum*, fine comme chez *C. schweinfurthii* (fig. 9B) et *C. sonkeanum*. Chez la plupart des espèces endémiques du domaine bas-guinéen telles que *C. gabonicum* (fig. 9F), *C. robbrechtianum* (fig. 9D), *C. ledermannii*..., les nervilles et même les nervures secondaires sont très effacées à l'état frais et paraissent à première vue inexistantes, ne se révélant alors faiblement qu'à l'état sec.



Fig. 9. Quelques types de nervations rencontrées dans le genre *Craterispermum*. **A.** *C. laurinum* (frais). **B.** *C. schweinfurthii* (jeune feuille fraîche). **C.** *C. parvifolium* (frais). **D.** *C. robbrechtianum* (frais). **E.** *C. laurinum* (sec). **F.** *C. gabonicum* (frais). (Crédits photographiques : A = Bimbaum, P. ; B, D, E = Taedoumg, H. ; C = Simo, M. ; F = Bidault, E.)

La nervation est assez caractéristique chez *C. deblockianum* et *C. parvifolium* : les nervures secondaires et les nervilles présentent une disposition parallèle les unes aux autres et forment ainsi des angles presque droits avec la nervure principale (fig. 9C).

Le limbe est presque toujours brusquement ou progressivement acuminé. La seule exception au sein du genre est *C. laurinum* qui est très souvent à acumen inexistant ou très court avec le sommet de la feuille généralement de forme obtuse. Les autres espèces du genre sont toutes à sommet acuminé. La taille de l'acumen varie de (5-)7 à 20 mm de longueur. Les feuilles de *Craterispermum* sont dépourvues de domaties et sont toujours glabres.

3.1.4. Stipules

Les stipules sont entières, interpetiolaires, toujours connées à la base (fig. 10B-D). Elles peuvent être persistantes (*C. rumpianum*, *C. schweinfurthii*, *C. ledermannii* var. *congestum*) ou caduques (*C. caudatum*, *C. deblockianum*). Elles sont triangulaires (*C. caudatum*) à oblongues (*C. rumpianum*, *C. longipedunculatum*) et généralement subtronquées (fig. 10D) comme chez *C. capitatum*, certains *C. laurinum*, certains *C. ledermannii* var. *ledermannii* ou à sommet aigu. Elles sont dans certains cas surmontées d'une cuspide largement triangulaire, comme chez *C. caudatum* (fig. 10B), ou plus fine, en aiguille, comme chez *C. sonkeanum* (fig. 10A). Les stipules portent généralement une carène relativement saillante sur leur face dorsale (fig. 10D, E). Elles sont glabres extérieurement. On note chez quelques espèces la présence de collètes et de cils épars sur les marges et même souvent à la base et au centre des stipules (fig. 10B). La taille des stipules varie de 1 à 17 mm de longueur et de 2 à 7,5 mm de largeur. Les plus grandes sont rencontrées chez *C. sonkeanum* où elles sont surplombées de cuspides en aiguille atteignant 13 mm de longueur (fig. 10A).

La forme et la taille des stipules revêtent une signification taxonomique très importante au sein du genre *Craterispermum*. À titre d'exemple, la reconnaissance des espèces telles que *C. parvifolium* et *C. sonkeanum* se fait en grande partie grâce à leurs stipules. D'autre part, le statut caduc des stipules de *C. caudatum* intervient aussi dans sa distinction avec *C. parvifolium*.



Fig. 10. Diverses formes de stipules rencontrées dans le genre *Craterispermum*. **A.** *C. sonkeanum*. **B.** *C. caudatum*. **C.** *C. laurinum*. **D.** *C. robbrechtianum*. **E.** *C. ledermannii* var. *congestum*.

3.1.5. Collètes

Les collètes sont de petites excroissances pluricellulaires sécrétrices de glu (mucilage). La densité et la localisation des collètes sont très variables mais ils se rencontrent essentiellement à la base dans le tube calicinal (*C. ledermannii*, *C. robbrechtianum*), sur les marges des lobes calicinaux (*C. parvifolium*), sur les marges et la base, à la face intérieure ou extérieure des stipules (*C. ledermannii* var. *congestum*, *C. caudatum*) et rarement au niveau des jeunes rameaux au voisinage des nœuds (*C. ledermannii* var. *congestum*). Les collètes rencontrés dans le genre *Craterispermum* sont de forme assez classique et correspondent au type standard des Rubiaceae (Robbrecht 1988 : 65 ; fig. 20A, B). Leur valeur taxonomique est très faible dans ce groupe : leur présence/absence, leur position et leur densité varient considérablement d'un spécimen à l'autre au sein du même taxon.

3.1.6. Inflorescences

Les inflorescences au sein du genre *Craterispermum* sont axillaires ou supra-axillaires et toujours opposées. Elles peuvent prendre naissance à l'aisselle des feuilles ou, plus souvent, au-dessus des insertions pétiolaires (jusqu'à 9 mm chez *C. robbrechtianum*). La position supra-axillaire est très variable entre les spécimens au sein d'un même taxon voire entre les nœuds d'un même spécimen.

Les inflorescences sont très variables par leur taille, le nombre de fleurs, leur densité et leur structure (tableau 3). Les inflorescences peuvent être (uni-), pauci- ou multiflores. Dans ce cas, le nombre de fleurs peut atteindre la centaine (cas de *C. ledermannii* var. *congestum*).

Les inflorescences peuvent être pédonculées, subsessiles ou complètement sessiles (*C. rumpianum*). Le pédoncule est généralement assez robuste, aplati ou subcylindrique, s'élargissant considérablement vers le sommet. Il est plutôt fin chez *C. cerinanthum*, majoritairement dressé mais aussi pendant à l'état frais chez *C. inquisitorium* var. *longipedunculatum*. Les pédoncules de cette dernière espèce sont par ailleurs les plus longs du genre (jusqu'à 15 cm).

La disposition et la densité des fleurs et des bractéoles sont assez discriminantes dans ce genre. Les inflorescences sont très lâches avec un petit nombre de fleurs chez *C. longipedunculatum* et *C. cerinanthum*. Elles sont par contre très compactes et présentent de nombreuses fleurs et bractéoles densément disposées chez *C. inquisitorium*, *C. ledermannii* var. *congestum*, *C. robbrechtianum*.

Sans étude ontogénique, il est généralement difficile de comprendre et de décrire la structure des inflorescences chez les Rubiaceae (Robbrecht 1988). Les taxons du genre *Craterispermum* ne font pas exception. La structure de leur inflorescence est variée et assez complexe. L'inflorescence de base dans ce genre semble être de type dichasiale, avec un axe inflorescentiel (axe 1) qui produit des préfeuilles a et b, et qui arrête ensuite sa croissance par une fleur terminale (fleur 1). L'axe 1 est alors relayé par deux axes (2 et 2') se développant à l'aisselle des préfeuilles

Tableau 3. Types d'inflorescence observés dans le genre *Craterispermum*.

Type d'inflorescence	Cyme capitée	Cyme exclusivement subcapitée	Cyme ramifiée et rarement subcapitée
Taxons concernés	<i>C. capitatum</i>	<i>C. aristatum</i>	<i>C. cerinanthum</i>
		<i>C. caudatum</i>	<i>C. inquisitorium</i>
		<i>C. deblockianum</i>	<i>C. ledermannii</i>
		<i>C. gabonicum</i>	<i>C. longipedunculatum</i>
		<i>C. parvifolium</i>	<i>C. robbrechtianum</i>
		<i>C. rumpianum</i>	
		<i>C. schweinfurthii</i>	
		<i>C. sonkeanum</i>	

a et b qui constituent leurs bractées (fig. 11). Ces axes se termineront à leur tour par des fleurs. Dans la triade constituant le dichasium, la fleur la plus ancienne termine l'axe principal, les deux autres fleurs terminales plus jeunes terminent les axes secondaires (fleurs 2 et 2'). Le développement des fleurs est donc centrifuge. Cependant, cette structure simplement dichasiale peut présenter de nombreuses variations et n'est clairement observable que chez *C. laurinum*. En effet, la densité des inflorescences due à la réduction des axes rend très difficile leur observation et il apparaît dans plusieurs cas une disposition à tendance thyrsoidale des axes.

Weberling (1977) donne un aperçu de la typologie des inflorescences dans la famille des Rubiaceae et considère les thyrses multiflores ou les pleiothyrses à extrémité portant une fleur comme les « types centraux d'inflorescences dans la famille ». Trois modifications principales sont alors envisageables selon lui à partir de ces types de base : 1) l'appauvrissement (menant parfois aux inflorescences pauciflores voire uniflores) ; 2) le développement inégal de certaines pièces inflorescentielles (inflorescences partielles ou axes) ; 3) la réduction de l'inflorescence entière ou d'une partie de celle-ci (fleurs disposées en bouquet).

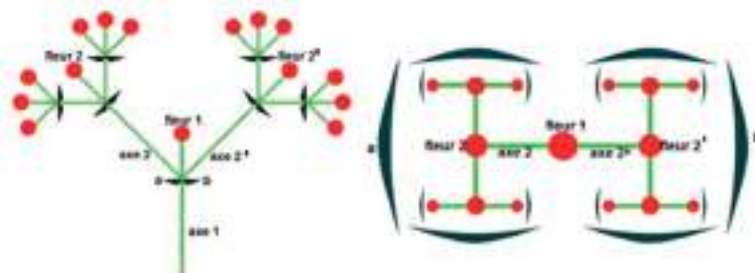


Fig. 11. Structure de base de l'inflorescence dans le genre *Craterispermum*.

Dans le genre *Craterispermum*, ces trois tendances semblent être vérifiables : 1') plusieurs espèces sont pauciflores et plus rarement uniflores comme chez *C. longipedunculatum* et *C. parvifolium* (fig. 12F). Souvent, dans ce cas, le nombre réduit de fleurs est corrélé à la structure lâche de l'inflorescence ; 2') les espèces présentent généralement un développement inégal des axes inflorescentiels avec un axe inflorescentiel central plus développé que les latéraux (cas de *C. robbrechtianum* et de *C. inquitrium* présentant 4 à 5 axes) (fig. 62C ; fig. 41C) ou des axes inflorescentiels latéraux plus développés que l'axe central. On aboutit alors à une structure inflorescentielle « pseudo-dichotomique » (fig. 12A, G). Ce terme désigne la cyme bipare atypique constituée de trois axes : l'axe central étant généralement très court et nettement moins développé (voire non perceptible) que les latéraux qui constituent des ramuscules pouvant atteindre plusieurs centimètres (7,5 cm de longueur chez *C. ledermannii* var. *ledermannii* : fig. 12A ; fig. 50E). La densité des bractéoles et des fleurs et leur disposition le long des ramuscules inflorescentiels sont très variables au sein du genre. Les ramuscules peuvent être alors compacts comme chez *C. inquisitorium* (fig. 41C) ou lâches comme chez *C. longipedunculatum* (fig. 57C) ; 3') réduction de l'inflorescence entière. Les trois ramuscules inflorescentiels sont réduits (< 0,5 mm de longueur), ce qui donne une structure inflorescentielle subcapitée. Les axes peuvent être dans ce dernier cas quasi inexistantes et conférer un aspect de capitule à l'inflorescence. Toutes les fleurs semblent positionnées dans le même plan (*C. capitatum*). Les cymes subcapitées constituent le type d'inflorescence le plus rencontré dans le genre (fig. 12B, C, D, F).

Plusieurs types d'inflorescences peuvent coexister au sein du même taxon voire sur le même spécimen. En effet, la structure de l'inflorescence est assez variable avec l'âge de l'inflorescence. Chez quelques taxons à inflorescence de type pseudo-dichotomique, elles sont d'abord subcapitées dans les premiers stades de leur développement. La ramification et le développement des branches se font alors avec la maturation. *Craterispermum laurinum* illustre bien ce phénomène (fig. 13A-F). Il n'est, par conséquent, pas rare de voir sur le même rameau des inflorescences terminales plus ou moins subcapitées et des inflorescences plus basales (plus vieilles), plutôt clairement ramifiées (*C. cerinanthum*).

Les bractées et les bractéoles sont toujours présentes même si elles sont dans certains cas difficilement observables et mesurables. La taille des bractées varie majoritairement de 0,5 à 4 mm, mais peut atteindre de 6 à 11 mm de longueur chez *C. aristatum*, certains *C. gabonicum* et *C. sonkeanum*. La taille des bractéoles est corrélée à celles des bractées et varie de 0,3 à 6 mm. Bractées et bractéoles sont le plus souvent largement à étroitement triangulaires ou ovales. Leur sommet est variable et peut être aigu, obtus, mucroné ou aristé comme chez *C. aristatum* et *C. sonkeanum* ; elles sont très caractéristiques chez ces deux dernières espèces et permettent aisément leur identification. Les bractées et les bractéoles ont généralement la couleur des hypanthiums. Elles sont généralement glabres mais peuvent porter, dans de rares cas, des cils épars à la marge (*C. sonkeanum*).

La structure de l'inflorescence peut être utile dans la distinction des taxons du genre *Craterispermum* et constitue un important caractère discriminant. Ce

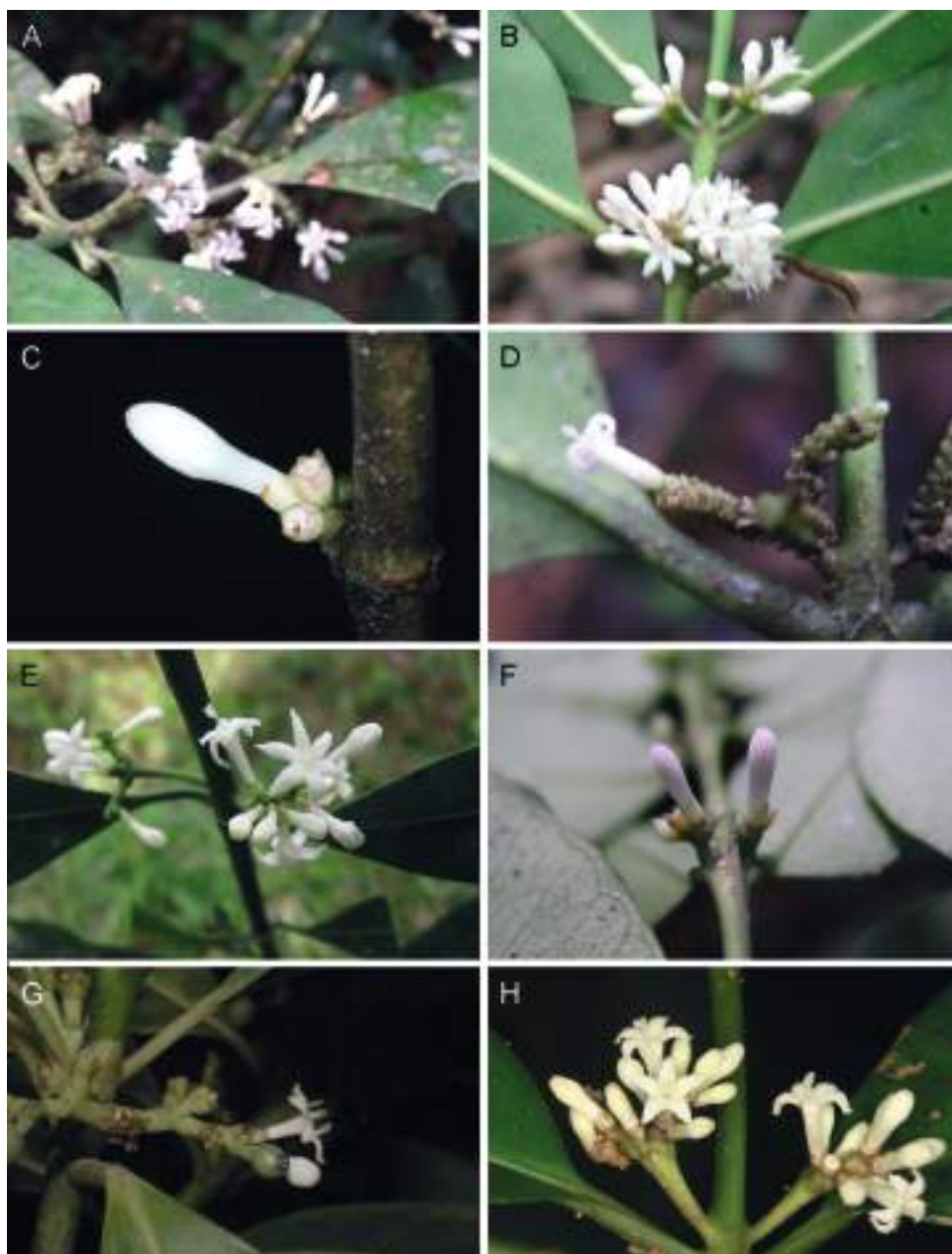


Fig. 12. Quelques inflorescences observées dans le genre *Craterispermum*. **A.** *C. ledermannii*. **B.** *C. schweinfurthii*. **C.** *C. rumpianum*. **D.** *C. robbrechtianum*. **E.** *C. cerinanthum*. **F.** *C. parvifolium*. **G.** *C. laurinum*. **H.** *C. ledermannii* var. *modestum*. (Crédits photographiques : A = Droissart, V. ; B, E = Taedoumg, H. ; C = Dessein, S. ; D,F = Simo, M. ; G = Birnbaum, P. ; H = Stévert, T.)



Fig. 13. Stades de développement des inflorescences chez *C. laurinum*. **A.** Très jeunes inflorescences. **B.** Jeunes inflorescences portant des boutons floraux. **C.** Inflorescences portant un bouton floral et une fleur. **D.** Inflorescences portant une fleur et un jeune fruit. **E.** Infrutescences portant de jeunes fruits. **F.** Infrutescences portant des fruits matures. (Crédits photographiques : Birnbaum, P. In : Brunken *et al.* 2008 : *A Photo Guide* - www.westafricanplants.senckenberg.de)

caractère doit toutefois être considéré et interprété avec beaucoup de précaution. La densité de l'inflorescence peut également être discriminante. À titre d'exemple, les inflorescences sont très compactes chez *C. ledermannii* var. *congestum* (fleurs et fruits tombent facilement en raison de leur dense disposition le long des ramuscules de l'inflorescence) et plus lâche chez *C. ledermannii* var. *ledermannii* (fleurs et fruits lâchement insérés le long des ramuscules).

3.1.7. Fleurs

Les fleurs au sein du genre *Craterispermum* ont les caractéristiques principales de celles de la famille des Rubiaceae. Elles sont tubulaires, actinomorphes, essentiellement (4-)5-mères, blanches. Elles sont de petite taille (5-13 mm de longueur). Les plus grandes fleurs sont rencontrées chez *C. longipedunculatum* (\pm 13 mm de longueur). Le potentiel discriminant des fleurs est assez limité dans ce genre. Comme dans la grande majorité des genres de la sous-famille des Rubioideae, l'hétérostylie est présente dans le genre *Craterispermum*.

Le calice est cupuliforme, souvent campanulé, exception faite de *C. longipedunculatum* où il est plutôt droit (fig. 14C). De façon générale, le sommet du calice est subtronqué, comme chez *C. gabonicum* (fig. 14B) et *C. laurinum*, ou présente des lobes en forme de petites dents aiguës comme chez *C. caudatum* (fig. 14A). La taille du tube calicinal varie de 0,1-3(-5) mm de longueur. Les plus grands tubes calicinaux se trouvent chez certains exemplaires de *C. gabonicum*. Les lobes sont généralement de taille égale et mesurent entre 0,1 et 1 mm de longueur. Le cas de *C. sonkeanum* fait cependant exception avec quatre lobes

relativement linéaires, inégaux, opposés et égaux deux à deux. Les marges des lobes peuvent, dans certains cas, porter des collètes et/ou des cils épars comme chez *C. sonkeanum* (fig. 14D). Les collètes sont souvent présents à la base à l'intérieur du calice (*C. ledermannii*). À l'état frais, le calice peut être vert pâle à blanchâtre ou beige violacé. Le tube calicinal est toujours entièrement glabre tant extérieurement qu'intérieurement.

Au sein du genre *Craterispermum*, la corolle est actinomorphe à préfloraison valvaire. Elle est toujours tubulaire, à quatre (*C. deblockianum*, *C. sonkeanum*) ou cinq (*C. laurinum*, *C. rumpianum*) lobes. *Craterispermum schweinfurthii* constitue une exception et présente occasionnellement six lobes. À l'anthèse, les lobes corollins sont majoritairement étalés en étoile et rarement réfléchis (*C. deblockianum*, *C. rumpianum*). Ils ne sont jamais plus longs que le tube.

Les boutons floraux sont de couleur blanche, rarement teintés de rose ou de violet et présentent une couleur marron sombre à noir à l'état sec chez certaines espèces (*C. ledermannii*). Ils sont essentiellement à sommet obtus (fig. 15B ; fig. 12C). La morphologie des boutons floraux ne semble pas porter une quelconque information taxonomique.

Le tube corollin est souvent cylindrique (*C. rumpianum*), subcylindrique (*C. laurinum*), ou infundibuliforme (*C. caudatum*). Sa longueur varie de 3,2 mm (*C. cerinanthum*) à 10 mm (*C. longipedunculatum*) ; il est toujours plus long que large. Le tube est extérieurement glabre et presque toujours pubescent à l'intérieur, à l'exception de *C. longipedunculatum*. La pubescence interne du tube est assez variable et ceci même entre spécimens de même taxon. La partie basale est le plus souvent dépourvue de poils même chez les taxons pubescents (fig. 39I, L), la gorge étant très souvent la partie la plus densément pubescente. Le tube de la corolle est généralement de couleur blanche.

La forme des lobes de la corolle varie de lancéolée à oblongue sans qu'aucune des deux formes ne soit exclusive à un taxon. Ils mesurent 2-6 × 1-4 mm. L'intérieur des lobes est en général pubescent, surtout dans sa partie basale, excepté chez *C. longipedunculatum* dont les lobes sont entièrement glabres. Les lobes sont exclusivement de couleur blanche. Cette couleur varie légèrement au cours de la maturation de la fleur et peut alors devenir jaunâtre ou rarement teintée de violet. Les lobes sont tous glabres extérieurement. Ils sont à sommet toujours

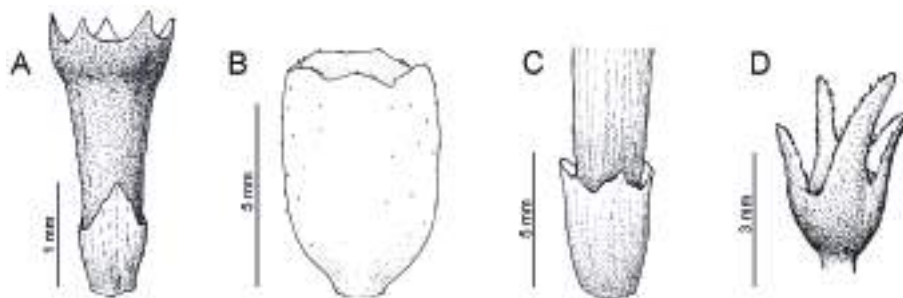


Fig. 14. Quelques formes de calices rencontrées dans le genre *Craterispermum*. **A.** *C. caudatum*. **B.** *C. gabonicum*. **C.** *C. longipedunculatum*. **D.** *C. sonkeanum*.

aigu pouvant porter, dans certains cas, un mucron interne relativement marqué (*C. gabonicum*, *C. robbrechtianum*). La présence de ce mucron est très souvent accompagnée d'un épaississement du sommet du lobe (fig. 15C). Dans le bouton floral, l'ensemble des mucrons internes sont plaqués les uns contre les autres et ne s'individualisent qu'à l'anthèse. Les mucrons internes sont typiques des fleurs à préfloraison valvaire, mais leur rôle fonctionnel reste inconnu. D'une manière générale, la corolle ne constitue pas un caractère discriminant de choix, même si sa longueur contribue à la distinction d'espèces telles que *C. rumpianum* et *C. schweinfurthii*.

Comme chez la plupart des Rubiaceae, les étamines sont en nombre égal aux pétales (isostémonie) et alternent avec les lobes de la corolle (alternipétalie). Elles s'insèrent juste en dessous de la gorge de la corolle. Les anthères sont linéaires à oblongues, médiodorsifixes, introrses et constituées de deux thèques. Elles varient de 0,7 à 3,1 mm de longueur. Les anthères ne présentent pas, chez *Craterispermum* comme chez certaines Rubiaceae, d'appendices stériles en leur sommet. Les étamines sont à anthères complètement ou en partie exsertes ou incluses en fonction des formes florales (hétérostylie). Les filets staminaux sont filiformes et plus ou moins aplatis, de taille variable (0,1-2,6 mm de longueur) en fonction des espèces et des formes florales. La taille et la forme des anthères ne sont pas discriminantes dans le genre.

L'ovaire est biloculaire. Chaque loge contient un ovule anatrope pendant, dont l'orientation est oblique par rapport au septum. Un seul ovule arrive à maturité. Le deuxième avorte dans tous les cas, probablement suite à la fertilisation du premier (Igersheim 1992). Ce phénomène est en partie responsable de la forme asymétrique du fruit. L'ovaire est surmonté d'un disque nectarifère annulaire, orné de sillons marginaux dont le nombre est toujours égal au nombre de pièces florales. Le disque est glabre. Le style est inclus ou exsert en fonction des formes florales, filiforme, à section relativement cylindrique, glabre. La longueur du style (2-10 mm de longueur) varie entre les espèces, entre les formes et au sein des formes sans être un caractère discriminant. Le style forme une structure plus ou

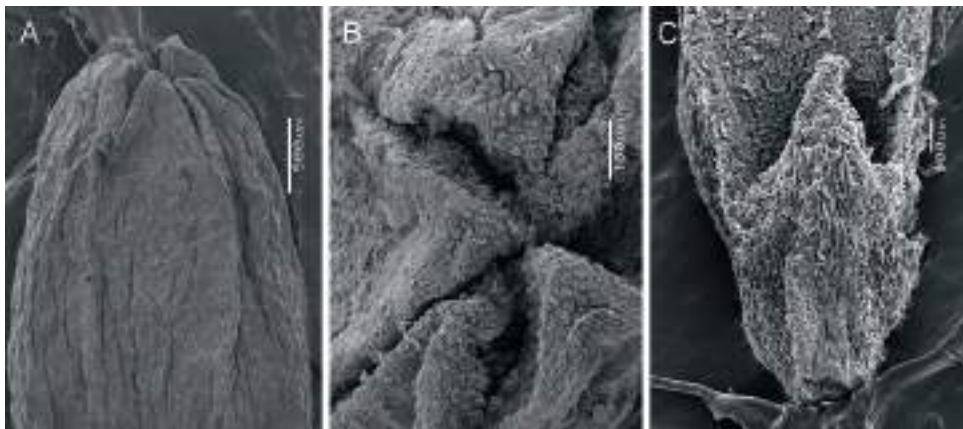


Fig. 15. Morphologie des boutons floraux et des lobes corollins chez *C. gabonicum*. **A.** Bouton floral. **B.** Sommet de bouton floral. **C.** Mucron interne.

moins continue avec le stigmate. Le stigmate est bilobé. Les lobes stigmatiques sont généralement fusiformes et varient de 0,4-2 mm de longueur. L'ovaire est plus ou moins semi-supère en raison de l'insertion haute des placentas dans l'ovaire (Igersheim 1992), surtout au stade jeune.

3.1.8. Pollens

Les grains de pollen dans le genre *Craterispermum* sont émis de manière monade. Ils sont généralement de petite taille ou de taille moyenne (axe polaire P = 27,79-36,08 μm ; diamètre équatorial E = 22,72-30,08 μm). Les plus grandes tailles se rencontrent chez la forme brévistyle de *C. gabonicum* (P = 36,07 μm ; E = 30,08 μm) et les plus petites tailles chez la forme brévistyle de *C. caudatum* (P = 27,79 μm ; E = 22,72 μm).

Les grains de pollen sont zonocolporés ou zonoporés. En vue équatoriale, ils sont majoritairement de forme subsphéroïdale, parfois sphéroïdale (tableau 4 ; fig. 16C, F). En vue polaire, les pollens sont subcirculaires (fig. 16A, B) ou trigones à côtés convexes comme chez *C. caudatum* (fig. 16D). L'index d'apocolpium, ratio de la distance séparant les sommets de deux ectocolpi d'un grain de pollen et de son diamètre équatorial, varie de (0,37-)0,50 à 0,81 μm . Cet index est assez élevé (proche de 1) et traduit une surface polaire assez grande et des sillons plutôt courts (tableau 4 ; fig. 16A).

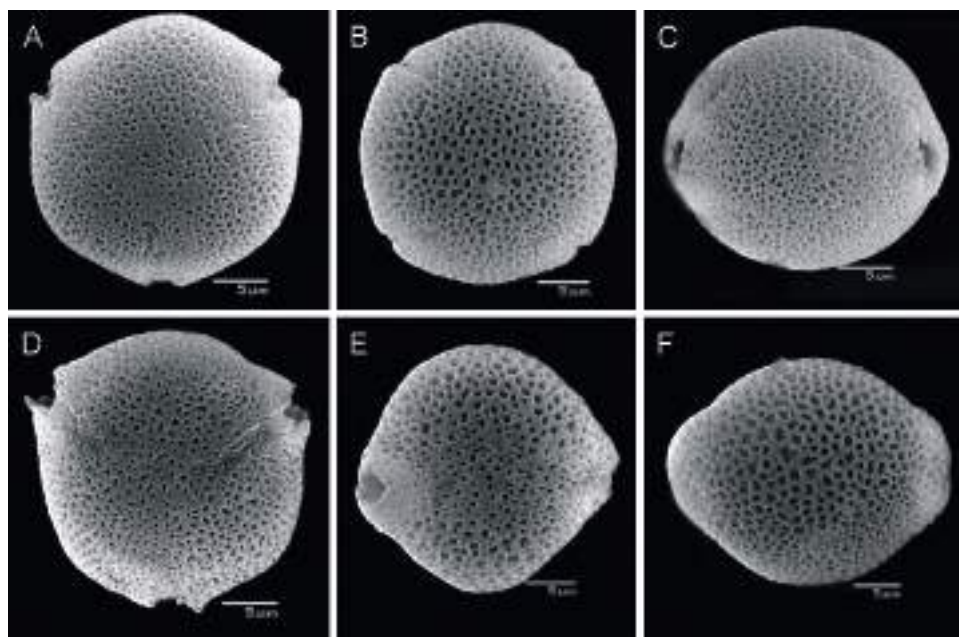


Fig. 16. Quelques grains de pollen observés au sein du genre *Craterispermum*. **A.** *C. caudatum* LS (vue polaire). **B.** *C. caudatum* BS (vue polaire). **C.** *C. caudatum* LS (vue équatoriale). **D.** *C. cerinanthum* LS. **E.** *C. ledermannii* LS (vue polaire). **F.** *C. gabonicum* BS (vue équatoriale). LS = Longistyle. BS = Brévistyle.

Tableau 4. Caractéristiques principales des grains de pollen de quelques espèces du genre *Craterispermum*. BS = brévistyle ; LS = longistyle ; Aper = ouverture ; P = axe polaire ; E = axe équatorial ; E = diamètre équatorial ; Subsph = subsphéroïdale (P/E = 0,75-1,33) ; Sph = sphéroïdale (P/E = 0,88-1,14) ; Supra = éléments supratectaux ; M = microréticulé (lumina < 1 µm ; muri < 1 µm) ; R = réticulé (lumina > 1 µm ; muri < 1 µm) ; P = perforé (lumina < 1 µm, plus grand que les muri) ; Rg = régulé (lumina > 1 µm et allongé) ; NA = nombre d'ouvertures. Les cellules vides sont majoritairement dues au fait que certains grains de pollen concernés étaient très déformés et souvent assez immatures et donc non appropriés pour les mesures.

Espèce	Forme	NA	P(µm)	E(µm)	P/E	Forme	Apocolpium		Mésocolpium		Ectoper- ture larg. max (µm)	Mesoaper- ture (µm)	Supra.	Ø Supra. (µm)		
							Index (µm)	Lumina (µm)	Muri (µm)	Sexine					Lumina (µm)	Muri (µm)
<i>C. caudatum</i>	BS	3(4)	27,79	22,72	0,82	Subsph	0,13-0,5-1,01	0,4	M	0,14-0,53-1,02	0,3	M	2,22	2,19 x 2,22	non	-
	LS	(2)4	28,73	24,55	0,85	Subsph	0,90-0,44-0,77	0,4	M, P	0,13-0,50-0,83	0,1- 0,4	M	2,18	4,86 x 2,18	non	-
<i>C. cerinanthum</i>	BS	(2)3	28,45	24,14	0,85	Subsph	0,13-0,34-0,65	0,4	M, P	0,18-0,39-0,56	0,3	M	2,44	3,84 x 2,44	oui	0,1
	LS	(2)3	30,64	23,62	0,77	Subsph	0,11-0,28-0,42	0,5	M, P	0,25-0,48-0,67	0,4	M	2,06	3,34 x 2,06	non	0,2
<i>C. gabonicum</i>	BS	3(4)	36,08	30,08	0,83	Subsph	0,13-0,76-1,62	0,6	M	0,30-1,00-1,51	0,3	R	3,05	4,47 x 2,26	oui	0,2
	LS	3(4)	31,63	27,9	0,88	Sph	0,19-0,58-1,04	0,4	M	1,73-1,65-1,83 ; 0,24-0,52-1,09	0,4	R ; M	2,51	4,42 x 2,24	non	-
<i>C. inquisitorium</i> var. <i>inquisitorium</i>	BS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,21	3,58 x 1,51	oui	-
	LS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,15	2,51 x 1,15	non	-
<i>C. laurinum</i>	BS	3(4)	32,89	26,88	0,82	Subsph	0,20-0,77-1,45	0,3	M	0,25-1,00-2,11	0,4	R	2,39	4,19 x 2,39	oui	0,25
	LS	-	28,19	24,36	0,87	Subsph	0,21-0,53-0,86	0,4	M	0,17-0,53-1,01	0,2	M	2,72	4,73 x 2,72	non	-
<i>C. ledermannii</i> var. <i>ledermannii</i>	BS	3(4)	35,16	29,91	0,85	Subsph	0,17-0,87-1,50	0,5	M	0,37-1,24-1,82	0,3	R	2,11	4,39 x 2,11	oui	0,15- 0,42
	LS	3(4)	32,1	29,5	0,92	Sph	0,28-0,47-1,20	0,6	M	0,20-0,78-1,19	0,4	M	2,67	5,26 x 2,67	non	-
<i>C. robbrechtianum</i> var. <i>robbrechtianum</i>	BS	-	28,49	25	0,88	Sph	-	-	-	-	-	-	-	-	oui	-
	LS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	non	-
<i>C. schweinfurthii</i>	BS	-	30,31	25,29	0,8	Subsph	0,10-0,46-0,79	0,5	M	0,11-0,77-1,62	0,5	M ; Rg	2,49	5,00 x 2,49	oui	0,3
	LS	3(4)	30,52	26,09	0,86	Subsph	-	-	-	0,24-0,75-2,02	0,3	M ; Rg	2,72	4,08 x 2,72	non	-
<i>C. sonkeanum</i>	LS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	non	-

Les pollens sont majoritairement 3-aperturés (fig. 16A, C), rarement 4-aperturés (fig. 16B). Les grains de pollen à 2 ouvertures sont exceptionnellement rencontrés (5-10 %) (*C. ledermannii*, fig. 16E). Les ouvertures sont en grande partie colporées et plus rarement porées (fig. 17H, J).

Les ectoouvertures sont généralement allongées. Lorsqu'ils sont présents, les colpi sont courts, très peu marqués en vue polaire ; leurs bordures sont irrégulières en raison, dans certains cas, d'un épaissement assez prononcé (fig. 17I). Leurs terminaisons sont toujours obtuses. Leur largeur maximale (mesurée dans la partie médiane) varie de 1,15 µm (*C. inquisitorium*) à 3,05 µm (*C. gabonicum*) (tableau 4). La longueur des ectocolpi est assez variable entre espèces, mais reste généralement faible dans le genre (tableau 4). Le colpus peut être court chez *C. ledermannii* LS (IA = 0,68), très court chez *C. gabonicum* (IA = 0,83) (fig. 30F) ou quasi inexistant chez *C. laurinum* (IA = 0,86) (fig. 17H). Il est fréquent de relever des microverrues sur la membrane de l'ectoouverture (fig. 17D, F, G).

La mésoouverture présente presque toujours des contours irréguliers (fig. 17I). Ses dimensions varient de 2,19-5,26 µm de longueur et 1,15-2,72 µm de largeur et sa forme est généralement allongée. La présence d'épaississements annulaires autour du mésopore confère une disposition en aspis proéminents comme chez *C. ledermannii* et *C. cerinanthum* (fig. 17C, I).

L'observation de l'endoouverture s'est révélée impossible tant au MEB qu'au MO, cette structure étant vraisemblablement inexistante.

Le tectum est toujours lisse chez les grains de pollen de forme longistyle (fig. 18A, C, E, G) alors qu'il présente presque toujours des éléments supracteaux dans la forme brévistyle (fig. 18D, F, H, J), à l'exception de *C. caudatum* (fig. 18B) et parfois de *C. cerinanthum*. Les éléments supracteaux sont de forme et de densité variables selon les espèces. Ils peuvent être de forme plus ou moins arrondie (0,15-0,42 µm) et faiblement représentés chez *C. ledermannii* (fig. 18H) ou densément présents et de forme assez irrégulière (0,20-0,30 µm) chez *C. schweinfurthii* et *C. laurinum* (fig. 18F, J). Dans certains cas, une augmentation relative de la densité des éléments supracteaux aux abords des ouvertures est observée (fig. 17H).

La sexine est essentiellement microréticulée à rarement réticulée (tableau 4). Chez certaines espèces, une sexine perforée ou régulée par endroit (fig. 18I) peut exceptionnellement être observée. Le réseau réticulé est de densité inégale et de taille relativement variable en fonction de sa localisation. Les lumina varient de (0,28-)0,34 à 0,87 µm et de (0,39-)0,48 à 1,65 µm pour l'apocolpium et le mésocolpium, respectivement ; les muri varient de 0,35 à 0,67 µm pour l'apocolpium et de 0,13 à 0,55 µm pour le mésocolpium (tableau 4). La taille des mailles peut diminuer considérablement autour des ouvertures ainsi que dans la partie centrale de l'apocolpium ; la sexine y devient alors généralement de type perforé (fig 16A ; fig. 17A, G). Les mailles sont majoritairement de forme irrégulière et très rarement de forme allongée (fig. 18A). La présence de granules à l'intérieur des lumina est assez commune (fig. 18B).

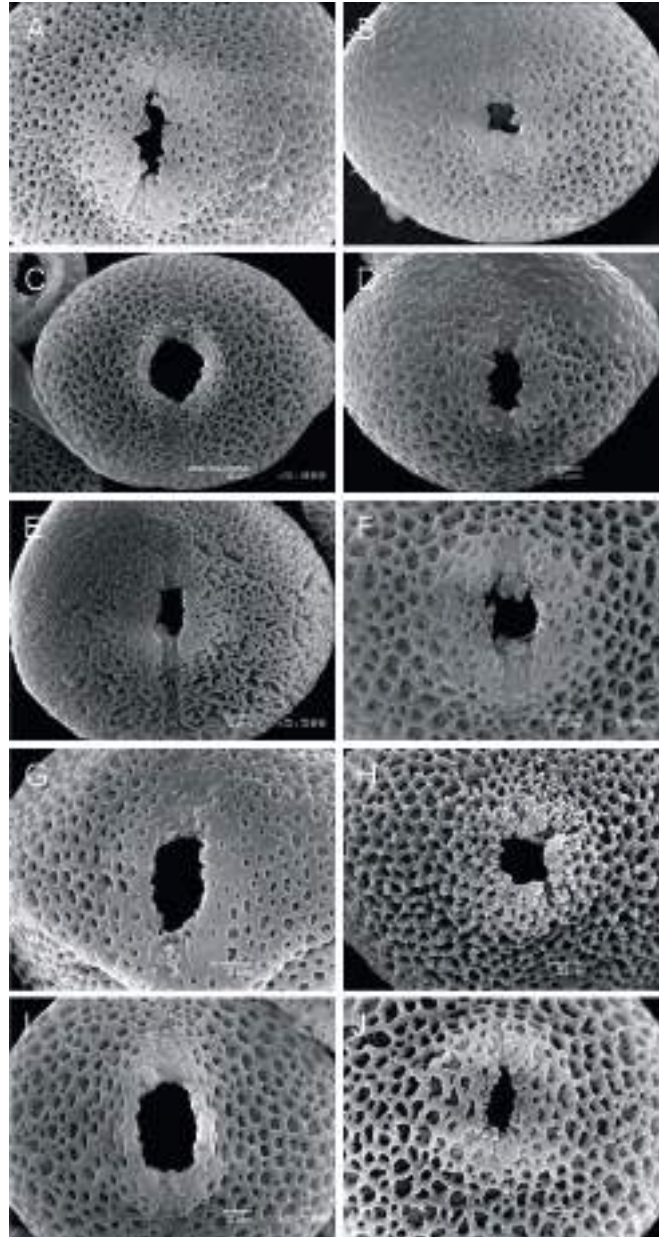


Fig. 17. Vues de quelques types d'ouvertures rencontrées dans le genre *Craterispermum*. **A, B.** *C. caudatum*. **C, D.** *C. cerinanthum*. **E, F.** *C. gabonicum*. **G, H.** *C. laurinum*. **I, J.** *C. ledermannii*. Formes longistyles à gauche, formes brevistyles à droite.

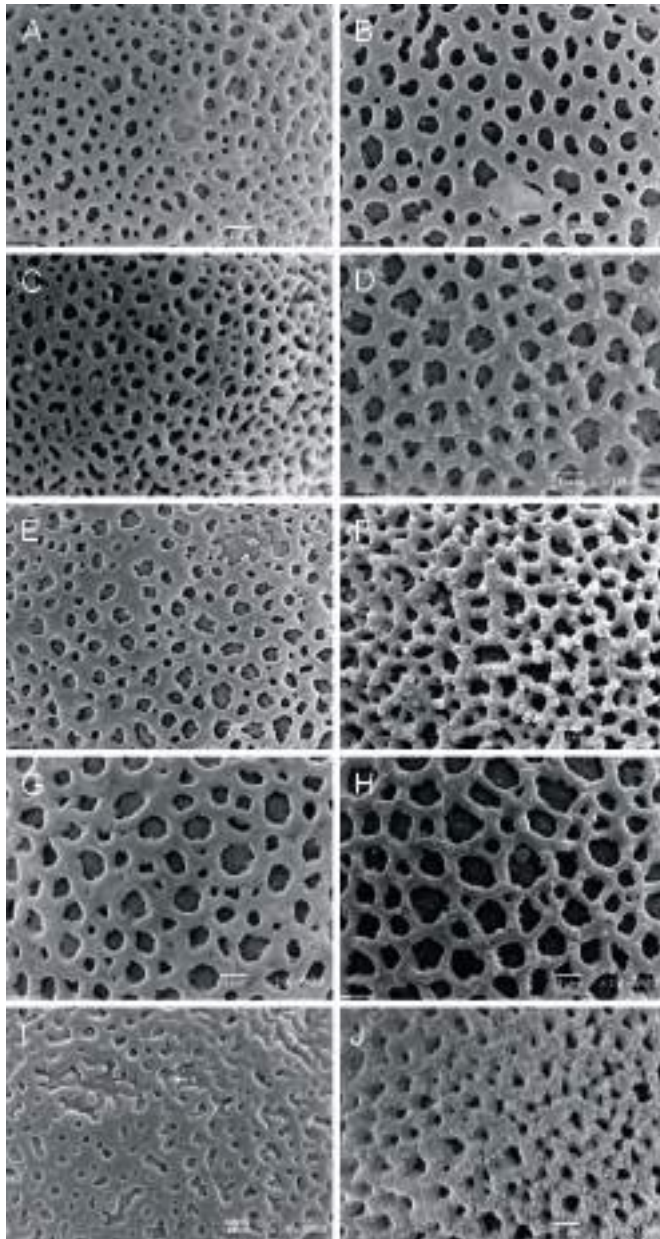


Fig. 18. Vues partielles de quelques types de sexines rencontrées dans le genre *Craterispermum*. **A, B.** *C. caudatum*. **C, D.** *C. gabonicum*. **E, F.** *C. laurinum*. **G, H.** *C. ledermannii*. **I, J.** *C. schweinfurthii*. Formes longistyles à gauche, formes brevistyles à droite.

La nexine est toujours recouverte de scabrae assez lâchement et régulièrement disposés.

De manière générale, malgré des variations considérables enregistrées dans la morphologie des grains de pollen au sein du genre, la discrimination des espèces sur la base de ce caractère semble impossible à ce niveau d'observation. Les variations observées ne sont pas de nature à faire des regroupements. La valeur taxonomique de la morphologie des grains de pollen est très faible dans la famille des Rubiaceae au niveau spécifique, seules quelques exceptions existent chez les espèces herbacées comme les Spermacoceae (Dessein *et al.* 2005).

3.1.9. Hétérostylie

L'hétérostylie est un caractère essentiel définissant la sous-famille des Rubioideae (Robbrecht & Manen 2006). Dans la littérature relative au genre *Craterispermum*, l'hétérostylie a été de prime abord ignorée. Les deux formes florales ont parfois été décrites comme appartenant à des espèces distinctes. Par exemple, le spécimen-type de *C. congolanum* n'est en fait que la forme brévistyle de *C. angustifolium*. Parmi les traits utilisés pour différencier *C. cerinanthum* de *C. schweinfurthii* figurent aussi des caractères clairement liés à l'hétérostylie (Hiern 1877).

Chez les Rubiaceae hétérostyles, les fleurs brévistyles (THRUM) sont caractérisées par des styles inclus et des anthères exsertes, et les fleurs longistyles (PIN) par les anthères incluses et le style exsert. C'est ce que Robbrecht (1988) appelle « hétérostylie complète » (fig. 19).

Au sein du genre *Craterispermum*, les sommets des anthères sont généralement perceptibles à la gorge ou entre les sinis des lobes dans la forme longistyle alors qu'elles ne sont que très rarement complètement exsertes dans la forme brévistyle.

Les deux formes de fleurs sont compatibles entre elles (croisements légitimes), tandis que les plantes de même forme sont généralement incompatibles

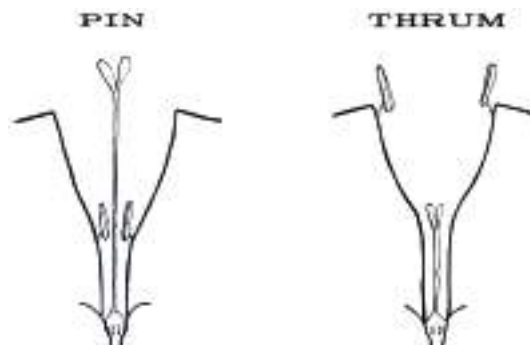


Fig. 19. Schématisation de l'hétérostylie complète chez les Rubiaceae (d'après Robbrecht 1988 : fig. 47).

(croisements illégitimes) dans la famille des Rubiaceae (Baker 1956). En effet, le pollen produit par les fleurs longistyles est compatible avec les styles courts et réciproquement, ce qui rend l'autopollinisation impossible ou difficile. Ainsi pour une viabilité de l'espèce, il doit toujours y avoir, dans une population, les deux groupes compatibles. Chez les *Craterispermum*, les deux formes sont fertilisées et portent des fruits.

Le cas de *C. gabonicum* est assez atypique. L'hétérostylie semble y être associée à un dimorphisme perceptible même au niveau des inflorescences. L'inflorescence à fleurs brévistyles étant plus grande que l'inflorescence à fleurs longistyles, cette dernière se caractérise par des bractées moins nombreuses et moins grandes. Les ovules et les placentas des formes brévistyles sont généralement plus réduits que dans les formes longistyles. Les fleurs sont, par ailleurs, plus nombreuses et de plus grande taille chez les spécimens brévistyles que chez les longistyles (± 10 et $\pm 6,5$ mm de longueur respectivement). Cependant, en raison du nombre réduit de spécimens observés et de l'existence de quelques spécimens plus ou moins intermédiaires, ces assertions restent hypothétiques.

L'hétérostylie a certainement une valeur sélective induite par divers facteurs déterminant le dépôt préférentiel des grains de pollen sur les stigmates. Elle est ainsi généralement corrélée à une hétéropalynie (Ganders 1974, 1979 ; Hernández & Ornelas 2007). En effet, le dimorphisme de taille de pollen est faiblement corrélé aux formes de fleurs chez *Craterispermum*. Les pollens de la forme brévistyle ($P = 31,78$ et $E = 26,50$ μm de moyenne) sont généralement un peu plus grands et moins nombreux que ceux en provenance de fleurs longistyles ($P = 30,30$ et $E = 26,00$ μm en moyenne). La production plus importante de grains de pollen chez les fleurs longistyles servirait à compenser la faible accessibilité de ceux-ci aux stigmates des fleurs brévistyles (incluses dans la corolle) (Ganders 1979). La plus petite taille des grains ne serait donc qu'un moyen physiologique pour en produire en grand nombre. La petite taille des grains de pollen pourrait aussi relever d'une adaptation visant à faciliter leur entrée dans le tube corollin et leur accès aux lobes stigmatiques. *Craterispermum caudatum* et *C. cerinanthum* présentent cependant une exception à cette règle, avec des pollens brévistyles de plus petite taille. Le dimorphisme est aussi matérialisé au sein du genre *Craterispermum* par l'ornementation de la sexine. La forme brévistyle présente, dans presque tous les cas, des éléments suprategaux de petite taille. Des cas similaires ont été mis en lumière dans les Rubiaceae chez *Rudgea* (Baker 1956) et dans le complexe *Danais-Payera-Schismatoclada* (Buchner & Puff 1993). La signification biologique des éléments suprategaux reste assez mal connue. Elle a été évoquée comme étant un avantage adaptatif (Müller 1883) ; ces éléments constituant un trait adaptatif permettant de limiter la perte excessive des grains de pollen par l'action du vent chez les espèces à anthères exsertes et d'assurer une plus grande adhésion des grains sur l'abdomen velu des insectes chez les espèces entomophiles. Les éléments suprategaux pourraient également avoir pour rôle la fixation des pollens sur les poils de la gorge de la corolle, limitant ainsi la chute de ces derniers au fond du tube où ils ne seraient alors pas disponibles pour la fécondation. L'absence d'éléments suprategaux a cependant exceptionnellement été notée chez *C. caudatum* tant pour la forme brévistyle que longistyle, ce qui amène à relativiser ce caractère hétéroplanique.

3.1.10. Fruits

Le fruit de *Craterispermum* est une drupe à mésocarpe plus ou moins charnue, monosperme. Son épicarpe est en général lisse, pouvant rarement devenir rugueux à l'état sec chez *C. schweinfurthii*, glabre, dépourvu de côtes. Le fruit est de coloration variable entre taxons et au sein du même taxon en fonction du stade de maturation. Il est généralement vert, vert blanchâtre à grisâtre, blanc teinté de pourpre et enfin violet, bleu sombre ou noir à maturité (fig. 20A,B,C,E,F). Le violet, le bleu sombre ou le noir sont les couleurs prédominantes du fruit à maturité au sein du genre (fig. 20B,D,F). La seule exception chez les espèces d'Afrique continentale est *C. inquisitorium* qui a un épicarpe rouge vif à maturité (fig. 20G). Ces fruits sont généralement de forme asymétrique et, pour la plupart, globuleux, subglobuleux ou plus rarement ellipsoïdes-urcéolés (fig. 20E), généralement couronnés d'un calice persistant, très marqué chez les formes à tendance ellipsoïde (*C. gabonicum*, *C. robbrechtianum*). La forme du fruit peut considérablement varier au cours de la maturation chez *C. robbrechtianum*, d'abord ovoïde-subglobuleuse puis s'allongeant pour devenir ellipsoïde à maturité. La taille varie de 6,5 à 15 mm de longueur et de 4,5 à 10 mm de largeur. Les fruits peuvent être pédicellés (fig. 20A) (*C. caudatum*, *C. laurinum*), subsessiles (fig. 20C) (*C. parvifolium*) ou sessiles (fig. 20B) (*C. schweinfurthii*). Les pédicelles sont fins et mesurent de 1 à 5(-9) mm de longueur. Il n'est pas rare de noter la présence sporadique de fruits faiblement pédicellés dans les taxons à fruits majoritairement sessiles. Ceci pourrait être une adaptation fonctionnelle pour contourner la nature encombrée des inflorescences (nombreuses bractées et fleurs) et pour gagner ainsi de l'espace nécessaire à l'accroissement du fruit (*C. robbrechtianum* et *C. schweinfurthii*).



Fig. 20. Infrutescences et fruits de quelques espèces du genre *Craterispermum*. **A.** *C. laurinum*. **B.** *C. schweinfurthii*. **C, D.** *C. parvifolium*. **E, F.** *C. robbrechtianum*. **G.** *C. inquisitorium* var. *inquisitorium*. (Crédits photographiques : A = Birnbaum P. ; B = Dessen S. ; C-F = Simo M. ; G = Bidault E.)



Fig. 21. Développement asymétrique du fruit dans le genre *Craterispermum*. **A.** Divers stades de la maturation (Robbrecht 1988 ; fig. 56A-D). **B.** Coupe longitudinale d'un fruit mature (ao = ovule avorté, ca = lobes calicinaux, d = disque, db = faisceau carpellaire dorsal, em = embryon, en = endocarpe, es = endosperme, me = tissu mésocarpique normal, * = tissu mésocarpique spongieux, st = septum). (Igersheim 1992 ; fig. 2a.)

La forme asymétrique du fruit trouve son origine dans un processus qui débute au stade jeune par l'avortement d'un des deux ovules et qui conduit à une inclinaison de l'ovaire alors non encore perceptible extérieurement. L'ovule restant continue son inclinaison au cours de sa maturation. En définitive, le fruit doit sa forme asymétrique en partie à l'orientation originelle de l'ovule (oblique par rapport au septum), mais aussi à l'accroissement de la graine qui se fait tant horizontalement que vers l'extérieur du septum (Igersheim 1992). Il en résulte un développement de la graine orienté vers le flanc opposé à la loge de l'ovule avortée (fig. 21A,B).

Les fruits au sein du genre *Craterispermum* semblent être assez appréciés des mammifères et/ou des oiseaux frugivores et ne perdurent pas sur les rameaux après leur maturité (Taedoumg *et al.* 2011). Sur le terrain, il est en effet fréquent d'observer des fruits partiellement mangés sur les rameaux (fig. 20F).

Bien que les fruits de certains taxons soient assez caractéristiques par leur forme (*C. robbrechtianum*) ou par leur couleur (*C. inquisitorium*), leur valeur systématique reste assez faible et ne permet pas de distinguer de grands groupes d'espèces au sein du genre, contrairement à d'autres groupes de Rubiaceae (Nguembou 2008).

3.1.11. Graines

Les graines au sein du genre *Craterispermum* sont essentiellement de forme sphéroïdale à subsphéroïdale (fig. 22A). Elles sont de couleur brun foncé, ont un diamètre variant entre 2 et 8 mm et sont cratériformes avec la face adaxiale présentant une excavation ovale relativement profonde ($\pm 1,5-5 \times 4$ mm).

L'exotesta, paroi la plus externe de la graine, a longtemps été considéré comme absent dans le genre (Robbrecht 1988), avant d'être finalement révélé et décrit comme atypique. En effet, l'exotesta dans le genre *Craterispermum* est discontinu avec des cellules isolées portant des épaissements annulaires.

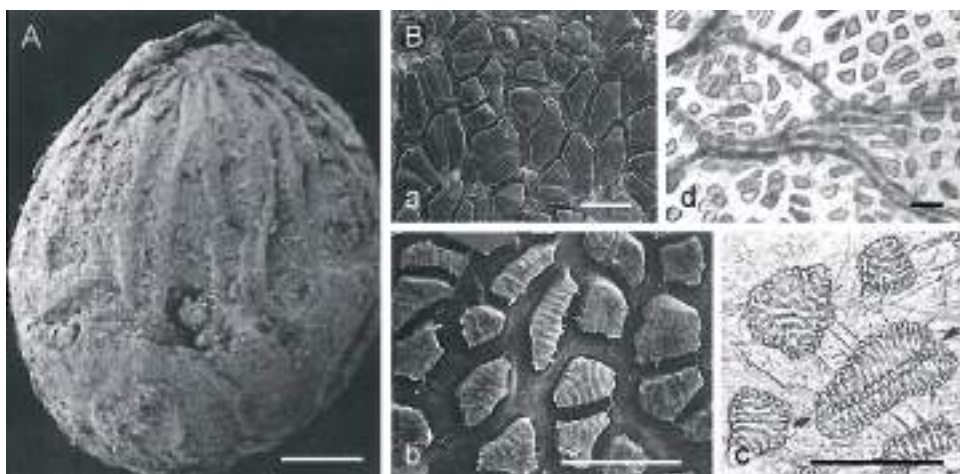


Fig. 22. Graine de *Craterispermum laurinum*. **A.** Endocarpe enrobant la graine (MO) ; **B.** Cellules de l'exotesta (MEB & MO). **a** : graine immature (MEB), **b** : graine presque mature (MEB), **c** : vue détaillée de **b** (flèches : épaissement des cellules) (MO) ; **d** : paroi du testa d'une graine presque mature (MO). Échelle : 100 µm. (Igersheim 1992 ; fig. 4d, 6a-d.)

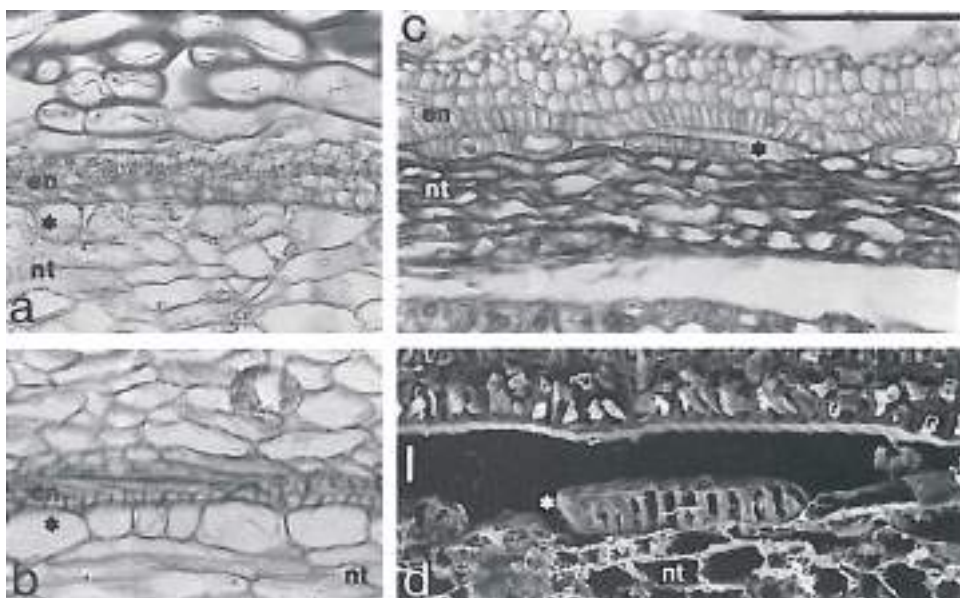


Fig. 23. Comparaison du testa chez une graine immature et chez une graine presque mature. **a, b** : graine immature à la surface de l'exotesta continue ; **c** : graine mature à cellules de l'exotesta isolées et endocarpe un peu plus proéminent. **d** : vue détaillée de **c** (MEB). Toutes les sections ont la même orientation (du haut vers le bas : en : endocarpe ; * : exotesta ; nt : endotesta). **a, c, d** : *C. laurinum* ; **b** : *C. schweinfurthii*. Échelles : **a, b, c** = 100 µm ; **d** = 10 µm. (Igersheim 1992 ; fig. 5a-d.)

Les épaisissements s'étendent ensuite à toute la circonférence de l'exotesta et sont présents sur les parois tangentielles internes et externes ainsi que sur les parois radiales (Igersheim 1992). Cette structure de l'exotesta est unique dans la famille des Rubiaceae bien qu'un exotesta discontinu soit également présent dans le genre *Coffea* mais en diffère clairement par le type d'épaissement des cellules constitutives. Contrairement aux autres Rubiaceae, les cellules constituant l'exotesta chez *Craterispermum* cessent leur croissance à un stade de leur évolution. Le développement de la graine continue et l'augmentation de volume a pour conséquence de distendre la paroi sous-jacente (endotesta) et de créer une sorte de discontinuité dans l'exotesta par isolement des cellules, ce qui leur confère un aspect en puzzle avec des cellules bien individualisées (Igersheim 1992) (fig. 22B,23).

3.1.12. Habitat

Les espèces du genre *Craterispermum* occupent le sous-bois des forêts tropicales humides et les galeries forestières en savane. Elles semblent affectionner les sols plus ou moins sableux, souvent rocailleux et hydromorphes. En effet, sans être exclusives, elles se trouvent en bordure de rivières et/ou dans des zones périodiquement inondées.

Les taxons endémiques du domaine bas-guinéen sont principalement localisés en forêt humide sempervirente (à l'exception de *C. capitatum* présente majoritairement dans les forêts plus sèches et semi-caducifoliées). Deux espèces sont exclusivement rencontrées en haute altitude : *C. longipedunculatum* (1400-1600 m) et *C. rumpianum* (900-1400 m), respectivement confinées aux étages montagnard et submontagnard.

Les espèces à large distribution, telles que *C. caudatum*, *C. cerinanthum* et *C. schweinfurthii*, présentent une grande plasticité écologique et colonisent des habitats très variés. Elles se retrouvent tant dans les forêts primaires que secondaires, mais aussi dans les galeries forestières en savane. Elles ne présentent pas non plus de spécificité en fonction de l'altitude et sont présentes de 0-1000 m, de 0-2025 m et de 0-2000 m respectivement.

3.2. Taxonomie

Le traitement taxonomique réalisé dans le cadre de cette révision repose sur l'examen de 1615 spécimens d'herbier en provenance des instituts suivants : BM, BR, BRLU, G, K, P, MO, MPU, SCA, WAG et YA (Holmgren *et al.* 1990 ; mis à jour par Thiers 2018). La terminologie descriptive suit en grande partie Anonyme (1962) et Robbrecht (1988). Dans les descriptions, les corolles ne sont pas incluses dans les dimensions des inflorescences et les couleurs indiquées (exception faite des fleurs et des fruits) sont celles du matériel à l'état sec. Le nombre de fleurs par inflorescence est décrit comme suit : uniflore (une seule fleur), pauciflore (entre 2 et 10 fleurs), multiflore (plus de 10 fleurs). De nombreux éléments du lexique disponible à la fin de ce document sont repris et adaptés de Douzet (2017).

Tableau 5. Liste des taxons publiés dans le genre *Craterispermum* par ordre chronologique. * indique les noms placés en synonymie

Année	Espèce	Auteurs	Protologue	Origine du type
1849	<i>C. laurinum</i>	Benth.	<i>Niger Fl.</i> 411	Sierra Leone
1877	* <i>C. brachynematum</i>	Hiern	<i>Fl. Trop. Afr.</i> 3 : 161	Nigeria
1877	* <i>C. montanum</i>	Hiern	<i>Fl. Trop. Afr.</i> 3 : 162	São Tomé
1877	<i>C. microdon</i>	Baker	<i>Fl. Mauritius</i> : 145	Seychelles
1877	<i>C. cerinanthum</i>	Hiern	<i>Fl. Trop. Afr.</i> 3 : 161	Nigeria
1877	<i>C. schweinfurthii</i>	Hiern	<i>Fl. Trop. Afr.</i> 3 : 161	Soudan
1895	* <i>C. orientale</i>	K. Schum.	<i>Pflanzenw. Ost-Afrikas</i> , C. 2 : 387	Tanzanie
1899	* <i>C. congolanum</i>	De Wild. & T. Durand	<i>Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique</i> 38 : 90	RD Congo
1899	* <i>C. dewevrei</i>	De Wild. & T. Durand	<i>Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique</i> 38 : 88	RD Congo
1899	* <i>C. angustifolium</i>	De Wild. & T. Durand	<i>Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique</i> 38 : 89	RD Congo
1902	* <i>C. grumileoides</i>	K. Schum.	<i>Bot. Jahrb. Syst.</i> 32 : 145	Angola
1903	* <i>C. reticulatum</i>	De Wild.	<i>Ann. Mus. Congo Belge, Bot.</i> , IV, 1 : 158	RD Congo
1912	<i>C. ledermannii</i>	K. Krause	<i>Bot. Jahrb. Syst.</i> 48 : 417	Cameroun
1913	<i>C. aristatum</i>	Wernham	<i>Cat. Pl. Oban</i> : 51	Nigeria
1917	<i>C. inquisitorium</i>	Wernham	<i>J. Bot.</i> 55 : 80	Angola
1920	<i>C. caudatum</i>	Hutch.	<i>Bull. Misc. Inform. Kew</i> 1920 : 23	Sierra Leone
1923	* <i>C. goossensii</i>	De Wild.	<i>Pl. Bequaert.</i> 2 : 282	RD Congo
1923	* <i>C. brieiyi</i>	De Wild.	<i>Pl. Bequaert.</i> 2 : 281	RD Congo
1931	* <i>C. gracile</i>	A. Chev.	<i>Fl. West. Trop. Afr.</i> 2 : 116	Côte d'Ivoire

Année	Espèce	Auteurs	Protologue	Origine du type
1960	<i>C. longipedunculatum</i>	Verdc.	<i>Kew Bull.</i> 14 : 350	Tanzanie
2011	<i>C. parvifolium</i>	Taoudoum & Sonké	<i>Nord. Jour. Bot.</i> 29 : 700-707	Cameroun
2011	<i>C. robbrechtianum</i>	Taoudoum & Sonké	<i>Nord. Jour. Bot.</i> 29 : 700-707	Cameroun
2013	<i>C. deblockianum</i>	Taoudoum & Hamon	<i>Blumea</i> 57 : 236-242	Gabon
2013	<i>C. rumpianum</i>	Taoudoum & Hamon	<i>Blumea</i> 57 : 236-242	Cameroun
2013	<i>C. sonkeanum</i>	Taoudoum & Hamon	<i>Blumea</i> 57 : 236-242	Guinée équatoriale
2015	<i>C. cervicorne</i>	De Block & Randriamb.	<i>Phytotaxa</i> 206 (1) : 79-89	Madagascar
2015	<i>C. motleyanum</i>	De Block & Randriamb.	<i>Phytotaxa</i> 206 (1) : 79-89	Madagascar
2015	<i>C. puffianum</i>	De Block & Randriamb.	<i>Phytotaxa</i> 206 (1) : 79-89	Madagascar
2017	<i>C. capitatum</i>	Taoudoum & De Block	<i>PhytoKeys</i> 83 : 103-118	RD Congo
2017	<i>C. gabonicum</i>	Taoudoum & De Block	<i>PhytoKeys</i> 83 : 103-118	Gabon

3.2.1. Le genre *Craterispermum*

Craterispermum Benth. in Hook., *Niger Fl.* : 411 (1849). Hook.f. in *Genera Plantarum* 2 : 112 (1873) ; Aubréville, *Fl. For. Côte d'Ivoire* 3 : 308 (1959) ; Verdcourt, *Kew Bull.* 28 : 433 (1973) ; Verdcourt, *Fl. East Trop. Afr.* 1 : 162 (1976) ; Sosef *et al.*, *Scripta Bot. Belg.* 35 : 341 (2006) ; Hawthorne & Jongkind, *Wood. Pl. West. Afr. For.* : 643 (2006). TYPE : *Craterispermum laurinum* (Poir.) Benth. in Hook., *Niger Fl.* : 411 (1849). Spécimen Type : Sierra Leone. (fl), *Poiret* s.n. (P holo ! [00553429]).

Arbrisseaux, arbustes ou arbres de petite taille, à branches horizontales, entièrement glabres extérieurement. Raphides présentes. Jeunes rameaux à texture lisse ou granuleuse, souvent à entrenœuds présentant deux côtes longitudinales fines dans l'axe des stipules ou des canalicules aux environs des nœuds. **Stipules** interpétiolaires, entières, caduques ou persistantes, triangulaires ou oblongues, connées à la base, subtronquées ou surmontées d'une cuspidé de forme triangulaire ou en aiguille, portant parfois une carène sur la face dorsale. **Feuilles** à pétiole canaliculé ; limbe elliptique, oblong, obovale ou lancéolé, papyracé, subcoriace ou coriace, vert jaunâtre, vert grisâtre, marron jaunâtre ou vert pâle à l'état sec, à base cunéiforme, à sommet obtus, brièvement ou longuement acuminé ; nervure principale déprimée sur la face supérieure et saillante sur la face inférieure ; nervures secondaires généralement marquées ; nervilles réticulées, à mailles de taille très variable, et à visibilité tout aussi variable. Domaties absentes. **Inflorescences** axillaires à supra-axillaires et en paires

opposées, pédonculées ou rarement sessiles, dressées ou rarement pendantes, disposées en cymes subcapitées ou ramifiées, uni-, pauci- ou multiflores ; pédoncules aplatis ou subcylindriques ; bractées et bractéoles triangulaires ou ovales, à sommet aigu, acuminé, aristé ou subtronqué, portant souvent des cils et des collètes épars sur les marges ; boutons floraux à sommet obtus. **Fleurs** hermaphrodites, hétérostyles, 4-5 ou rarement 6-mères, sessiles ou subsessiles ; calice et hypanthium verts ou vert blanchâtre, parfois teintés de violet, corolle blanche ou blanc verdâtre, anthères et filaments blancs. Calice cupuliforme, subtronqué ou à courtes dents aiguës ; collètes parfois présents intérieurement à la base du tube calicinal et sur les marges des lobes. Corolle à tube cylindrique ou étroitement infundibuliforme, pubescent ou glabre intérieurement ; lobes oblongs ou lancéolés, intérieurement pubescents à la base ou glabres, à sommet aigu portant parfois un court mucron interne. Anthères insérées en dessous de la gorge de la corolle, exsertes ou incluses en fonction des formes florales, linéaires à oblongues, dorsifixes, dépourvues d'appendice stérile à leur sommet. Ovaire biloculaire, avec un ovule par loge, à placentation axile. Style inclus ou exsert en fonction des formes florales, filiforme, glabre ; stigmate bilobé ; disque annulaire charnu, glabre. **Fruits** drupacés, charnus, monospermes, généralement asymétriques, globuleux, urcéolés, coniques, lisses, généralement couronnés du calice persistant, péricarpe vert, vert blanchâtre ou grisâtre à l'état jeune et violet, bleu sombre, noir ou rarement rouge à maturité, sessiles ou pédicellés. Graines sphéroïdales à subsphéroïdales, brun foncé, cratériformes.

À la faveur de la présente révision, 15 espèces et 5 variétés sont reconnues au sein du genre *Craterispermum* sur le continent africain. Ce sont des espèces de sous-bois des forêts primaires et secondaires et des galeries forestières en savane, de basse, moyenne et haute altitudes. Le genre est présent en Afrique subsaharienne, dans les îles du golfe de Guinée (Annobon, São Tomé et Príncipe), à Madagascar et aux Seychelles. Il est essentiellement distribué dans la région guinéo-congolaise, et le domaine bas-guinéen en est le centre de diversification spécifique. Il montre cependant une irradiation dans les zones de transition guinéo-congolaise/soudanienne et guinéo-congolaise/zambézienne.

3.2.2. Clés de détermination des espèces

Clé des espèces de *Craterispermum* du domaine haut-guinéen

1. Jeunes rameaux présentant deux côtes longitudinales, parfois peu marquées ; stipules rarement caduques ; cuspidés stipulaires en pointe, de ± 2 mm de long ; limbes subcoriaces ou coriaces, de $5-15 \times 1,7-5,3$ cm ; inflorescences toujours subcapitées ; bractéoles et fleurs densément disposées au sommet des pédoncules ; fruits pédicellés ; pédicelles de $3-5(-8)$ mm de long..... **C. caudatum** (Côte d'Ivoire, Ghana, Guinée (Conakry), Liberia, Sénégal, Sierra Leone)
- Jeunes rameaux sans côtes longitudinales ; stipules persistantes ; cuspidés stipulaires inexistantes (stipules subtronquées) ou triangulaires, de moins de 1 mm de long ; limbes papyracés ou coriaces de $5-23 \times 1,6-7,5$ mm de long ; inflorescences majoritairement ramifiées à maturité ; bractéoles et fleurs assez lâchement disposées sur les ramuscules inflorescentiels ; fruits pédicellés ou sessiles.....2

2. Feuilles acuminées ; acumen de 7-18 mm de long ; pédoncules fins, de (7-)10-23 mm de long ; limbes papyracés ; nervilles à réticulation lâche modérément visibles à l'état sec ; inflorescences majoritairement pseudo-dichotomiques à maturité ; ramuscules inflorescentiels de (1,5-)4,5-21 mm de long ; jeunes rameaux toujours fins et cylindriques même à proximité des nœuds ; fruits sessiles.....**C. cerinanthum** (Bénin, Côte d'Ivoire, Ghana, Togo)
- Feuilles à sommet obtus ou très rarement acuminé ; acumen de 0-5(-7) mm de long ; pédoncules robustes, de (5,5-)9-25 mm de long ; limbes coriaces ; nervilles à réticulation fine, très visibles à l'état sec ; inflorescences ramifiées ; ramuscules inflorescentiels de (3-)5-24 mm de long ; jeunes rameaux très souvent robustes et canaliculés aux abords des nœuds ; fruits pédicellés ou très rarement subsessiles ; pédicelles de (1-)2,5-5 mm.....**C. laurinum** (Côte d'Ivoire, Gambie, Guinée-Bissau, Guinée [Conakry], Liberia, Mali, Sénégal, Sierra Leone)

Clé des espèces de *Craterispermum* de la mosaïque régionale du lac Victoria, du centre régional swahilien et de la zone de transition régionale Kalahari/Highveld

1. Pédoncules trapus de 1,4-7(-10) mm de long ; inflorescences très compactes, subcapitées avec fleurs et bractéoles densément disposées sur les ramuscules, pauciflores ; ramuscules inflorescentiels courts de 0-3(-5) mm de long ; tubes corollins pubescents à l'intérieur, de 4-7 mm de long.....**C. schweinfurthii** (Éthiopie, Kenya, Malawi, Mozambique, Soudan, Tanzanie, Zambie, Zimbabwe)
- Pédoncules fins de 15-42 mm de long ; inflorescences lâches, très souvent pseudo-dichotomiques (rarement subcapitées à l'état jeune) avec fleurs et bractéoles très lâchement disposées le long des ramuscules inflorescentiels, uni, bi, pauciflores ; ramuscules inflorescentiels de 4-12 mm de long ; tubes corollins entièrement glabres, de 7-11 mm de long.....**C. longipedunculatum** (Tanzanie)

Clé des espèces de *Craterispermum* des domaines bas-guinéen et congolais

1. Bractéoles de 3-6 mm de long, à sommet longuement aristé ; pédoncules de 1-5 mm.....2
- Bractéoles de 0,3-2(-6) mm de long, subtronquées ou à sommet largement triangulaire ; pédoncules de 1,4-23 mm.....3
2. Cuspides stipulaires largement triangulaires, de 1-3(-4,5) mm de long ; 5-6 paires de nervures secondaires ; nervilles lâchement et irrégulièrement réticulées ; fleurs 5-mères ; calice à lobes égaux ; limbes de 11-25,5×4-8 cm.....**C. aristatum** (sud-ouest Cameroun, sud-est Nigeria)
- Cuspides stipulaires fines en aiguille, de 4-13 mm de long ; 10-12 paires de nervures secondaires ; nervilles finement et ± régulièrement réticulées ; fleurs 4-mères ; calice à lobes inégaux ; limbes de 6,5-14×2-4,8 cm.....**C. sonkeanum** (Gabon, Guinée équatoriale-Annobon)

3. Nervilles invisibles à l'œil nu sur les deux faces et/ou très lâches, surtout à l'état frais ; feuilles toujours subcoriaces à coriaces.....4
 - Nervilles plus denses et visibles à l'œil nu sur les deux faces tant à l'état sec que frais ; feuilles coriaces ou papyracées.....8
4. Jeunes rameaux à deux côtes longitudinales ; pédoncules plutôt fins, de 4-150 mm de long, dressés ou pendants ; fruits rouge vif à maturité.....**C. inquisitorium** (Cabinda, Congo, Gabon, RD Congo)
 - Jeunes rameaux dépourvus de côtes ; pédoncules robustes, de (0,6-)2-23 mm de long, toujours dressés ; fruits violets ou bleu foncé à noirs à maturité.....5
5. Inflorescences subcapitées et entièrement couvertes par des bractées engainantes (donnant un aspect de fruits immatures) chez les jeunes inflorescences ; nervures secondaires clairement ascendantes et formant des angles aigus avec la nervure principale ; bractées involucrentes, imbriquées les unes dans les autres surtout à la base ; bractées et bractéoles de 6-8 × 5-8 mm et 6 × 3 mm respectivement dans la forme brévistyle et ± 2 × 1,5-2 mm et 0,7-2 × 1-2 mm respectivement dans la forme longistyle ; tubes corollins de 6-12 mm et 4-5 mm de long dans la forme brévistyle et longistyle respectivement**C. gabonicum** (Gabon)
 - Inflorescences généralement ramifiées et non entièrement couvertes par les bractées dans les stades jeunes ; nervures secondaires non ascendantes ; bractées non engainantes ; bractées et bractéoles ± 1-4 et ± 1-2 mm de long respectivement, ne différant pas d'une forme florale à l'autre ; tube corollin de 4-8,5 mm de long dans les deux formes florales.....6
6. Bractées et bractéoles de ± 4 et ± 2 mm de long respectivement ; inflorescences de 6-90 mm de long, modérément à très compactes, subcapitées ou ramifiées (ramuscules inflorescentiels pouvant atteindre 60 mm) ; pédoncule de 1,1-26 mm de long ; limbes de 7-35 × 2,5-13,5 cm ; tubes corollins de 6-8,5 mm de long ; tubes calicinaux de 1-1,3 mm de long.....**C. ledermannii** (Cameroun, Gabon, Guinée équatoriale-Annobon)
 - Bractées et bractéoles ± égales de 1-1,5 mm de long ; inflorescences de 2,2-20 mm de long, très compactes, capitées, subcapitées ou ramifiées (ramuscules inflorescentiels de 4,5-15 mm) ; pédoncule de (0,6-)2-7 mm de long ; limbes de 6-23 × 1,5-8 cm ; tubes corollins de ± 4 mm de long ; tubes calicinaux de 0,4-0,7 mm de long.....7
7. Inflorescences courtement ramifiées (2-3 ramuscules très denses de 4,5-15 mm) ou subcapitées ; fruits en cône allongé (urcéolés ou subglobés) à maturité, généralement plus larges à la base ; limbes à face supérieure généralement mate ; jeunes rameaux à texture lisse, toujours cylindriques ; fruits très rarement pédicellés (pédicelles de ± 2 mm).....**C. robbrechtianum** (Cameroun, Gabon)
 - Inflorescences capitées ; fruits ovoïdes à maturité ; limbes à face supérieure généralement luisante ; jeunes rameaux très souvent à texture finement granuleuse, généralement quadrangulaires et canaliculés aux abords des

- nœuds ; fruits jamais pédicellés.....**C. capitatum**
(sud-ouest Cameroun, sud Congo, Nigeria, RD Congo)
8. Cuspides stipulaires triangulaires et fines, de 1,5-8 mm de long ; fruits pédicellés ; nervation ± régulièrement réticulée avec des nervures secondaires parallèles et ± perpendiculaires à la nervure principale.....9
– Cuspides stipulaires courtes et largement triangulaires ou subtronquées, de ± 1 mm de long ; fruits sessiles ; nervation irrégulièrement réticulée avec des nervures secondaires non perpendiculaires à la nervure principale.....12
9. Stipules persistantes ; limbes papyracés, de 3,3-11 × 0,9-3,5 cm ; fruits courtement pédicellés ; pédicelles de 1-1,5 mm de long ; inflorescences portant 1 à 4 fleurs ; pédoncules de 0,5-4,5 mm de long ; nervilles et nervures parallèles et ± perpendiculaires à la nervure principale.....**C. parvifolium**
(Cameroun, Gabon)
– Stipules caduques ou subcaduques ; limbes subcoriaces à coriaces ou papyracés, de 5-25 × 1,9-7,5 cm ; fruits longuement pédicellés ; pédicelles de 2,5-9 mm de long ; inflorescences portant de 3 à plusieurs fleurs ; pédoncules de 0,5-9 mm de long ; nervilles et nervures pas comme ci-dessus (irrégulièrement réticulées).....10
10. Jeunes rameaux à texture lisse ; 6-12 paires de nervures secondaires ; limbes de 5-15 × 1,7-5,3 cm ; pédoncules de 4-9 mm de long.....**C. caudatum** (Cameroun, Gabon, Nigeria)
– Jeunes rameaux à texture granuleuse ; 14-16 paires de nervures secondaires ; limbes de 8,5-25 × 3,2-7,5 cm ; pédoncules de 0,5-5 mm de long.....**C. deblockianum** (Gabon)
11. Stipules caduques ; inflorescences sessiles, subcapitées ; limbes subcoriaces à aspect ondulé sur les rebords à l'état sec ; nervilles assez finement réticulées ; jeunes rameaux à écorce rapidement ligneuse, plissée longitudinalement et plutôt liégeuse à l'état sec.....**C. rumpianum** (sud-ouest Cameroun)
– Stipules persistantes ; inflorescences pédonculées, pseudo-dichotomiques ou rarement subcapitées surtout à l'état jeune ; limbes coriaces ou papyracés, à aspect non ondulé à l'état sec ; nervilles très finement ou lâchement réticulées ; jeunes rameaux à texture lisse à l'état sec.....12
12. Pédoncules fins, de (7-)10-20 mm de long ; limbes papyracés ou très rarement subcoriaces ; nervilles à réticulation lâche ; inflorescences pseudo-dichotomiques avec bractéoles et fleurs lâchement disposées le long de 2 à 3 ramuscules inflorescentiels ou très rarement subcapitées, surtout à l'état jeune ; ramuscules inflorescentiels de (1,5-)4,5-21 mm de long, acumens de 7-18 mm de long.....**C. cerinanthum** (Cameroun, Congo, Gabon, Guinée équatoriale-Annobon, Nigeria, Príncipe, RD Congo, São Tomé)
– Pédoncules trapus de 1,4-7(10) mm de long ; limbes subcoriaces à coriaces ; nervilles à réticulation plutôt fine, inflorescences subcapitées avec bractéoles et fleurs densément disposées au sommet des pédoncules ; ramuscules inflorescentiels de moins de 4(-4,9) mm de long ; acumens de 5-12 mm de long.....**C. schweinfurthii** (Angola, Burundi, Cameroun, Congo, Gabon, Nigeria, Ouganda, RD Congo, République centrafricaine, Rwanda, Tchad)

3.2.3. Description des taxons

***Craterispermum aristatum* Wernham, in Rendle et al.**

Cat. Pl. Oban : 51 (1913) (figs. 25, 26). TYPE : Nigeria du Sud, Oban, 1911 (fl), Talbot P.A. 251 (BM holo ! [000903494], K iso ! [000379499], [00379498]).

Arbuste ou petit arbre, 1-7 m de haut ; jeunes rameaux gris à marron verdâtre, s'assombrissant fortement vers les derniers entrenœuds, à texture très granuleuse, plutôt robustes. **Stipules** persistantes, triangulaires, 4-8 mm de long, très souvent surmontées d'une cuspidé de 1-3(-4,5) mm de long, carène saillante sur la face dorsale. **Feuilles** à pétiole de 8-25 mm de long, limbe elliptique à oblong, subcoriace, 11-25,5 × 4-8 cm, gris verdâtre à vert jaunâtre sur la face supérieure et marron jaunâtre sur la face inférieure, mais jeunes feuilles généralement marron sombre à noires, sommet longuement et assez brusquement acuminé ; acumen de 8-20 mm de long ; 5-6 paires de nervures secondaires proéminentes sur les deux faces, se ramifiant vers la marge en se confondant avec le réseau réticulé des nervilles ; nervilles à réticulation irrégulière et relativement lâche, mais clairement marquées sur les deux faces. **Inflorescences** axillaires à supra-axillaires jusqu'à 6 mm au-dessus du nœud, 8-16,5 × 2,5-6,5 mm, pauciflores, disposées en petites cymes subcapitées ; pédoncule trapu, subcylindrique, 0,8-4,5 mm de long ; bractées et bractéoles à base largement triangulaire à ovale, à sommet aristé, respectivement de 7-11 mm et 3-6 mm de long. **Fleurs** probablement hétérostyles (mais forme brévistyle seule connue), 5-mères, sessiles ; calice et hypanthium verts ; corolle blanche ; anthères violacées et filaments blancs ; calice à tube de 1,5 mm de long ; lobes en petites dents triangulaires de moins de 1 mm de long ; corolle à tube subcylindrique, ± 6 mm de long, faiblement pubescent à la gorge ; lobes ± 4 mm de long, intérieurement pubescents sur le quart inférieur ; mucron interne absent ; étamines à anthères exsertes ; anthères ± 1 mm de long ; filaments ± 2 mm de long ; style inclus, ± 2 mm de long, stigmate bilobé. **Fruits** subglobuleux, 8-14 × 4,5-7,5 mm, sessiles, pourpre blanchâtre à maturité.

Notes : le matériel examiné étant très incomplet, certains éléments de la description de la fleur ont été tirés du protologue (Wernham 1913).

Cette espèce est proche de *C. sonkeanum* en raison de ses bractées à sommet aristé, ses pédoncules courts et ses inflorescences subcapitées. Mais cette dernière en diffère par ses stipules longuement cuspidées, le nombre de nervures secondaires (5-6 paires pour *C. aristatum*, 10-12 paires pour *C. sonkeanum*), le nombre de pièces florales (5-mères pour *C. aristatum*, 4-mères pour *C. sonkeanum*), la taille des lobes calicinaux (égaux pour *C. aristatum*, inégaux pour *C. sonkeanum*), et la réticulation des nervilles (lâchement réticulées pour *C. aristatum*, densément pour *C. sonkeanum*).

Phénologie : fleurit en décembre, en février, d'avril à juillet, et en septembre ; fructifie d'avril à mai et en novembre.

Habitat : forêt primaire ± perturbée, forêt secondaire, bordure de rivière rocailleuse ;
Alt. : 50-300 m.

Noms vernaculaires : -

Usage : infusion d'écorce utilisée en guise de teinture noire (Thomas D.W. 8096).

Statut de conservation préliminaire : vulnérable [VU B1ab (ii, iii)]. La zone d'occurrence (EOO) de *C. aristatum* est de 6464 km². L'espèce est présente dans moins de 10 localités quasiment toutes situées dans une aire protégée (Parc national de Korup). L'espèce est assez rare et sa distribution est très restreinte.

Distribution : endémique du SO Cameroun et SE Nigeria (fig. 24).

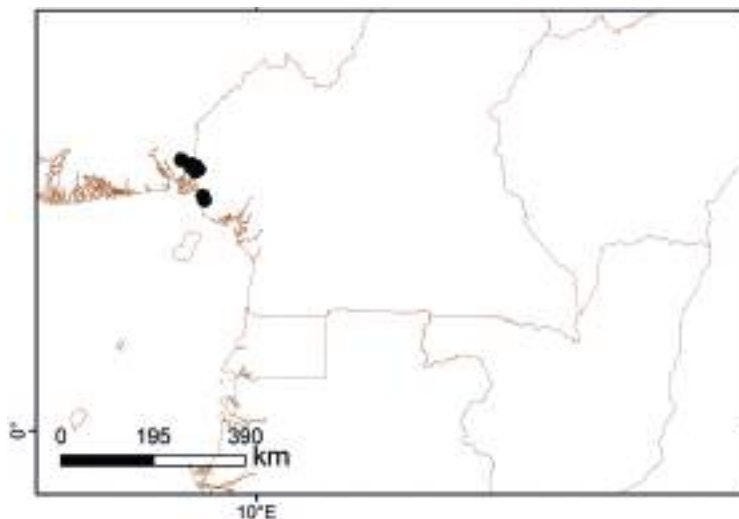


Fig. 24. Distribution de *Craterispermum aristatum*.



Fig. 25. *Craterispermum aristatum*. (Crédits photographiques - A : Kenfack, D. ; B : Droissart, V.)

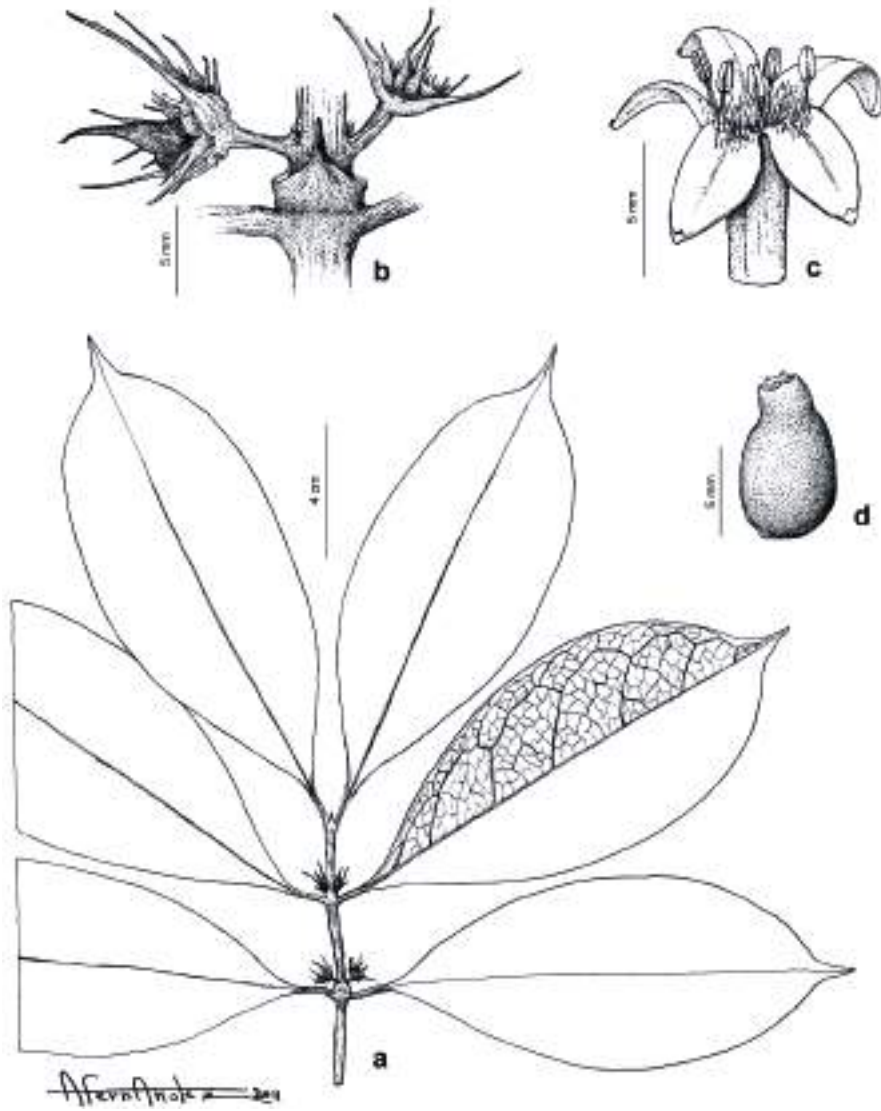


Fig. 26. *Craterispermum aristatum*. **A.** Rameau florifère. **B.** Nœud montrant stipule et deux inflorescences avec bractées, bractéoles et calices résiduels. **C.** Corolle de fleur brevistyle montrant les étamines exsertes. **D.** Fruit immature.

***Craterispermum capitatum* Taedoumg & De Block**

Phytokeys 83 : 103-118 (2017) (figs. 28, 29). TYPE : RD Congo, Yangambi, à 6,5 km au NW du Poste (0°46'N, 24°27'E), 6 mars 1937 (fr), *Louis J.L.P.* 3440 (BR holo ! [0000008055132]).

Arbuste ou petit arbre, 2,5-8 m de haut, glabre ; jeunes rameaux marron à marron verdâtre, à texture granuleuse, plutôt robustes, souvent à section plus ou moins quadrangulaire, à longs entrenœuds présentant généralement des canalicules au voisinage des nœuds terminaux. **Stipules** persistantes, très engainantes, tronquées à subtronquées (très rarement surmontées d'une cuspidé $\pm 0,5$ mm de long), 1-3 mm de long, carène généralement absente sur la face dorsale. **Feuilles** à pétiole de 10-17 mm de long ; limbe elliptique ou obovale, coriace, 8-20,5 \times 3-7 cm, vert, marron verdâtre ou vert doré, luisant sur la face supérieure, plus pâle sur la face inférieure, à sommet acuminé ; acumen de 7-10 mm de long ; marge révoluée ; 8-9 paires de nervures secondaires peu marquées à la face supérieure ; nervilles à réticulation lâche, très peu visibles sur les deux faces et quasi invisibles à l'état frais. **Inflorescences** supra-axillaires, 1-5 mm au-dessus du nœud, de 4-9 \times 1,8-4 mm, pauci- à multiflores, capitées ; pédoncule subcylindrique ou aplati, 1,8-7 mm de long ; bractées et bractéoles largement triangulaires, 1-1,6 mm et $\pm 0,8$ mm de long respectivement, présence de collétères épars sur les marges. **Fleurs** probablement hétérostyles (mais forme longistyle seule connue), 5-mères, sessiles ; calice et hypanthium vert blanchâtre ; corolle blanche ; anthères et filaments blancs ; calice à tube de 0,5-0,7 mm de long, subtronqué ou à petites dents aiguës de $\pm 0,3$ mm de long, portant des collétères épars sur les marges ; corolle à tube cylindrique de 4-5 mm de long, pubescent à la gorge ; lobes $\pm 2,5$ mm de long, glabres, à sommet aigu portant un court mucron interne ; anthères subincluses de 1,1 mm de long ; filaments $\pm 0,2$ mm de long ; hypanthium $\pm 1,1$ mm de long ; style exsert, ± 6 mm de long ; lobes stigmatiques $\pm 1,4$ mm de long. **Infrutescences** assez fournies portant (2-)4 à 10 fruits. **Fruits** ovoïdes 8-10 mm de diamètre, sessiles, successivement verts, vert blanchâtre et enfin violets à noir cassis à maturité.

Notes : cette espèce est assez proche de *C. robbrechtianum* du fait de ses feuilles coriaces, sa nervation effacée à l'état frais, la longueur de ses pédoncules et enfin la forme de ses jeunes fruits. Elle en diffère cependant par la structure en capitule de son inflorescence, la forme ovoïde de ses fruits à maturité, la texture granuleuse de ses jeunes rameaux, ses entrenœuds relativement longs et ses feuilles à face supérieure généralement plus luisante à sec. D'autre part, la tendance à la conservation des fruits sur les rameaux à sec est meilleure chez *C. capitatum*.

La distribution de cette espèce est assez atypique. Elle est présente au Nigeria, dans le Sud-ouest du Cameroun, au Congo et en RD Congo (fig. 40). Elle est absente dans le Sud du Cameroun et au Gabon. Quelques espèces de la famille des Rubiaceae présentent également cette distribution [*Hymenocoleus rotundifolius* (A. Chev. ex Hepper) Robbr. (Robbrecht 1996) et *Ixora brachypoda* DC. (De Block 1998)]. Cette distribution particulière reste encore mal expliquée mais il est probable que la forêt humide transfrontalière du Sud Cameroun et du

Gabon ne constitue pas l'habitat idéal pour cette espèce semblant préférer les forêts semi-décidues (Taedoumg *et al.* 2017).

Phénologie : fleurit de mars à mai et en octobre ; fructifie de février à mai et de septembre à novembre.

Habitat : forêt semi-caducifoliée, forêt primaire de terre ferme, forêt secondaire.
Alt. : 0-470 m.

Noms vernaculaires : RD Congo : *Botele bo lokonda* (Turumbu), *Djeli na Kupi* (-).

Usage : fétiche pour éviter les léopards.

Statut de conservation préliminaire : vulnérable : VU B2b(iii). La zone d'occurrence (EOO) de *C. capitatum* est de 1134,21 km² et sa zone d'occupation (AOO) est de 52 km² avec des cellules de 2 km. L'espèce est distribuée dans 7 sous-populations dont 2 localisées dans des aires protégées : la réserve forestière de l'Omo-Oluwa-Shasha dans l'État de Ondo au Nigeria et les parcs nationaux transfrontaliers de Korup au Cameroun et du Cross River au Nigeria. La perte d'habitat en dehors des aires protégées fait peser une menace sérieuse sur *C. capitatum*. La perte d'habitat a également été documentée pour la réserve forestière de l'Omo-Oluwa-Shasha et le Parc national du Cross River (Ite 1997 ; Adedeji & Adeofun 2014). Des études de terrain sont nécessaires pour calculer l'AOO réelle de *C. capitatum* et, étant donné que la RD Congo est mal prospectée, le nombre de collections est susceptible de s'accroître.

Distribution : Cameroun, Congo, Nigeria, RD Congo (fig. 27).

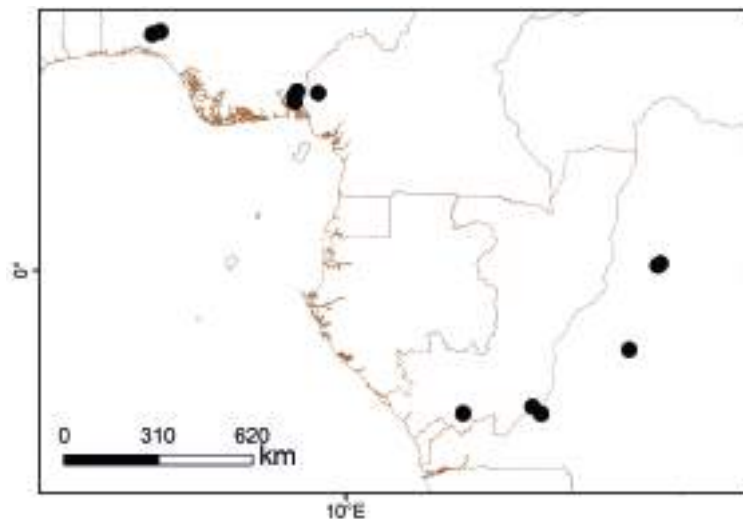


Fig. 27. Distribution de *Craterispermum capitatum*.

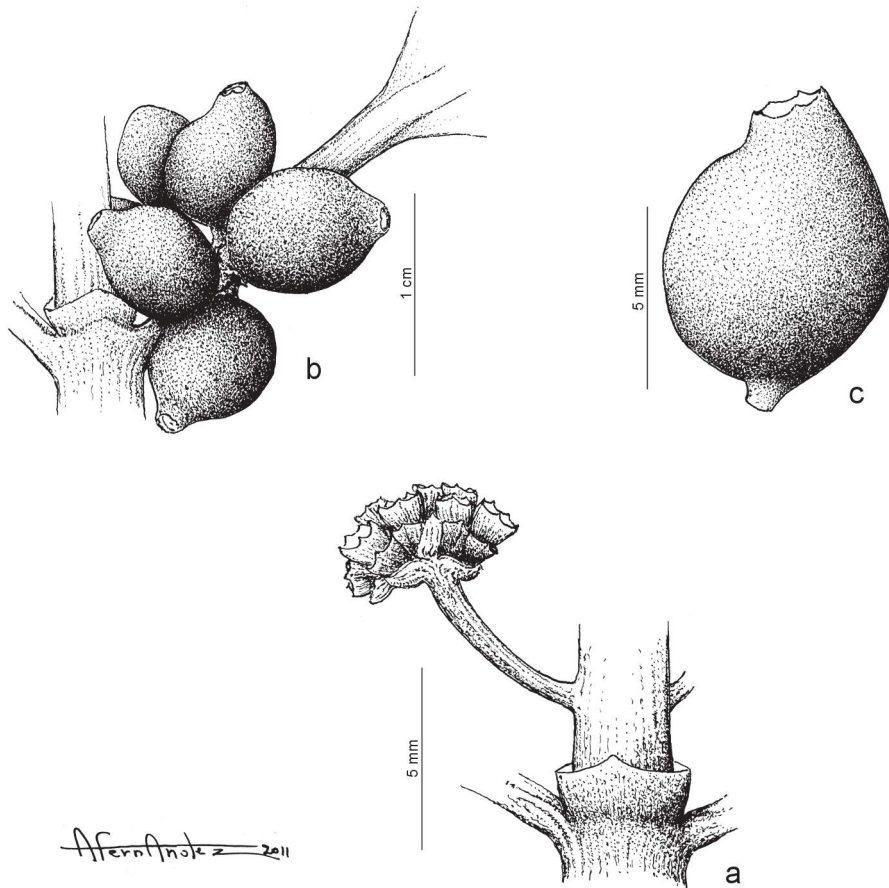


Fig. 28. *Craterispermum capitatum*. **A.** Nœud montrant une inflorescence. **B.** Nœud montrant une infrutescence portant de jeunes fruits. **C.** Jeune fruit.



Fig. 29. *Craterispermum capitatum*. (Crédit photographique - A, B : Kenfack, D.)

***Craterispermum caudatum* Hutch.**

Bull. Misc. Inform., Kew 1920 : 23-24 (1920) (figs. 31, 32). Hutchinson & Dalziel, *Fl. W. Trop. Afr.* 2, 1 : 115 (1931) ; Verdcourt, *Kew Bull.* 28 : 434 (1973). TYPE : Sierra Leone, Bandajuma, 10 mai 1914 (fl), *Aylmer G.* 78 (K holo ! [000379495]).

Craterispermum gracile A. Chev. ex Hutch. & Dalziel in Hutch. & Dalziel, *Fl. W. Trop. Afr.* 2 : 116 (1931). TYPE : Côte d'Ivoire. Bouroukrou, s.d. (fl) *Chevalier* 17017 (K holo ! [00037949]).

Arbuste ou petit arbre très ramifié, 2-6 m de haut, glabre ; jeunes rameaux, grisâtres à marron verdâtre, à texture lisse, généralement fins, à entrenœuds finement bicostés dans la continuité de l'axe des stipules. **Stipules** ± caduques, triangulaires, ± 4 mm de long, surmontées d'une cuspidé ± 2 mm de long ; carène peu marquée, collètes épars sur la face dorsale. **Feuilles** à pétiole de 5-11 mm de long ; limbe oblong à obovale ou lancéolé, subcoriace à coriace, 4-14,5 × 1,7-5,3 cm, vert jaunâtre à vert grisâtre sur la face supérieure et marron jaunâtre plus pâle sur la face inférieure, à sommet longuement et étroitement acuminé, acumen de 8-16 mm de long ; 6-12 paires de nervures secondaires, souvent perpendiculaires à la nervure médiane ; nervilles à réticulation fine, irrégulière et plus marquée à la face inférieure. **Inflorescences** axillaires à supra-axillaires jusqu'à 2,5 mm au-dessus du nœud, 3,5-9,2 × 1,5-3,2 mm, pauciflores, disposées en cymes subcapitées ; pédoncules aplatis, 4-6,5(-9) mm de long ; bractées et bractéoles triangulaires à subulées, ± 2 mm de long. **Fleurs hétérostyles** (4-)5-mères, sessiles à subsessiles. Calice et hypanthium verts, corolle blanche, anthères et filaments blancs. Calice à tube de 0,4-1,1 mm de long ; lobes en forme de petites dents aiguës, 0,2-0,4 mm de long. Corolle à tube subcylindrique, 4,5-5 mm de long, densément pubescent à la gorge ; lobes de 2-3,5 mm de long, à sommet aigu portant parfois un court mucron interne. Hypanthium de 0,7-1,2 mm de long. **Fleurs brévistyles** à anthères complètement exsertes de 1-1,5 mm de long ; filaments de 1-1,2 mm de long ; style inclus dans le tube de la corolle, 3,2-3,4 mm de long ; lobes stigmatiques ± 1 mm de long. **Fleurs longistyles** à étamines complètement incluses ; anthères de 0,8-1 mm de long ; filaments ± 0,2 mm de long ; style exsert, ± 7 mm de long ; lobes stigmatiques ± 1 mm de long. **Fruits** subglobuleux, ± 6,5 mm de diamètre, bleu sombre à noirs à maturité, pédicellés à rarement subsessiles ; pédicelles grêles de 3-5(-8) mm de long.

Notes : cette espèce est assez variable. Les spécimens du domaine bas-guinéen sont très proches de *Craterispermum parvifolium* mais en diffèrent par des infrutescences plus fournies, des pédicelles fructifères plus longs, des feuilles relativement plus coriaces. Les côtes des rameaux sont aussi moins marquées dans cette région. De plus, les nervures secondaires et inter-secondaires forment toujours des angles presque droits avec la nervure principale chez *C. parvifolium*, donnant ainsi un aspect plus régulier à la réticulation, ce qui n'est pas toujours le cas chez *C. caudatum*.

Le spécimen *Baldwin* 11572 (K, MO) a été mentionné comme méritant une attention particulière car pouvant être nouveau (Verdcourt 1973 ; Hawthorne & Jongkind 2008). Ces auteurs ont dû être influencés par la couleur jaunâtre des feuilles à

l'état sec (pas vraiment typique de *C. caudatum*) et par la présence non marquée de côtes longitudinales sur les entrenœuds. En dépit de cela, ce spécimen est bien un *C. caudatum* quoique quelque peu atypique. En effet, les stipules caduques, la disposition des nervures secondaires et la réticulation des nervilles restent assez caractéristiques des spécimens de *C. caudatum*. Les stipules encore visibles sur les nœuds terminaux correspondent bien aux stipules de *C. caudatum*. D'autre part, si on fait abstraction de la couleur jaunâtre des feuilles (caractère dont la corrélation avec l'environnement a été établie depuis) on peut assurer qu'il s'agit bien d'un *C. caudatum*.

Phénologie : fleurit et fructifie presque toute l'année.

Habitat : forêt secondaire, châblis en forêt, galerie forestière, bordure de forêt sujette au feu, forêt primaire, forêt périodiquement inondée. **Alt.** : 0-1000 m.

Noms vernaculaires : Liberia : *Lu Gbeke* (Mano) ; Sénégal : *Efok* (Yutu) ; Sierra Leone : *Nyelei* (-), *Ofatne* (Tambo), *Kbangulel* (Mende), *Newerri* (Mende).

Usage : très utilisé comme tige à mâcher (*Andoh* 4306).

Statut de conservation : préoccupation mineure [LC]. Sa zone d'occurrence (EOO) est supérieure à 20 000 km² (2 247 283 km²). Cette espèce est connue de 95 localités et de 142 spécimens. C'est une espèce très largement distribuée et à amplitude écologique assez élevée. À l'état actuel, aucune menace ne semble peser sur elle.

Distribution : Cameroun, Côte d'Ivoire, Gabon, Ghana, Guinée-Conakry, Liberia, Nigeria, Sénégal, Sierra Leone (fig. 30).

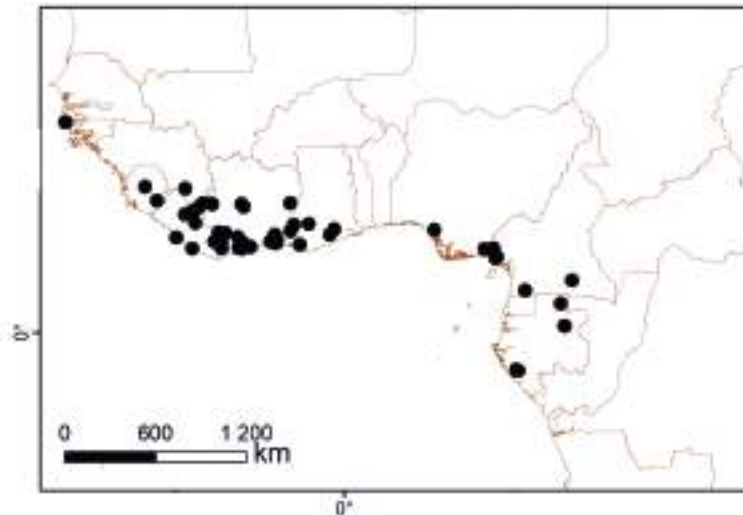


Fig. 30. Distribution de *Craterispermum caudatum*.

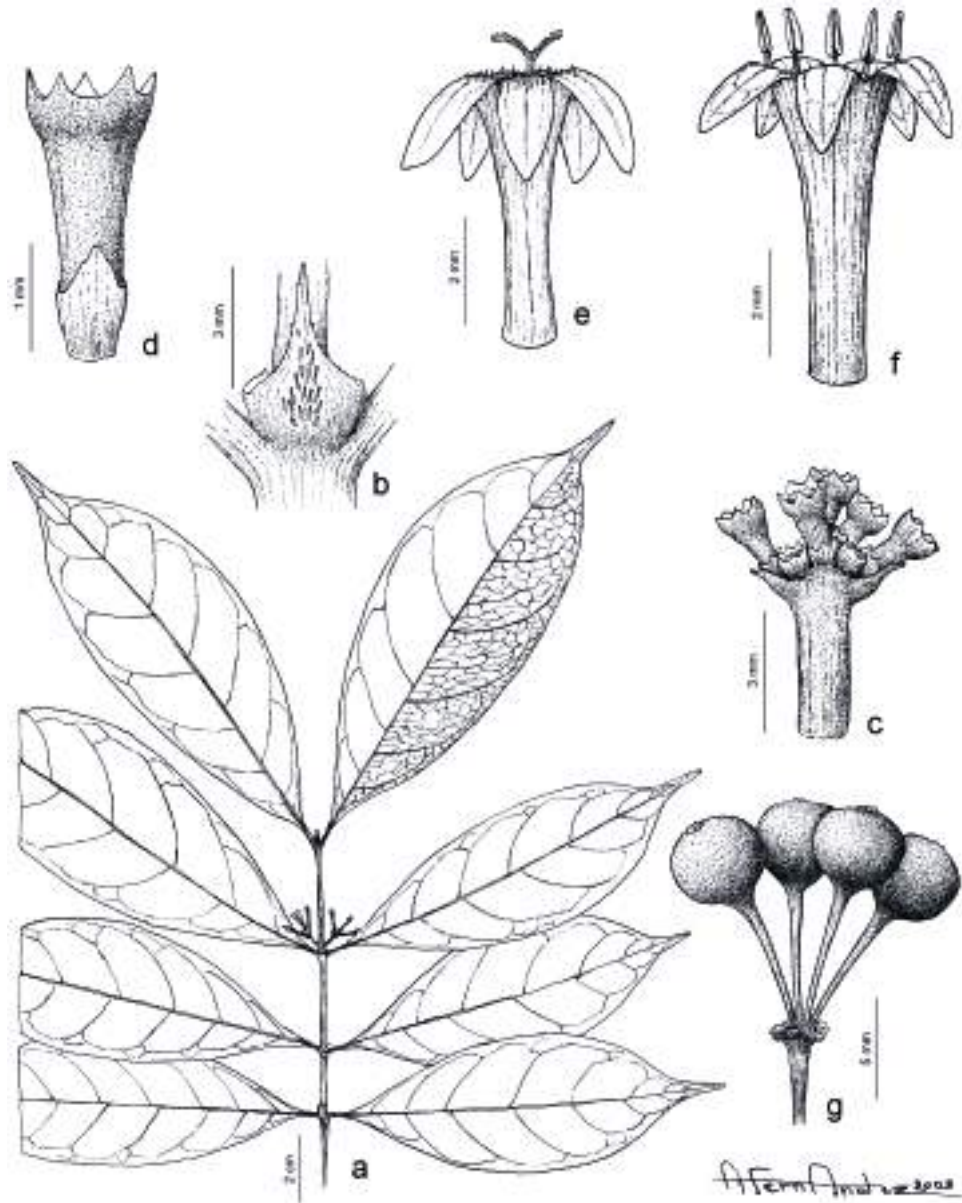


Fig. 31. *Craterispermum caudatum*. **A.** Rameau florifère. **B.** Stipule. **C.** Inflorescence portant des calices résiduels. **D.** Hypanthium, calice et bractéole de fleur longistyle. **E.** Corolle de fleur longistyle avec les lobes stigmatiques exserts. **F.** Corolle de fleur brevistyle avec les anthères exsertes. **G.** Infrutescence.

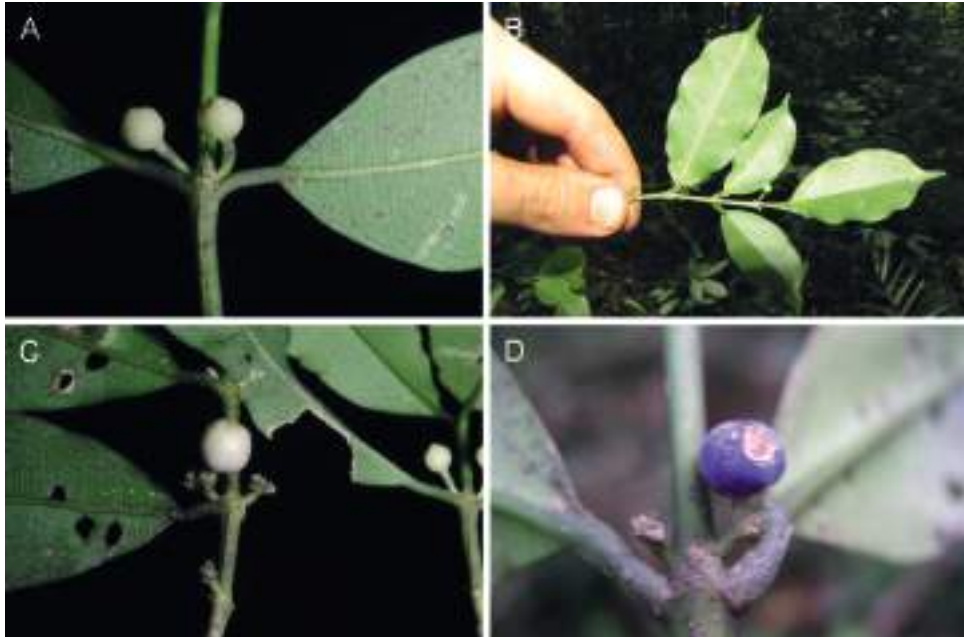


Fig. 32. *Craterispermum caudatum*. (Crédits photographiques : A,C. Bidault, E. B. Stévar, T. D. Taedoumg, H.)

***Craterispermum cerinanthum* Hiern, in Oliver**

Fl. Trop. Afr. 3 : 161 (1877) (fig. 34, 35). Hutchinson & Dalziel, *Fl. W. Trop. Afr.* 2, 1 : 115 (1931) ; Verdcourt, *Kew Bull.* 28 : 436 (1973). TYPE : Nigeria, Lagos, s.d. (fl) *Barter* 20175 (K lecto ! [000379493] désigné ici) ; Prince Island, 1861 (fl) *Mann G. s.n.* (K paralecto ! [K000379490] désigné ici).

Craterispermum brachynematum Hiern, in Oliver, *Fl. Trop. Afr.* 3 : 161 (1877). TYPE : South Nigeria, Old Calabar, mars 1863 (fl), *Thomson W.C.* 33 (K lecto ! [000379492] désigné ici) ; Old Calabar, *Dr Robb* s.n. (K paralecto ! [-] désigné ici).

Craterispermum montanum Hiern, in Oliver, *Fl. Trop. Afr.* 3 : 162 (1877). TYPE : São Tomé, Summit of the peak of the Island of St. Thomas, s.d. (fl), *Mann G.* 1070 (K lecto ! [K000379488] désigné ici) ; (São Tomé) Mucumbrara (fl, fr), *Welwitsch F.M.J.* 3158 (BM paralecto ! [000903493] désigné ici).

Craterispermum dewevrei De Wild. & T. Durand, in T. Durand & De Wild., *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 38 : 88 (1899). TYPE : RD Congo, Bolobo, 9 février 1896 (fl, fr), *Dewèvre A.* 697 (BR holo ! [0000008828552]), **syn. nov.**

Arbuste ou petit arbre, 1-17 m de haut, glabre ; jeunes rameaux gris à marron verdâtre, à texture lisse. **Stipules** persistantes, triangulaires à oblongues ou très rarement subtronquées, 2,1-5,7 mm de long, parfois surmontées d'une cuspidé triangulaire de moins de 1,4 mm de long ; carène généralement présente. **Feuilles** à pétiole de 7-18 mm de long ; limbe elliptique, oblancéolé ou obovale, papyracé à subcoriace, 7-23 × 2-7,6 cm, marron, gris ou vert jaunâtre sur la face supérieure et vert pâle ou vert jaunâtre sur la face inférieure, à sommet acuminé, acumen de 7-18 mm de long ; 6-9 paires de nervures secondaires nettement visibles sur les deux surfaces ; nervilles à réticulation généralement lâche, irrégulière et relativement marquée sur les deux faces du limbe. **Inflorescences** axillaires à supra-axillaires jusqu'à 8 mm au-dessus du nœud, (10-)13,5-23 × 8,2-20 mm, pauci- à multiflores, à fleurs lâchement disposées, pouvant très rarement présenter une disposition en cymes subcapitées avec des fleurs ± densément réunies au bout du pédoncule (surtout dans les stades jeunes), plus généralement disposées en cymes constituées de trois parties, la partie centrale étant sessile et nettement moins développée que les parties latérales qui constituent des axes de tailles très variables (jusqu'à 21 mm de long) ; pédoncules ± fins, aplatis et s'élargissant vers le sommet, 7(-10)-23 mm de long ; bractées et bractéoles étroitement triangulaires à ovales, 0,9-2,8 mm de long, ou très rarement courtement cuspidées. **Fleurs hétérostyles**, 5-mères, sessiles, odorantes à l'état frais. Calice et hypanthium verts, corolle blanc verdâtre, anthères et filaments blancs. Calice à tube de 0,4-1,3 mm de long ; portant 5 lobes en forme de petites dents aiguës, 0,2-0,6 mm de long. Corolle à tube cylindrique ou subcylindrique, 3,2-5,7 mm de long, pubescent à la gorge et intérieurement dans la moitié supérieure ; lobes oblongs à lancéolés, 2,8-5 mm de long, pubescents intérieurement (essentiellement sur la partie basale), sommet aigu. Hypanthium 0,5-1,2 mm de long. **Fleurs brévistyles** à anthères complètement exsertes de 1,4-1,9 mm de long ; filaments de (0,4-)1,6-2,5 mm de long. Style inclus de 4,1-6 mm de long ; lobes stigmatiques de (0,4-)0,8-1,8 mm de long. **Fleurs longistyles** à anthères à moitié visibles dans la gorge

pubescente, 1-2 mm de long ; filaments de 0,2-0,6 mm de long. Style exsert de 5,7-11,9 mm de long ; lobes stigmatiques de 0,7-1,5 mm de long. **Fruits** globuleux à subglobuleux, 6 mm de diamètre, sessiles à subsessiles, successivement vert pâle, vert blanchâtre, pourpres, puis bleu sombre à noirs à maturité ; très rarement pédicellés ; pédicelles grêles \pm 1,5 mm de long.

Notes : la frontière entre *Craterispermum cerinanthum* et *C. schweinfurthii* reste assez controversée. Si les formes typiques sont assez aisément identifiables et localisables, il en est autrement des nombreux spécimens intermédiaires. L'aire de distribution de *C. cerinanthum*, ou tout du moins de sa forme typique, s'étale de la Côte d'Ivoire au sud-ouest du Cameroun. Les deux espèces montrent un important chevauchement en Afrique centrale et il existe une forme atypique de *C. schweinfurthii* proche de *C. cerinanthum* sur la bande côtière de l'océan Indien.

Les spécimens de *Craterispermum cerinanthum* des îles du golfe de Guinée (autrefois appelé *C. montanum* Hiern) diffèrent légèrement des plantes du continent par des branches inflorescentielles généralement moins développées et des feuilles un peu plus coriaces. Les spécimens de la RD Congo tendent à avoir les pédoncules plus épais, plus courts et des ramuscules inflorescentiels plus longs et plus compacts. Nous sommes d'accord avec Verdcourt (1973) : il s'agit d'une seule espèce à variabilité élevée.

Craterispermum dewevrei De Wild. & T. Durand, décrit de la RD Congo, est, selon De Wildeman (1899), très proche de *C. brachynematum* et ne diffère de cette dernière que par ses pédoncules bifurqués à la base. Cette espèce est essentiellement connue du type collecté il y a plus d'un siècle et de trois autres spécimens (*De Graer* 259, *Bitsindou* 490, *Gillet* 1074) collectés plus ou moins à la même époque et qui, ensemble, ne constituent pas une espèce distincte. Un examen minutieux permet d'affirmer qu'il s'agit de spécimens de *C. cerinanthum* avec des pédoncules anormaux. Ce taxon devrait être mis en synonymie avec *C. cerinanthum*.

Le deuxième spécimen cité lors de la description de *C. brachynematum* (*Robb* s.n.) est introuvable. Nous avons cependant décidé de lectotypifier cette espèce en l'état de nos connaissances actuelles. Il est à noter que les deux spécimens cités semblent provenir de Old Calabar dans le Sud du Nigeria.

Phénologie : fleurit et fructifie toute l'année.

Habitat : galerie forestière en savane, forêt primaire d'altitude, forêt secondaire ouverte. **Alt.** : 0-2024 m.

Noms vernaculaires : Côte d'Ivoire : *N'gan ninghera* (-) ; Ghana : *Mprodo-dua* (-) ; *Duade wassaw* (Andoh) ; Nigeria : *Umomnirii* (-) ; RD Congo : *Bonsolewe mòdsi* (-), *Bosonga panga* (Kirundu), *Jito* (-), *Munzenzila* (-), *Muntomena* (-).

Usages : écorce utilisée en pharmacopée traditionnelle et mâchée pour sa saveur sucrée (*Trvine* 2164).

Statut de conservation : de préoccupation mineure [LC]. Sa zone d'occurrence (EOO) est supérieure à 20 000 km² (3384 142 km²). Cette espèce est connue

de 116 localités et de près de 165 spécimens. Elle est très largement distribuée et à amplitude écologique très élevée. À l'état actuel, aucune menace ne pèse sur cette espèce.

Distribution : Bénin, Cameroun, Congo, Côte d'Ivoire, Gabon, Ghana, Guinée équatoriale (Annobon), Nigeria, Principe, RD Congo, Togo, São Tomé (fig. 33).

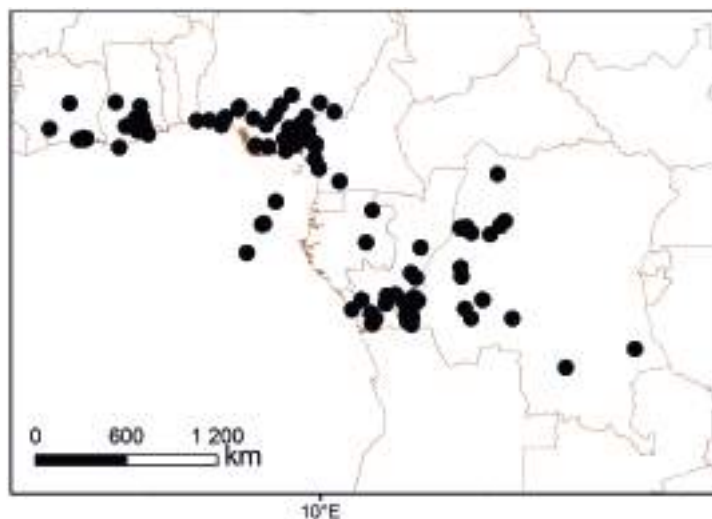


Fig. 33. Distribution de *Craterispermum cerinanthum*.



Fig. 34. *Craterispermum cerinanthum*. (Crédit photographique - A,B : Taedoumg, H.)

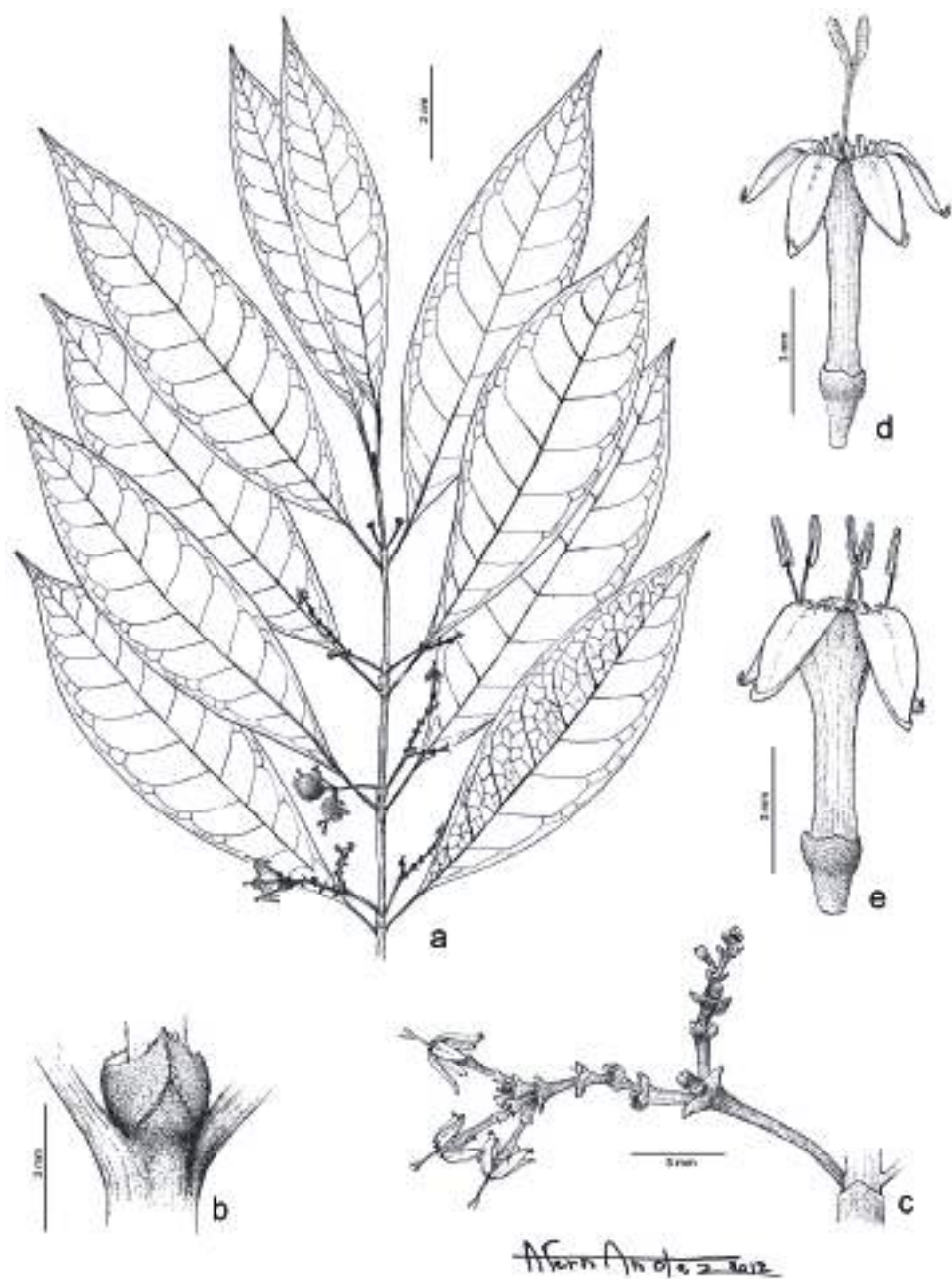


Fig. 35. *Craterispermum cerinanthum*. **A.** Rameau florifère. **B.** Stipule. **C.** Inflorescence. **D.** Fleur brévistyle. **E.** Fleur longistyle.

***Craterispermum deblockianum* Taedoumg & Hamon**

Blumea 57 : 237 (2013) (fig. 37). TYPE : Gabon, Old forest along exploitation road, km 2 SE of forestry camp Waka, situated about 32 km SE of Sindara, Waka river basin, 10 décembre 1983 (fl), *Louis A.M., Breteler & De Bruijn* 1255 (WAG holo ! [0048350] ; MO iso ! [101113898], WAG iso ! [0048352]).

Arbuste ou petit arbre, 1-5 m de haut, glabre ; jeunes rameaux vert pâle ou marron jaunâtre, à texture granuleuse. **Stipules** caduques, à base étroitement triangulaire, 2-3 mm de long, surmontées d'une cuspidée de 2-7 mm de long. **Feuilles** à pétiole de 8-20 mm de long ; limbe obovale ou plus rarement elliptique, subcoriace, 8,5-25 × 3,2-7,5 cm, vert pâle, marron verdâtre assez clair, presque beige sur la face supérieure, plus pâle sur la face inférieure, à sommet longuement acuminé, acumen de 9-16 mm de long ; 14-16 paires de nervures secondaires ; nervilles à réticulation fine, assez régulières et bien marquées sur les deux faces, presque perpendiculaires à la nervure médiane. **Inflorescences** axillaires à supra-axillaires jusqu'à 3 mm au-dessus du nœud, 2,8-8 × 2-5,5 mm, pauci- à multiflores, disposées en cymes subcapitées ; pédoncules courts, aplatis, de 0,5-5 mm de long ; bractées et bractéoles triangulaires, 1-4 mm et de ± 0,2 mm de long respectivement. **Fleurs** présumées hétérostyles (mais seule la forme longistyle est connue), 4-mères, subsessiles. Calice et hypanthium beige, corolle blanche, anthères et filaments blancs. Calice à tube de 0,8-1 mm de long ; lobes en forme de petites dents aiguës de 0,2-0,4 mm de long. Corolle à tube cylindrique, 3,5-4 mm de long, moyennement à densément pubescent à la gorge ; lobes ± 3,5 mm de long, pubescents intérieurement sur la moitié inférieure. Étamines subincluses ; anthères ± 1 mm de long ; filaments ± 0,4 mm de long. Hypanthium de 0,8-1 mm de long. Style exsert ± 6,5 mm de long ; lobes stigmatiques ± 1,5 mm de long. **Fruits** subglobuleux, asymétriques, 5-7 mm de diamètre, bleu sombre à noirs à maturité, pédicellés ; pédicelles de 2,5-5 mm de long, couronnés par le calice persistant.

Note : proche de *Craterispermum caudatum* par ses stipules cuspidées, ses feuilles longuement acuminées, ses inflorescences subcapitées et ses fruits longuement pédicellés, cette espèce diffère de *C. caudatum* par le nombre de nervures secondaires (14-16 contre 6-10 pour *C. caudatum*), la texture des jeunes rameaux (granuleuse contre lisse pour *C. caudatum*), la longueur des limbes foliaires (8,5-25 × 3,2-7,5 cm contre 5-14,5 × 1,7-5,3 cm pour *C. caudatum*) et la longueur des pédoncules (0,5-5 mm contre 4-9 mm pour *C. caudatum*).

Phénologie : fleurit de décembre à janvier. Fructifie en avril.

Habitat : forêt primaire, vieille forêt secondaire sur sol sablonneux généralement en bordure de rivière. **Alt.** : 50-400 m.

Noms vernaculaires : -

Usages : -

Statut de conservation : en danger [EN B1ab(i, ii, iii)]. Sa zone d'occurrence (EOO) est de moins de 5000 km² (3743 km²). L'espèce est connue de 6 collectes, correspondant à 5 localités dont deux localisées sur le site d'une exploitation

forestière. Sa zone d'occupation (AOO) est de 49,93 km². Une réelle menace pèse sur cette espèce à l'état sauvage.

Distribution : endémique du Gabon (fig. 36).

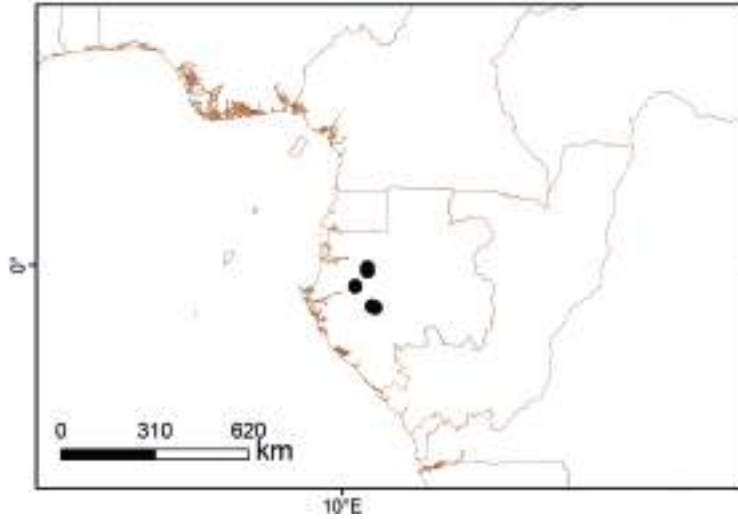


Fig. 36. Distribution de *Craterispermum deblockianum*.

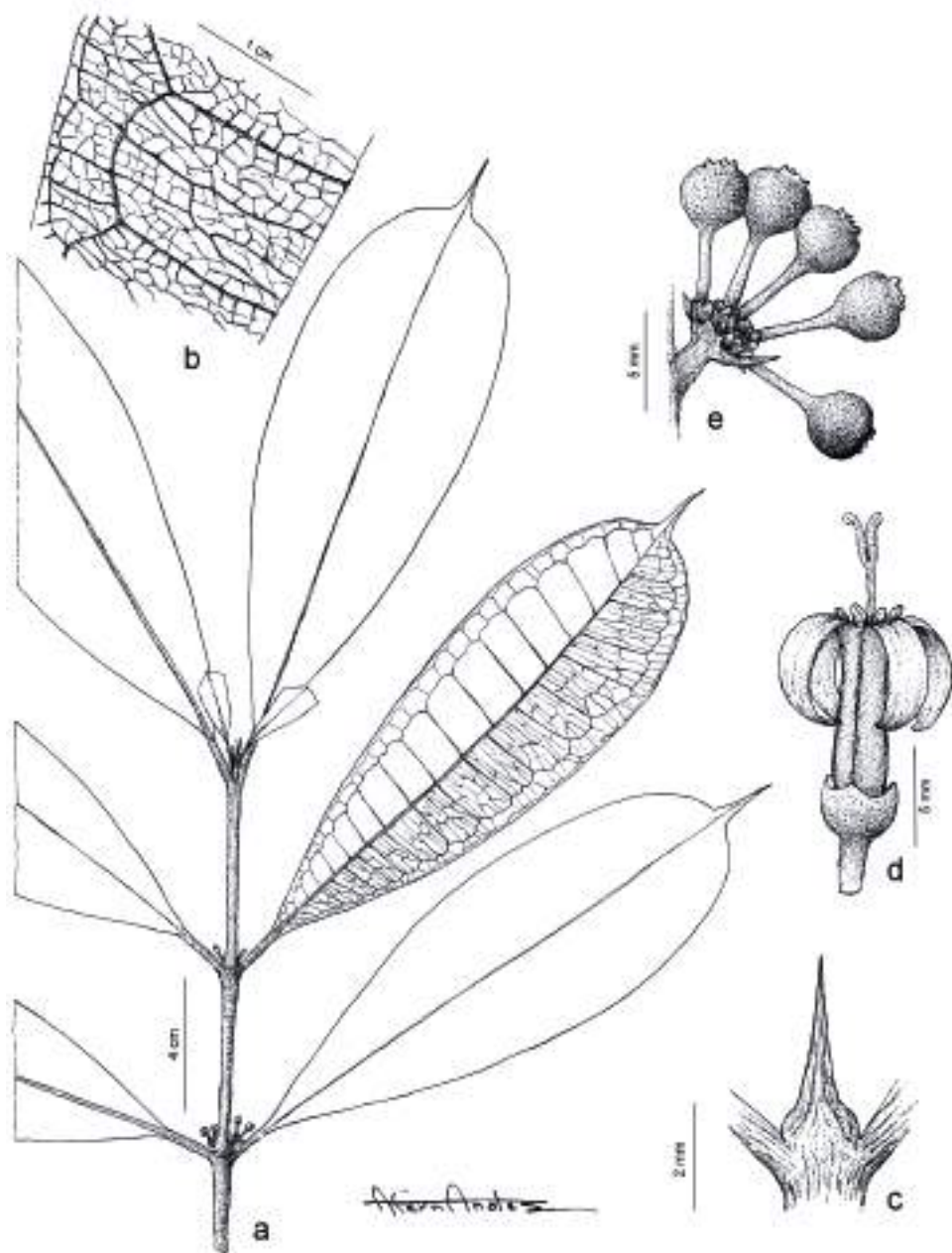


Fig. 37. *Craterispermum deblockianum*. **A.** Rameau fructifère. **B.** Détail de la nervation. **C.** Stipule. **D.** Fleur longistyle. **E.** Infrutescence portant de jeunes fruits.

***Craterispermum gabonicum* Taedoumg & De Block**

Phytokeys 83 : 103-118 (2017) (fig. 39, 40). TYPE : Gabon, Ogooué- Maritime, Rabi-Kounga, ca. 4 km N of Shell-camp (1°55'S, 9°52'E), 19 septembre 1992 (fl), *Wieringa & Epoma* 1611 (WAG holo ! [0233599]- ; WAG iso ! [0233600]).

Arbuste ou petit arbre, 1,5-9 m de haut, glabre ; jeunes rameaux vert jaunâtre à gris verdâtre, à texture plutôt granuleuse. **Stipules** persistantes, triangulaires, de 2-7 mm de long, à sommet obtus, rarement tronqué ou courtement cuspidé (< 1 mm de long), carène saillante. **Feuilles** à pétiole de 7-19 mm de long, assez robuste ; limbe elliptique ou obovale, coriace, 10,5-24 × 4,4-7,2 cm, généralement mat, vert foncé, marron pâle ou jaune pâle à verdâtre sur la face supérieure, vert plus pâle ou vert grisâtre sur la face inférieure, à sommet acuminé, acumen de 8-16 mm de long ; 6-9 paires de nervures secondaires très peu marquées sur les deux faces, nettement ascendantes et formant des angles aigus avec la nervure principale ; nervilles très peu visibles sur la face supérieure et invisibles sur la face inférieure à l'état sec ; nervation secondaire et nervilles effacées à l'état frais. **Inflorescences** axillaires à supra-axillaires jusqu'à 7,5 mm au-dessus du nœud, très compacte, 4-19 × 6,1-20 mm, pauci- à multiflores (jusqu'à une dizaine de fleurs), capitées à subcapitées, pédoncule subcylindrique à aplati (jusqu'à 3,5 mm de largeur), robuste, 1,5-4,5(-7) mm de long ; bractées et bractéoles largement triangulaires ou ovales, 2-7 × 2-8 mm et 0,7-6 × 1-3 mm respectivement, à sommet aigu, obtus, arrondi ou rarement subtronqué, portant de façon éparse des collètes sur leur marge. **Fleurs hétérostyles**, 5-mères, sessiles ; calice et hypanthium vert pâle ou blanchâtre souvent teintés de violet, corolle blanche, anthères violacées et filaments blancs. **Fleurs brévistyles**, calice à tube de 3,8-5 mm de long, présentant souvent des collètes à la base du disque ; lobes de 0,3-0,6 mm de long, à sommet aigu, obtus ou arrondi, portant des collètes épars sur les marges. Corolle à tube cylindrique, 6-12 mm de long, densément pubescent à la gorge et intérieurement sur la moitié supérieure ; lobes de 3-6 mm de long, intérieurement pubescents sur la moitié inférieure, à sommet aigu et épais portant un court mucron interne bien marqué. Étamines complètement exsertes ; anthères de 1,7-3 mm de long ; filaments de 1-2,5 mm de long. Hypanthium de 1,1-2 mm de long. Style inclus, 4-7,5 mm de long ; lobes stigmatiques de 1,5-2 mm de long. **Fleurs longistyles**, calice à tube 1,5-2 mm de long ; à lobes largement triangulaires de 0,5-0,7 mm de long, portant des collètes épars sur les marges. Corolle à tube cylindrique, 4-5 mm de long, densément pubescent à la gorge ; lobes de 3,5-4 mm de long, intérieurement pubescents dans la moitié inférieure, à sommet aigu et épais portant un court mucron interne. Anthères entièrement incluses ou à sommet visible dans la gorge pubescente, 1,8-2 mm de long ; filaments < 0,5 mm de long. Hypanthium ± 1,2 mm de long. Style exsert, ± 7,5 mm de long ; lobes stigmatiques ± 1,5 mm de long. **Fruits** ellipsoïdes, 16 × 8 mm, sessiles, couleur inconnue, couronnés par le calice persistant ± 6 mm de long.

Notes : cette espèce est relativement proche de *Craterispermum ledermannii* en raison de ses feuilles de grande taille et de ses pédoncules souvent robustes. Elle reste cependant unique par la structure de ses inflorescences, subcapitées et

entourées de bractées et bractéoles très nombreuses et densément imbriquées les unes dans les autres.

La variabilité des inflorescences dans cette espèce semble *a priori* être corrélée à l'hétérostylie. En effet, les spécimens portant des fleurs brévistyles ont tendance à présenter un bouquet inflorescentiel plus développé et plus fourni en bractées et en bractéoles de grande taille. Les ovules et les placentas des formes brévistyles sont généralement plus réduits que dans les formes longistyles. Les fleurs semblent par ailleurs être plus nombreuses et de plus grande taille (calice et corolle) chez les longistyles que chez les brévistyles. Cependant, vu le nombre réduit de spécimens étudiés, il est difficile de se prononcer de manière catégorique sur cette observation.

Phénologie : fleurit de mars à mai et de août à novembre ; fructifie en février et avril et de août à décembre.

Habitat : sous-bois de forêt primaire et de forêt secondaire humide. **Alt.** : 150-400 m.

Noms vernaculaires : -

Usages : -

Statut de conservation : vulnérable : VU B2(iii). La zone d'occurrence (EOO) de *C. gabonicum* est de 80847,46 km² et sa zone d'occupation (AOO) est de 60 km². L'espèce est distribuée dans 7 ou 8 sous-populations dont 2 sont localisées au sein d'aires protégées : la Réserve forestière du Wonga Wongué dans l'Ogooué-Maritime et aux limites du Parc national de Loango dans l'Ouest du Gabon. Ces dernières années, la Réserve forestière du Wonga Wongué est sujette à une pression anthropique croissante (exploitation illégale des ressources et dégradation de l'écosystème due à l'exploitation des gisements pétroliers dans la zone). Cette perte d'habitat à l'intérieur et à l'extérieur de l'aire protégée fait peser sur *C. gabonicum* une sérieuse menace de disparition à l'état sauvage.

Distribution : endémique du Gabon (fig. 38).

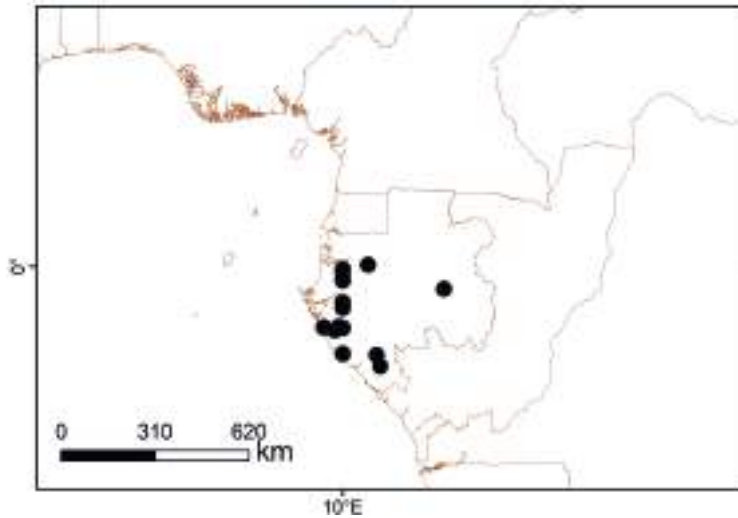
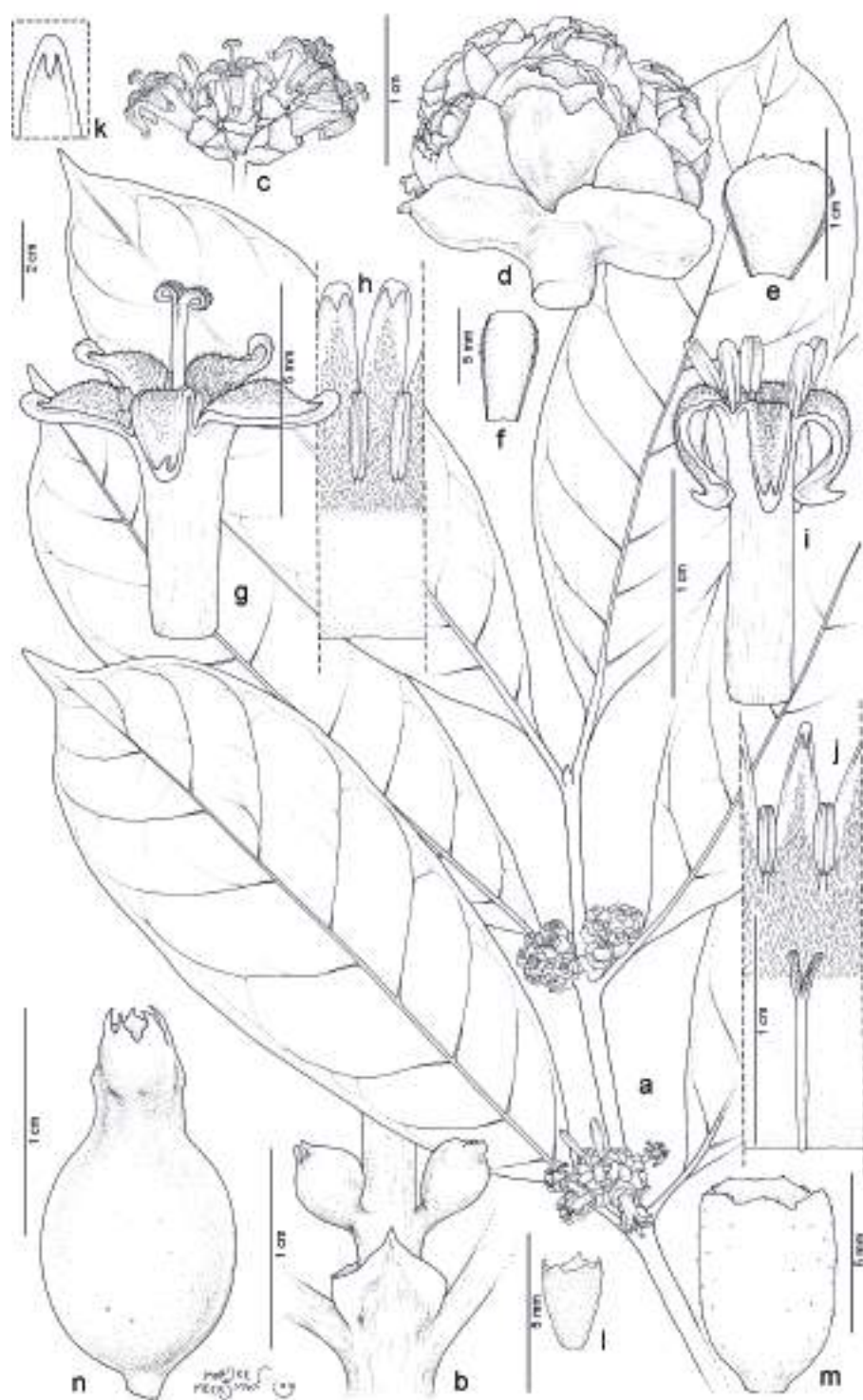


Fig. 38. Distribution de *Craterispermum gabonicum*.



Fig. 39. *Craterispermum gabonicum*. (Crédit photographique - A,B : Bidault, E.)

Fig. 40 (page opposée). *Craterispermum gabonicum*. **A.** Rameau florifère. **B.** Noeud portant de jeunes inflorescences et une stipule. **C.** Inflorescence (forme longistyle). **D.** Inflorescence avec des bractées, bractéoles et des calices résiduels (forme brévistyle). **E.** Bractéole (forme brévistyle). **F.** Bractéole (forme longistyle). **G.** Hypanthium et calice (forme brévistyle). **H.** Corolle (forme brévistyle). **I.** Coupe longitudinale de la corolle (forme brévistyle). **J.** Hypanthium et calice (forme longistyle). **K.** Corolle (forme longistyle). **L.** Coupe longitudinale de la corolle (forme longistyle). **M.** Sommet de lobe corollin montrant un micron interne. **N.** Fruit immature.



***Craterispermum inquisitorium* Wernh.**

J. Bot. [London] 55 : 80 (1917) (fig. 41). Good, *J. Bot.* [London] 64 (Suppl. 2) : 24 (1926). TYPE : Cabinda (Angola), Pango Mango, 7 janvier 1916 (fl, fr), *Gossweiler* 6109 (BR lecto! [0000008829788] désigné ici ; LISC isolecto [000775], [000774], [000776] désigné ici).

Sous-arbrisseau ou arbuste, 0,5-2(-5) m de haut, glabre ; jeunes rameaux jaunâtres à gris verdâtre, à texture lisse, à entrenœuds généralement assez courts, présentant deux côtes longitudinales fines dans la continuité de l'axe des stipules. **Stipules** persistantes, triangulaires à oblongues, parfois courtement cuspidées, 2-4 mm de long, carène saillante. **Feuilles** à pétiole de 5-9 mm de long ; limbe elliptique à oblong ou légèrement obovale, subcoriace, 6,5-15,7 × 2-8 cm, gris verdâtre sur la face supérieure, vert grisâtre plus pâle sur la face inférieure, à sommet acuminé, acumen de 7-19 mm de long ; 7-9 paires de nervures secondaires bien marquées et nettement anastomosées en arcs irréguliers assez loin des marges, nervilles à réticulation lâche et irrégulière, peu visibles sur les deux faces. **Inflorescences** axillaires à supra-axillaires jusqu'à 3 mm au-dessus du nœud, dressées ou courbées (probablement pendantes à l'état frais), 1-12 cm, bi- à pauciflores, fleurs fasciculées au sommet des pédoncules ou disposées le long de 2(-3 ou 4) ramuscules atteignant 27 mm de long ; pédoncule aplati, 0,4-15 cm de long ; bractées et bractéoles densément disposées le long des ramuscules, triangulaires ou ovales, ± 4 mm et ± 1 mm de long respectivement. **Fleurs hétérostyles**, 5-mères, sessiles ; calice et hypanthium vert jaunâtre, corolle blanche, filaments blancs. Calice à tube de 0,7-1 mm de long ; lobes à très petites dents aiguës, moins de 0,1 mm. Corolle à tube en entonnoir ou subcylindrique, 4-5,5 mm de long, très faiblement pubescent à la gorge ; lobes de 4,1-5 mm de long, faiblement pubescents intérieurement dans le quart inférieur, à sommet aigu, portant un mucron interne peu développé. Hypanthium ± 1 mm de long. **Fleurs brévistyles** à étamines subincluses ; anthères ± 2 mm de long ; filaments ± 1,6 mm de long. Style inclus dans le tube de la corolle, ± 2 mm de long ; lobes stigmatiques ± 1 mm de long. **Fleurs longistyles** à étamines à anthères complètement incluses ; anthères ± 2 mm de long ; filaments ± 0,2 mm de long. Hypanthium ± 1 mm de long. Style ± 6 mm de long ; lobes stigmatiques ± 1,3 mm de long. **Fruits** subglobuleux, 6,5-7 × 4,5-5 mm, pourpres à rouge vif à maturité, couronnés du calice persistant, sessiles.

Note : cette espèce se caractérise par une grande variabilité de l'inflorescence dans sa taille et son aspect. Les pédoncules les plus longs présentent un aspect onduleux en herbier et ont un plus grand développement des ramuscules inflorescentiels. La corrélation entre ces derniers caractères n'est cependant pas stricte. Il existe peu d'informations sur l'aspect des inflorescences dans la nature, mais l'ondulation des longs pédoncules observée sur le matériel d'herbier laisse envisager que ces inflorescences sont pendantes à l'état frais. Nous sommes persuadés comme Verdcourt (1973) et Robbrecht (1994) qu'il s'agit de deux variétés d'une seule espèce (Robbrecht 1994 : 175, fig. 1).

Clé des variétés de *Craterispermum inquisitorium*

1. Pédoncule ± robuste, dressé, 0,4-5(-6,5) cm de long.....*C. inquisitorium* var. *inquisitorium*
 – Pédoncule plus fin, courbé (probablement pendant à l'état frais), 8-15 cm de long.....*C. inquisitorium* var. *longipedunculatum*

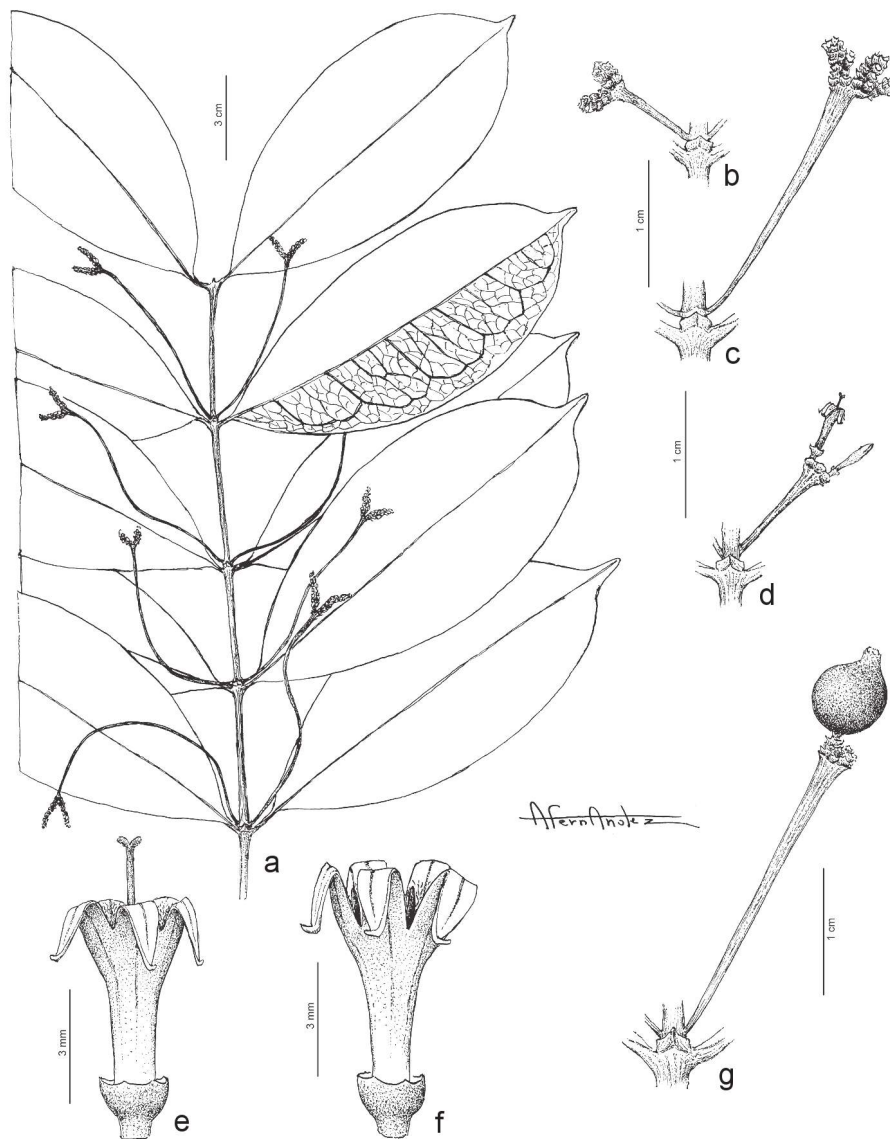


Fig. 41. *Craterispermum inquisitorium* var. *longipedunculatum* : **A.** Rameau fertile. – *C. inquisitorium* var. *inquisitorium* : **B.** Inflorescence à cyme 2-ramifiée. **C.** Inflorescence à cyme 3-ramifiée. **D.** Inflorescence subcapitée portant une fleur et un bouton floral. **E.** Fleur longistyle. **F.** Fleur brevistyle. **G.** Infrutescence.

Craterispermum inquisitorium* Wernh. var. *inquisitorium

Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 63 : 171-180 (1994) (fig. 41 b-g ; fig. 43). Figueiredo, *Bot. J. Linn. Soc.* 154 : 461 (2007).

Craterispermum brieyi De Wild., *Pl. Bequaert.* 2 : 281 (1923). TYPE : RD Congo, Ganda-Sundi, juin 1913 (fl), *de Briey* s.n. (BR holo ! [0000008829474]).

Craterispermum brieyi De Wild. var. *inquisitorium* (Wernh.) Verdc., *Kew Bull.* 28 : 436 (1973), nomen illeg.

Phénologie : fleurit et fructifie toute l'année.

Habitat : galerie forestière, forêt primaire et secondaire très souvent en bordure de rivière, forêt semi-caducifoliée. **Alt.** : 280-515 m.

Noms vernaculaires : RD Congo : *Bomposo* (-), *Botele* (Turumbu), *Lazja* (Ngwaka), *Bopoona* (Mongo), *Gbalingolo* (Ngwaka), *Indolek* (-), *Botele bo lokonda* (Turumbu), *Badibanga* (Dibaya), *Inaolo a lissolo li soko* « le cousin du Lissoko » (Turumbu).

Usages : bois très dur utilisé dans les constructions (*Louis J.* 6081).

Statut de conservation : de préoccupation mineure [LC]. Sa zone d'occurrence (EOO) est supérieure à 20 000 km² (1 205 113 km²). Cette espèce est connue de près de 56 spécimens, collectés et enregistrés dans environ 36 localités. C'est une espèce assez largement distribuée. Elle présente une grande amplitude écologique et colonise des habitats variés. À l'état actuel, aucune menace ne semble peser sur celle-ci.

Distribution : Cabinda (Angola), Congo, Gabon, RD Congo (fig. 42).

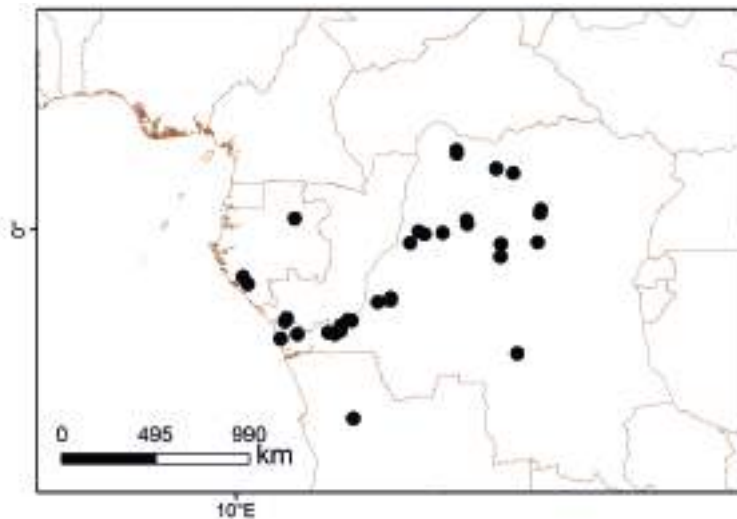


Fig. 42. Distribution de *Craterispermum inquisitorium* var. *inquisitorium*.

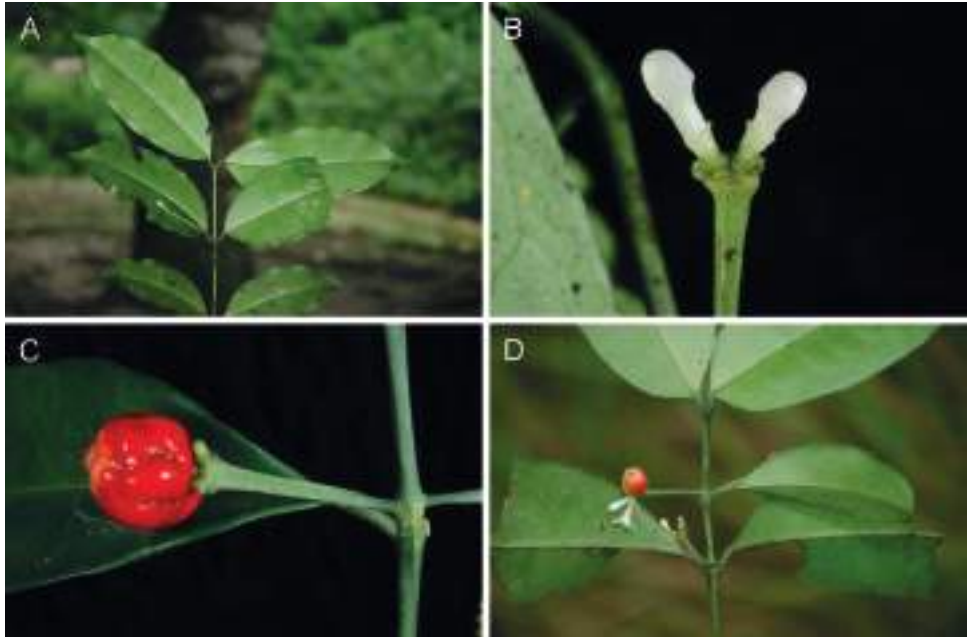


Fig. 43. *Craterispermum inquisitorium* var. *inquisitorium*. (Crédit photographique - A-D : Bidault, E.)

***Craterispermum inquisitorium* Wernh. var. *longipedunculatum*
R.D.Good**

J. Bot. [London] 64 (Suppl. 2) : 24 (1926) (fig. 41 a). Robbrecht, *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 63 : 171-180 (1994) ; Figueiredo, *Bot. J. Linn. Soc.* 154 : 461 (2007).
TYPE : Cabinda (Angola), along River Lufo, Hombe, *Gossweiler* 7721 (BM lecto ! (désigné par Robbrecht, 1994) [-] ; K isolecto ! [000379491]).

Phénologie : fleurit en octobre.

Habitat : galerie forestière en savane, forêt primaire d'altitude, forêt secondaire ouverte. **Alt.** : 252-500 m.

Noms vernaculaires : -

Usages : -

Statut de conservation : vulnérable [VU B2ab (ii, iii)]. B2. Sa zone d'occupation (AOO) est de moins de 2000 km² (1465 km²) ; a-existant dans moins de 10 localités ; b (ii, iii)- déclin continu de : ii) la zone d'occupation ; et iii) la qualité de l'habitat. Nombre de collections : 4, correspondant à 2 localités. Cette espèce est rare et a été très peu collectée.

Distribution : Cabinda (Angola), Congo, Gabon (fig. 44).

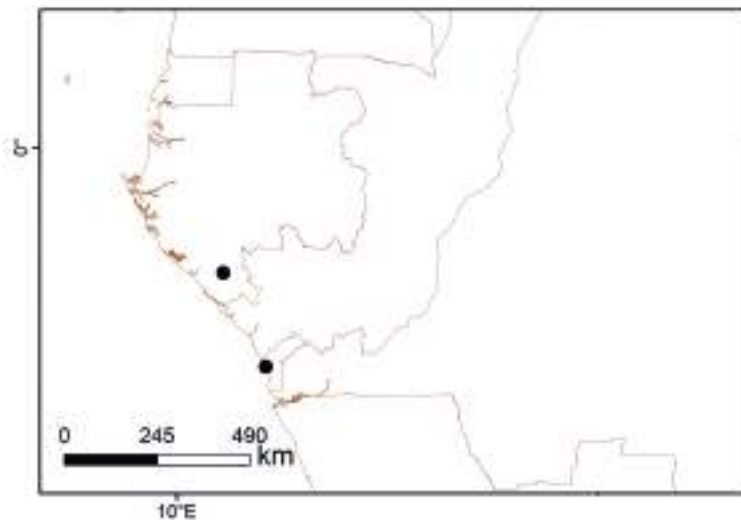


Fig. 44. Distribution de *Craterispermum inquisitorium* var. *longipedunculatum*.

***Craterispermum laurinum* (Poir.) Benth., in Hook.**

Niger Fl. : 411 (1849) (fig. 46, 47). Oliver, *Fl. Trop. Afr.* 3 : 160 (1877) ; Hutchinson & Dalziel, *Fl. W. Trop. Afr.* 2, 1 : 115 (1931). TYPE : Sierra Leone. (fl), *Poiret* s.n. (P holo ! [00553429]).

Coffea laurina Poir., in Lamark, *Encycl. Méth., Bot. Supp.* 2 : 14 (1811).

Canthium laurinum (Poir.) Roberty, *Bull. Inst. franç. Afrique noire* 16 : 61 (1954).

Arbuste ou petit arbre, 2-9 m de haut, glabre ; jeunes rameaux vert jaunâtre, gris à marron verdâtre, à texture lisse, à entrenœuds souvent robustes (jusqu'à 9 mm de diamètre), souvent quadrangulaires, et canaliculés surtout à proximité des nœuds.

Stipules persistantes (rarement ± caduques), triangulaires ou subtronquées, 1,9-7 mm de long, à sommet souvent arrondi ou très rarement surmonté d'une cuspidé de moins de 1,3 mm de long ; carène généralement absente ou très peu marquée.

Feuilles à pétiole de 9-19 mm de long ; limbe elliptique à oblong-obovale, coriace, 5,5-21,6 × 1,6-7,6 cm, vert ou marron jaunâtre sur les deux faces, à sommet obtus ou courtement et brusquement acuminé, acumen de 0-5(-7,5) mm de long ; 7-10 paires de nervures secondaires proéminentes sur les deux faces ; nervilles à réticulation très fine, irrégulière et très marquée sur les deux faces du limbe.

Inflorescences axillaires à supra-axillaires jusqu'à 6,2 mm au-dessus du nœud, dressées, 21-32,5 × 9,1-29 mm, pauci- à multiflores, pouvant présenter une disposition en cymes presque subcapitées surtout dans les premiers stades de développement (boutons floraux voire fleurs), plus généralement disposées en cymes constituées de trois axes ; axe central (3,5-11[-20] mm de long) souvent moins développé que les latéraux ([3-]5-24,1 mm de long) qui peuvent être parfois ramifiés à leur tour ; pédoncules robustes, aplatis surtout vers le sommet, (5,5-) 8,9-25 mm de long ; bractées et bractéoles ovales, 1,6-3 mm de long, à sommet aigu. **Fleurs hétérostyles**, 5-mères, sessiles à subsessiles, odorantes. Calice et hypanthium vert clair, corolle blanc verdâtre, anthères et filaments blancs. Calice à tube de 0,4-1,3 mm de long ; subtronqué ou portant 5 courtes dents aiguës, 0,1-0,8 mm de long. Corolle à tube cylindrique ou subcylindrique, 3,6-7,2 mm de long, pubescent à la gorge et intérieurement dans la partie supérieure ; lobes oblongs, 2,3-4,7 mm de long, pubescents intérieurement et essentiellement à la base, sommet aigu. Hypanthium de 0,6-1,1(-1,6) mm de long. **Fleurs brévistyles** à étamines complètement exsertes ; anthères de 1,2-2,1 mm de long ; filaments de 1,2-2,5 mm de long. Style inclus dans le tube de la corolle, 3,5-6 mm de long ; lobes stigmatiques de 0,8-1,9 mm de long. **Fleurs longistyles** à étamines demi-exsertes de 1,3-1,7 mm de long ; filaments de 0,1-0,7 mm de long. Style exsert, 6,9-9,9 mm de long ; lobes stigmatiques de 0,7-1,4 mm de long. **Fruits** globuleux à subglobuleux, ± 6,5 × 6 mm de long, successivement verts, vert grisâtre et bleu sombre à noirs à maturité, pédicellés à rarement subsessiles ; pédicelles fins (1-)2,5-5 mm de long.

Notes : la structure de l'inflorescence chez cette espèce semble assez variable au cours de son développement. La différenciation en cyme ramifiée n'est en effet, dans la majorité des cas, clairement visible qu'au stade de la maturation des fruits ; les stades précédents portent d'ordinaire des inflorescences plus ou moins subcapitées. Certains spécimens, originaires de Guinée-Bissau et du Sénégal,

présentent néanmoins une structure dès l'étape de floraison avec une tendance à la ramification inflorescentielle plus précoce. La couleur des feuilles à sec est aussi plus verte chez ces derniers spécimens.

Pendant longtemps, le nom spécifique *laurinum* a été abusivement utilisé pour désigner la quasi-totalité des spécimens du continent africain et même ceux de Madagascar. En effet, tous les spécimens présentant une teinte jaune et une nervation finement réticulée (y compris *C. schweinfurthii*) étaient, par le passé, automatiquement identifiés comme *C. laurinum*.

Une problématique sérieuse s'est dégagée lors du traitement de la typification de *C. laurinum*. En effet, dans les travaux précédant cette étude, il était désigné comme type de cette espèce « [Straush] 197 ». Cependant, une lecture attentive du Prodromus 4 (De Candolle 1830 : 499 cité par Bentham (1849) lorsqu'il transférait son *C. laurinum* du genre *Coffea*) permet de noter que De Candolle considérait un spécimen de Poirét cité par Lamarck dans son livre (*Encycl. Méth., Bot. Supp. 2* : 14 [1811]) comme étant l'holotype. De Candolle lui-même semble avoir vu ce spécimen (Poir!). Tout porte donc à croire que ce spécimen est celui de Poirét conservé à P (*Poirét* s.n. [P00553429]).

Phénologie : fleurit et fructifie toute l'année.

Habitat : galerie forestière en savane, bordure de rivière en forêt secondaire.
Alt. : 0-1630 m.

Noms vernaculaires : Guinée-Bissau : *Landam- Edī* (-) ; Guinée-Conakry : *Méké* (Makimji) ; Liberia : *Mano* (Gbeke) ; Sierra Leone : *Makamakamyi* (-), *Apo* (-), *Kugunde* (-), *Aforie* (Temne), *Nyelei* (Mende), *Efopi Ekomi* (-), *Kyebe* (-), *Egbunte Nun* (-), *Loi* (-), *Nyela* (-).

Usages : les feuilles sont bouillies pour la synthèse d'une teinture brune ou jaune pour le coton (*Deighton* 1111, 1673 ; *Mann* 808) destiné au traitement de la fièvre jaune (*Cole EAC104*).

Les tiges servent à fixer des pièges destinés à attraper les animaux. Elles se fendent facilement et servent aussi bien à la construction des cases qu'à l'assemblage des rameaux en treillis afin de soutenir une couverture en boue ou en chaume. *Craterispermum laurinum* est planté en haies vives, car il résiste au feu et se multiplie facilement par boutures. La plante a de nombreux usages médicinaux. Les feuilles, les écorces et les racines sont consommées en infusion ou en décoction d'écorce en cas de toux, de maux de dents, de fièvre (y compris le paludisme), de maladies vénériennes, de pression sanguine élevée et de parasites intestinaux. L'écorce, les feuilles ou les racines réduites en poudre sont appliquées sur les plaies et les blessures (*Jansen et al.* 2005).

Bonne activité antimicrobienne des extraits de feuilles et d'écorces de *C. laurinum* sur *Escherichia coli* et *Staphylococcus aureus* (*Koroma & Ita* 2009).

Traitement de diverses maladies infectieuses par des décoctions d'écorces en Guinée Conakry (*Karou et al.* 2011).

Statut de conservation : préoccupation mineure [LC]. Sa zone d'occurrence (EOO) est supérieure à 20000 km² (772569 km²). Cette espèce est connue de près de 100 spécimens provenant d'environ 70 localités. C'est une espèce assez largement distribuée (présente dans tout l'extrême ouest de l'Afrique). Elle dispose d'une grande amplitude écologique et colonise des habitats variés. Si ses utilisations ethnobotaniques sont nombreuses, l'espèce est aussi très souvent domestiquée et sert à la constitution de haies vives à des fins ornementales, ou comme coupe-feu pour protéger les cultures. À l'état actuel, aucune menace ne semble peser sur elle.

Distribution : Côte d'Ivoire, Gambie, Guinée-Bissau, Guinée-Conakry, Liberia, Mali, Sénégal, Sierra Leone (fig. 45).

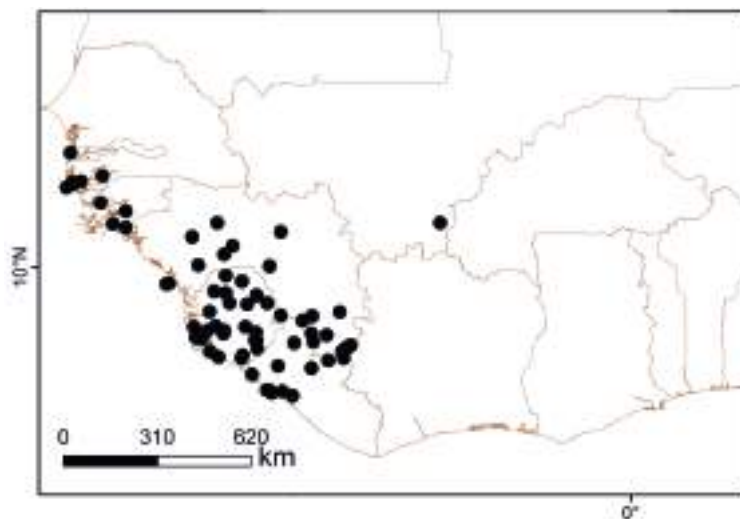


Fig. 45. Distribution de *Craterispermum laurinum*.

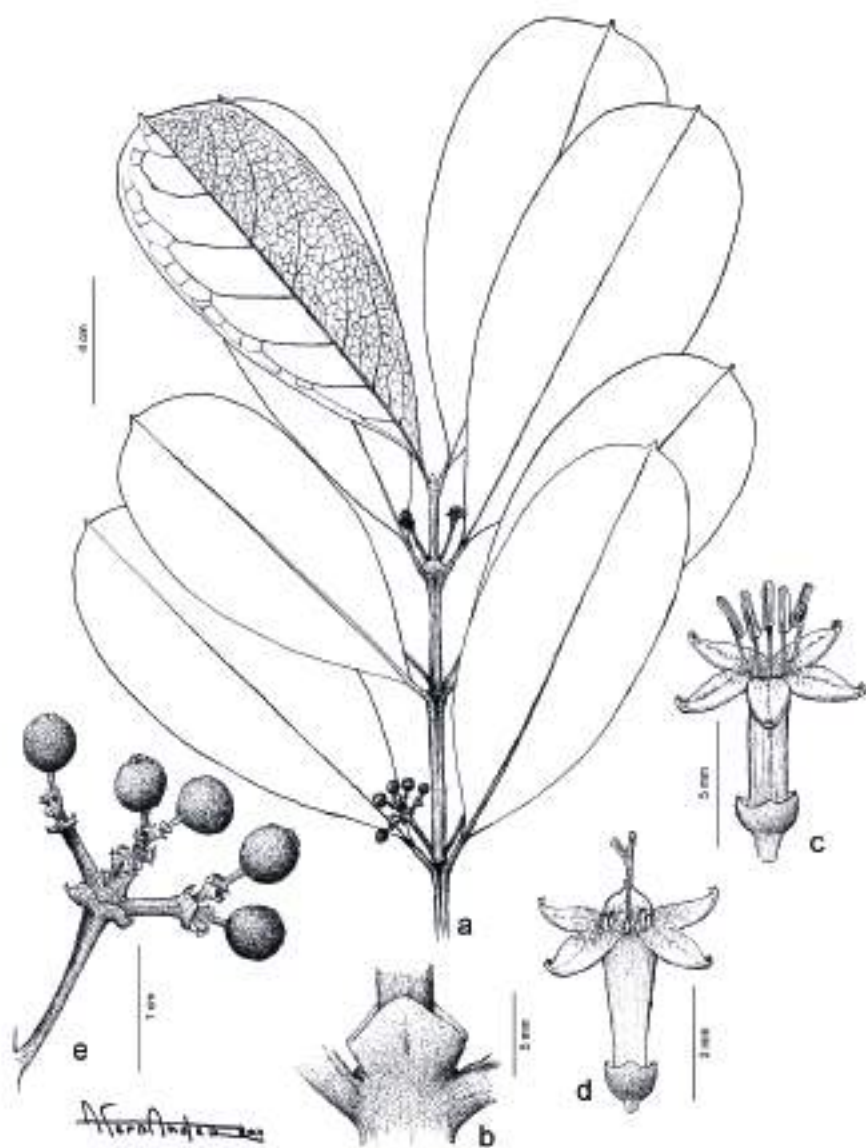


Fig. 46. *Craterispermum laurinum*. A. Rameau fructifère. B. Stipule. C. Fleur brévistyle. D. Fleur longistyle. E. Infrutescence.



Fig. 47. *Craterispermum laurinum*. (Crédit photographique - A-D : Birnbaum, P. in Brunken *et al.* 2008 ; *A Photo Guide*. www.westafricanplants.senckenberg.de)

***Craterispermum ledermannii* K. Krause**

Bot. Jahrb. Syst. 48 : 417-418 (1912). Verdcourt, *Kew Bull.* 28 : 434 (1973) ; Robbrecht, *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 63 : 171 (1994). TYPE : Cameroun, Nkolebunde "Nkolebonda", *Ledermann* 570 (B holo-). Cameroun, about 8 km from Kribi, Edea road, 24 décembre 1968 (fl), *Bos J.J.* 3497 (WAG néo !, BR isonéo ! [0000009814127], WAG isonéo ! [0233720], WAG isonéo ! [0233719]). Désigné ici !

Arbuste ou petit arbre, 2-10 m de haut, glabre ; jeunes rameaux marron ou gris verdâtre à jaunâtre, s'assombrissant de plus en plus vers les nœuds terminaux, texture souvent granuleuse. **Stipules** persistantes, triangulaires ou subtronquées, 2-7,3 mm de long, carène généralement saillante sur la face dorsale ; présence fréquente de collètes épars sur les stipules terminales. **Feuilles** à pétiole robuste de 9-24 mm de long ; limbe obovale, elliptique à oblong, coriace à subcharnu, 7-35 × 2,5-13,5 cm, gris verdâtre à vert jaunâtre sur la face supérieure et vert jaunâtre ou vert pâle sur la face inférieure, à sommet acuminé, acumen de 7-16 mm de long ; 8-11 paires de nervures secondaires peu marquées à la face supérieure ; nervilles à réticulation lâche, peu visible sur les deux faces, surtout à l'état frais. **Inflorescences** axillaires à supra-axillaires jusqu'à 7 mm au-dessus du nœud, 6-90 × 4-95 mm, pauci- à multiflores, constituées de cymes pseudo-dichotomiques composées de trois axes, l'axe central étant sessile et nettement moins développé (parfois non perceptible) que les parties latérales qui constituent des ramuscules atteignant 7,5 cm de long, pédoncule aplati, 1,1-26 mm de long ; bractées et bractéoles largement triangulaires à légèrement ovales, ± 4 et ± 2 mm de long respectivement, disposées de lâchement à très densément le long des ramuscules ou au sommet des pédoncules, portant sur leurs marges des collètes épars. **Fleurs hétérostyles**, 5-mères, sessiles ; calice et hypanthium vert blanchâtre, corolle blanche, anthères et filaments blancs, fleurs et boutons floraux généralement marron sombre à sec. Calice à tube de 1,2-2 mm ; lobes en forme de petites dents aiguës ± 0,3 mm de long ; collètes présents intérieurement à la base du disque. Corolle à tube cylindrique ou subcylindrique, 6-8,5 mm de long, densément pubescent à la gorge ; lobes de 2,5-4 mm de long, pubescents intérieurement sur le tiers inférieur, à sommet aigu portant un court mucron interne. Hypanthium de 0,6-1,5 mm de long. **Fleurs brévistyles** à étamines complètement exsertes ; anthères de 1,3-2,5 mm de long ; filaments de 1,5-2,5 mm de long. Style inclus, 4-8 mm de long ; lobes stigmatiques 1,5-2 mm de long. **Fleurs longistyles** à étamines subincluses ; anthères de 1,5-2,2 mm de long ; filaments de 0,4-0,8 mm de long. Style exsert, 6,3-9,4 mm de long ; lobes stigmatiques de 1-1,5 mm de long. **Fruits** ovoïdes à ellipsoïdes, 8,5-13 × 7-8 mm, successivement verts, blanchâtres, enfin pourpre-violet à maturité, couronnés du calice persistant, sessiles.

Notes : il existe une variabilité importante dans ce groupe qui comporte vraisemblablement trois variétés. En effet, certains spécimens correspondent à la description du type, se caractérisant alors par des inflorescences et des rameaux généralement très robustes et des feuilles de grande taille. D'autres présentent par contre des inflorescences moins robustes, des feuilles plus petites et des

rameaux généralement plus fins. Le développement de l'inflorescence, bien que variable dans les deux formes, montre néanmoins une tendance à l'étalement et à l'allongement plus prononcé dans la forme typique. Les deux formes ne sont cependant pas strictement géographiquement séparées et se superposent tant dans leurs aires de distribution que dans les habitats variés qu'elles occupent. Une autre forme endémique du Gabon se caractérise par des ramuscules inflorescentiels plus courts et des bractées et bractéoles nombreuses et densément disposées le long des ramuscules. Ces variations sont de nature à justifier la reconnaissance de plusieurs variétés au sein de cette espèce.

L'holotype et les isotypes de cette espèce sont introuvables malgré de longues recherches et semblent avoir disparu à Berlin lors des bombardements de la deuxième guerre mondiale. L'espèce a donc été néotypifiée dans la présente révision.

Clé des variétés de *Craterispermum ledermannii*

1. Feuilles de grande taille, (16,5-)20-35 × 6-10,4 cm ; inflorescences robustes, 7-90 mm de long ; pédoncules de 1,1-26 mm ; rameaux généralement plus robustes.....2
 - Feuilles de plus petite taille, 7-18,5 × 2,5-7,5 cm ; inflorescences plus fines, 6-40 mm de long ; pédoncules de 5-13 mm de long ; rameaux généralement plus fins.....**C. ledermannii var. modestum**

2. Inflorescences développées, 15-90 mm de long ; bractées et bractéoles plutôt lâchement disposées ; pédoncules de (6-)9-26 mm de long.....
 -**C. ledermannii var. ledermannii**
 - Inflorescences moins développées, 7-30 mm de long ; bractées et bractéoles très densément disposées ; pédoncules de 1,1-4,2 mm de long**C. ledermannii var. congestum**

Craterispermum ledermannii* K. Krause var. *ledermannii

Bot. Jahrb. Syst. 48 : 417 (1912) (fig. 49, 50).

Phénologie : fleurit de août à janvier et de mars à juin ; fructifie en août, novembre, décembre, janvier, mai et juin.

Habitat : forêt dense mature de terre ferme de basse altitude et à tendance submontagnarde riche en Caesalpinioideae, forêt secondarisée, forêt périodiquement inondable en bordure de rivière. **Alt.** : 10-940 m.

Noms vernaculaires : -

Usages : -

Statut de conservation : préoccupation mineure [LC]. Sa zone d'occurrence (EOO) est supérieure à 20 000 km² (158 593 km²). Ce taxon est connu de 42 spécimens provenant d'environ 35 localités. C'est un taxon assez largement distribué. Il est en effet présent dans presque tout le Sud camerounais mais aussi au Gabon. Au

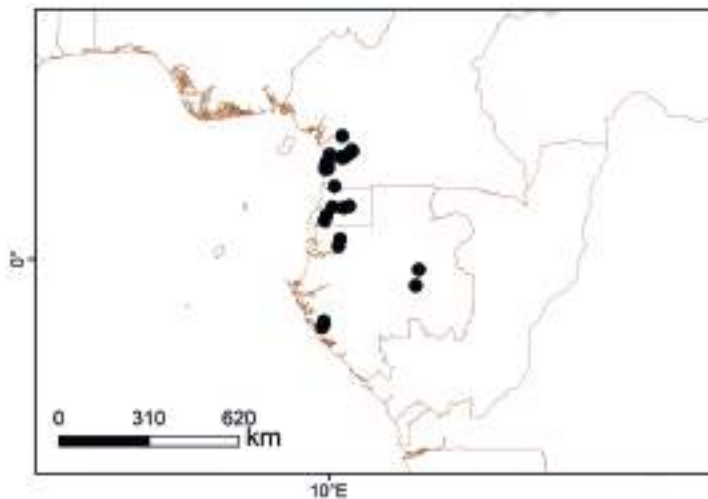


Fig. 48. Distribution de *Craterispermum ledermannii* var. *ledermannii*.



Fig. 49. *Craterispermum ledermannii* var. *ledermannii*. (Crédits photographiques - A : Lachenaud, O. ; B : Bidault, E.)

Cameroun, il occupe des habitats variés relativement bien conservés tel que le massif de Ngovayang. À l'état actuel, aucune menace ne semble peser sur ce taxon.

Distribution : Cameroun, Gabon, Guinée équatoriale (Rio Muni) (fig. 48).

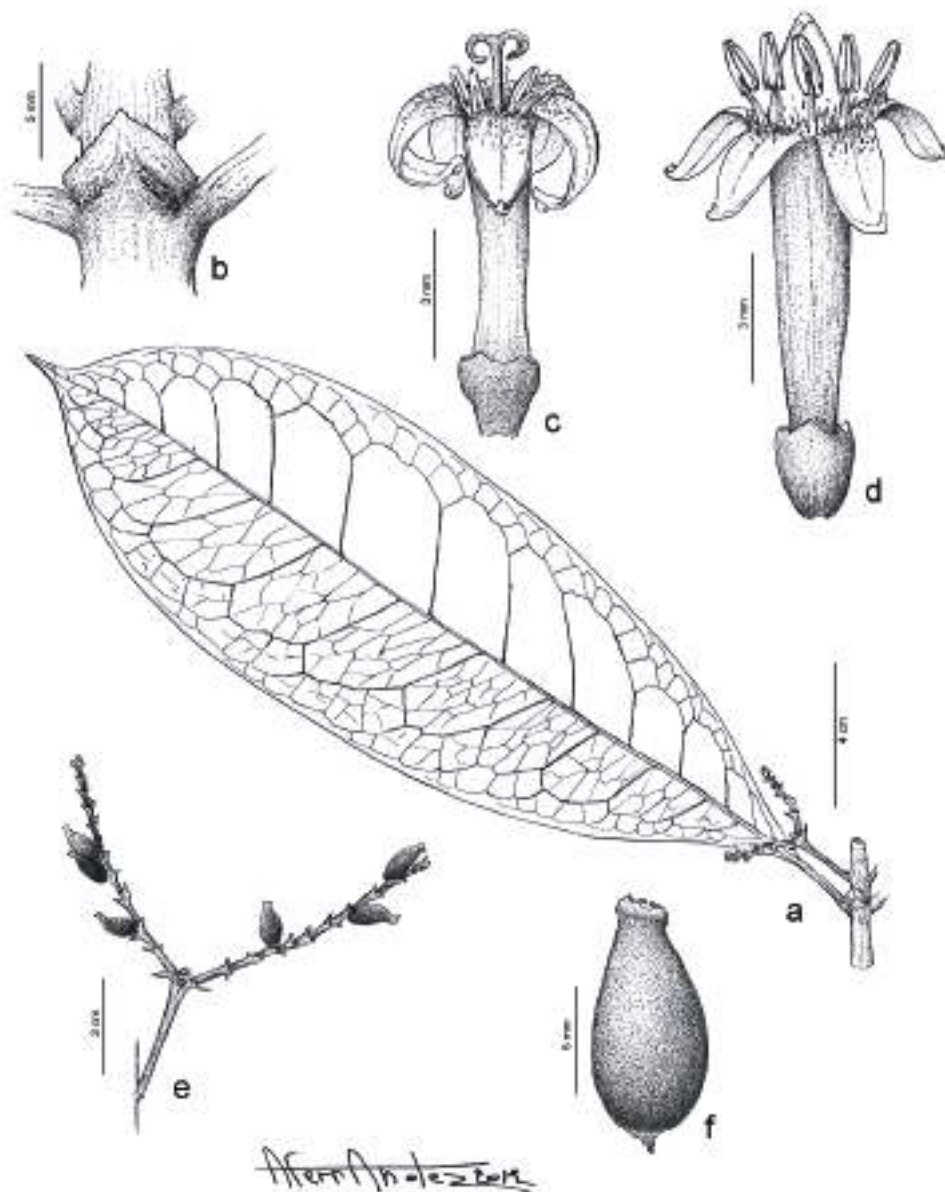


Fig. 50. *Craterispermum ledermannii* var. *ledermannii*. **A.** Portion de rameau florifère. **B.** Nœud montrant une stipule. **C.** Fleur longistyle. **D.** Fleur brevistyle. **E.** Infrutescence. **F.** Fruit.

***Craterispermum ledermannii* K. Krause var. *modestum* Taedoumg, Sonké & De Block (var. nov.)** (fig. 52)

TYPE : Gabon, Ogooué-Ivindo, S of Ayem, western border of Lopé-Okanda Reserve, 1 novembre 1991 (fl), *McPherson G.* 15506 (BR holo ! [0000009855922] ; MO iso ! [2723492], P iso ! [00592577], WAG iso ! [0197940]).

Craterispermum rostratum Pierre.

Note : cette variété semble correspondre à une espèce inédite de Pierre (*C. rostratum*). Nous n'avons pas eu accès à un « type » désigné, mais plusieurs identifications de ce dernier auteur faites à K et à P confortent cette hypothèse.

Phénologie : fleurit de septembre à janvier et de mars à avril ; fructifie de novembre à janvier et d'avril à mai.

Habitat : forêt dense mature de terre ferme à tendance submontagnarde et montagnarde, forêt secondarisée, forêt atlantique riche en *Caesalpiniodeae*.

Alt. : 130-950 m.

Noms vernaculaires : -

Usages : -

Statut de conservation : préoccupation mineure [LC]. Sa zone d'occurrence (EOO) est supérieure à 20 000 km² (87 347 km²). Ce taxon est connu de près de 24 spécimens, collectés et enregistrés dans 16 localités. Il est assez largement distribué dans tout le Sud du Cameroun et au Gabon. À l'état actuel, aucune menace ne semble peser sur ce taxon.

Distribution : Cameroun, Gabon, Guinée équatoriale (Rio Muni) (fig. 51).

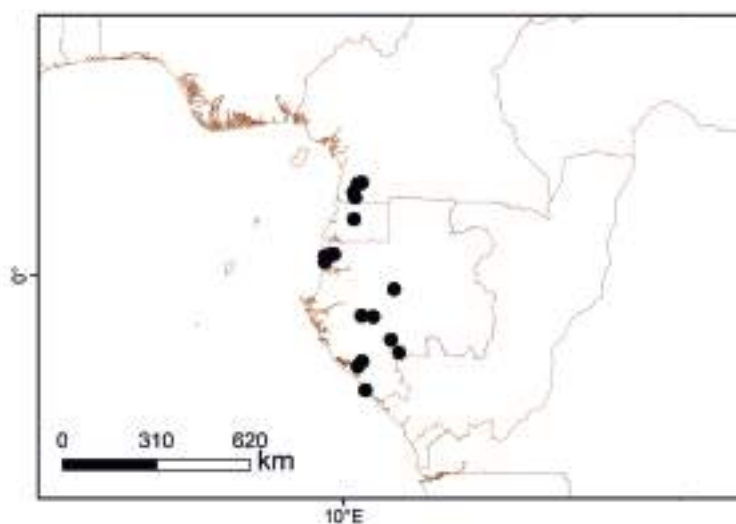


Fig. 51. Distribution de *Craterispermum ledermannii* var. *modestum*.



Fig. 52. *Craterispermum ledermannii* var. *modestum*. (Crédits photographiques - A : Bidault, E. ; B : Kenfack, D.)

***Craterispermum ledermannii* K. Krause var. *congestum* Taedoumg, Sonké & De Block var. nov.** (fig. 54, 55)

TYPE : Gabon, région de Nyanga, s.d. 1914 (fl), *Le Testu* G. 2101 (P holo ! [592944] ; BM iso ! [-], K iso ! [101112706]).

Note : cette variété diffère essentiellement des autres par la disposition très compacte de ses bractées et bractéoles le long des ramuscules inflorescentiels divergents, par ses pédoncules généralement plus courts et par ses bractéoles majoritairement acuminées.

Phénologie : fleurit en mai et en octobre ; fructifie d'avril à mai et d'août à décembre.

Habitat : sous-bois de forêt secondaire et de forêt primaire riche en *Aucoumea* sur sol sableux. **Alt.** : 15-400 m.

Noms vernaculaires : -

Usages : -

Statut de conservation : préoccupation mineure [LC]. Sa zone d'occurrence (EOO) est supérieure à 20 000 km² (114 404 km²). Cette espèce est connue de 16 localités et de 15 spécimens. C'est un taxon assez largement distribué malgré le petit nombre de collections. À l'état actuel, aucune menace ne semble peser sur lui.

Distribution : endémique du Gabon (fig. 53).

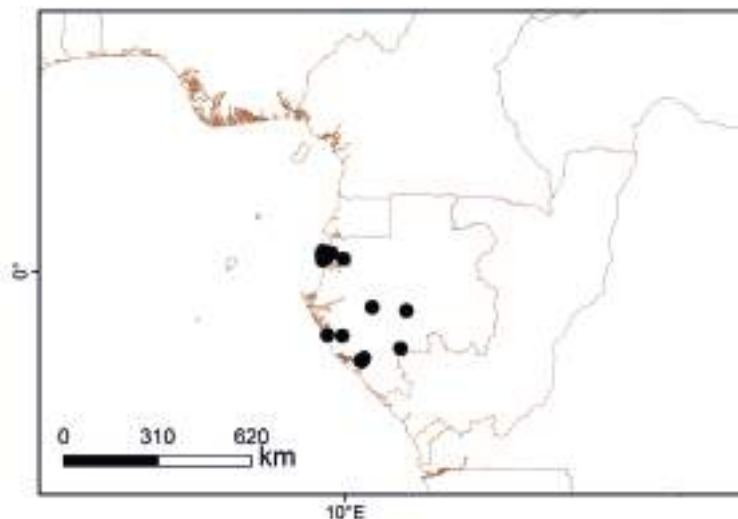


Fig. 53. Distribution de *Craterispermum ledermannii* var. *congestum*.

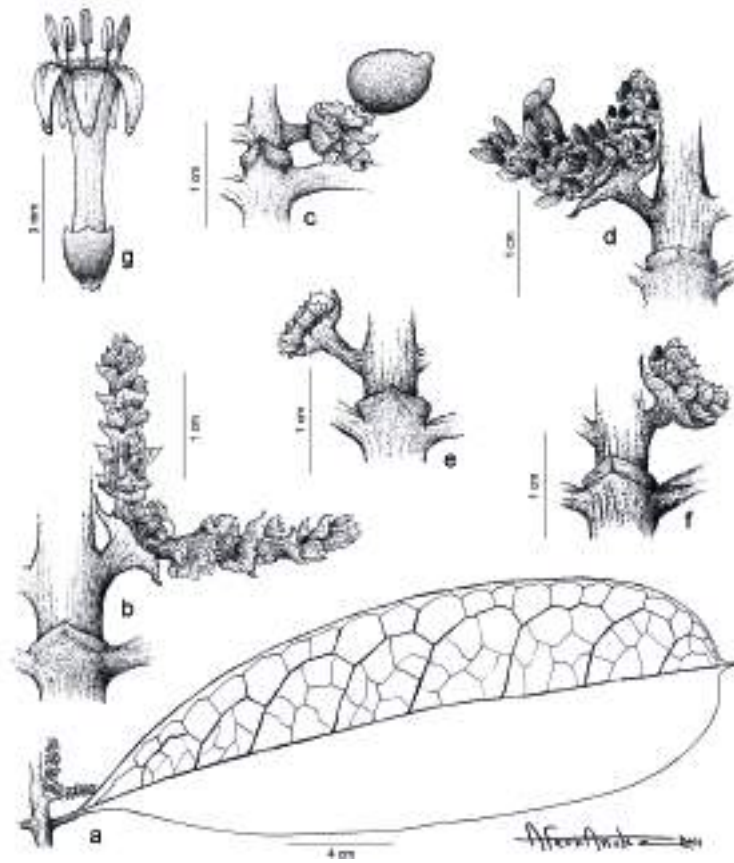


Fig. 54. *Craterispermum ledermannii* var. *congestum*. **A.** Portion de rameau florifère. **B.** Nœud montrant une stipule et une inflorescence pseudo-dichotomique portant des bractées et des bractéoles. **C.** Infrutescence subcapitée. **D.** Inflorescence à tendance pseudo-dichotomique en cours de développement portant des boutons floraux. **E.** Inflorescence subcapitée. **F.** Inflorescence subcapitée en cours de développement portant de jeunes boutons floraux. **G.** Fleur brévistyle.



Fig. 55. *Craterispermum ledermannii* var. *congestum*. (Crédit photographique - A,B : Lachenaud, O.)

***Craterispermum longipedunculatum* Verdc.**

Kew Bull. 14 : 350 (1960) (fig. 57). Verdcourt, *Kew Bull.* 28 : 436 (1973), Verdcourt, *Fl. East Trop. Afr.* 1 : 162 (1976). TYPE : Tanzania, Morogoro District, Nguru Mts, avril 1953, *Semsei S.R.* 1153 (EA holo [000001785], K iso ! [000286614], K iso ! [000286615]).

Arbuste ou petit arbre, 3-8 m de haut, glabre ; jeunes rameaux vert jaunâtre ou grisâtres, à texture lisse. **Stipules** persistantes, oblongues, 2,5-4 mm de long, carène faiblement marquée. **Feuilles** à pétiole de 5-10 mm de long ; limbe elliptique à oblong, subcoriace, 4,5-11,5 × 1,7-5 cm, gris verdâtre sur la face supérieure, vert grisâtre plus pâle sur la face inférieure, à sommet acuminé, acumen de 7-11 mm de long ; 8-10 paires de nervures secondaires plutôt effacées et peu distinctes des nervilles ; nervilles à réticulation très fine et irrégulière visible sur les deux faces. **Inflorescences** axillaires à supra-axillaires jusqu'à 5 mm au-dessus du nœud, 25-60 × 5-13 mm, uni- à pauciflores, rarement subcapitées et plus généralement constituées de cymes pseudo-dichotomiques formées de trois axes, l'axe central étant sessile et nettement moins développé que les parties latérales qui constituent des ramuscules atteignant jusqu'à 25 mm de long ; pédoncule aplati, 15-42 mm de long ; bractées et bractéoles très lâchement disposées, largement triangulaires, 0,5-1 mm de long. **Fleurs hétérostyles**, 4-mères, sessiles, odorantes ; calice et hypanthium vert blanchâtre, corolle blanche à blanc verdâtre, anthères et filaments blancs. Calice à tube ± 2 mm de long ; lobes en petites dents aiguës, 0,5-1 mm de long. Corolle à tube subcylindrique, 7-11 mm de long ; lobes de 5-5,5 mm de long, à sommets aigus à arrondis, épais, portant un mucron interne très développé. Hypanthium ± 1,5 mm de long. **Fleurs brévistyles** à étamines subincluses ; anthères ± 3,1 mm de long ; filaments ± 2,4 mm de long. Style inclus, ± 5,5 mm de long ; lobes stigmatiques ± 2,3 mm de long. **Fleurs longistyles** à étamines incluses ; anthères ± 3,1 mm de long ; style de 5-7 mm de long ; lobes stigmatiques ± 2 mm de long. **Fruits** urcéolés à ovoïdes, 7,5-15 × 5,5-8 mm, pourpre-noir à maturité, sessiles.

Note : en raison de la pauvreté du matériel étudié, certains éléments de la description du fruit et de la fleur longistyle ont été directement repris du protologue (Verdcourt 1976).

Phénologie : fleurit en décembre, janvier, avril et juillet ; fructifie en janvier et septembre.

Habitat : forêt de montagne à canopée de ± 40 m de haut. **Alt.** : 1480-1610 m.

Noms vernaculaires : Tanzanie : *Noavilekwibupa* (-).

Usages : écorce très prisee et mâchée pour ses propriétés aphrodisiaques (Kayombo 1980) (*Horlyck* TZ366).

Statut de conservation : en danger [EN B2ab(ii, iii)]. Sa zone d'occupation (AOO) est de 119 km². Le nombre de collections est de 17, correspondant à 13 localités. Cette espèce n'est connue que des Monts Nguru et reste assez peu collectée. Elle est par ailleurs très exploitée pour ses propriétés aphrodisiaques.

Distribution : endémique des Monts Nguru en Tanzanie. Cette espèce et *C. schweinfurthii* sont les seules du genre présentes en Afrique orientale (fig. 56).

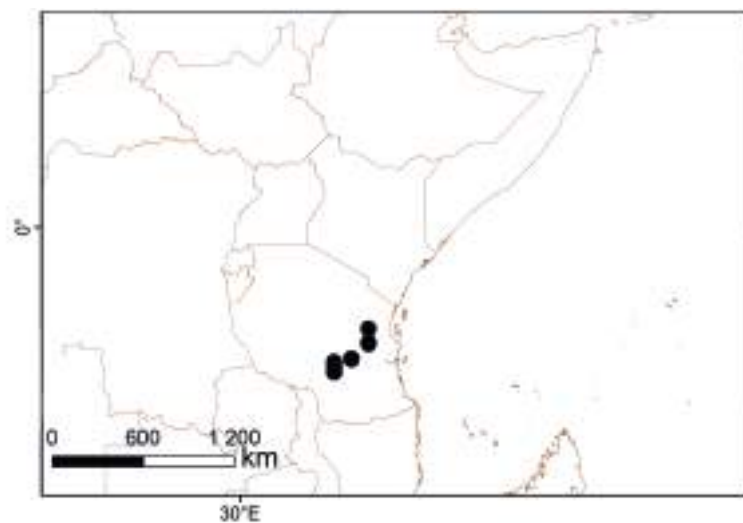


Fig. 56. Distribution de *Craterispermum longipedunculatum*.

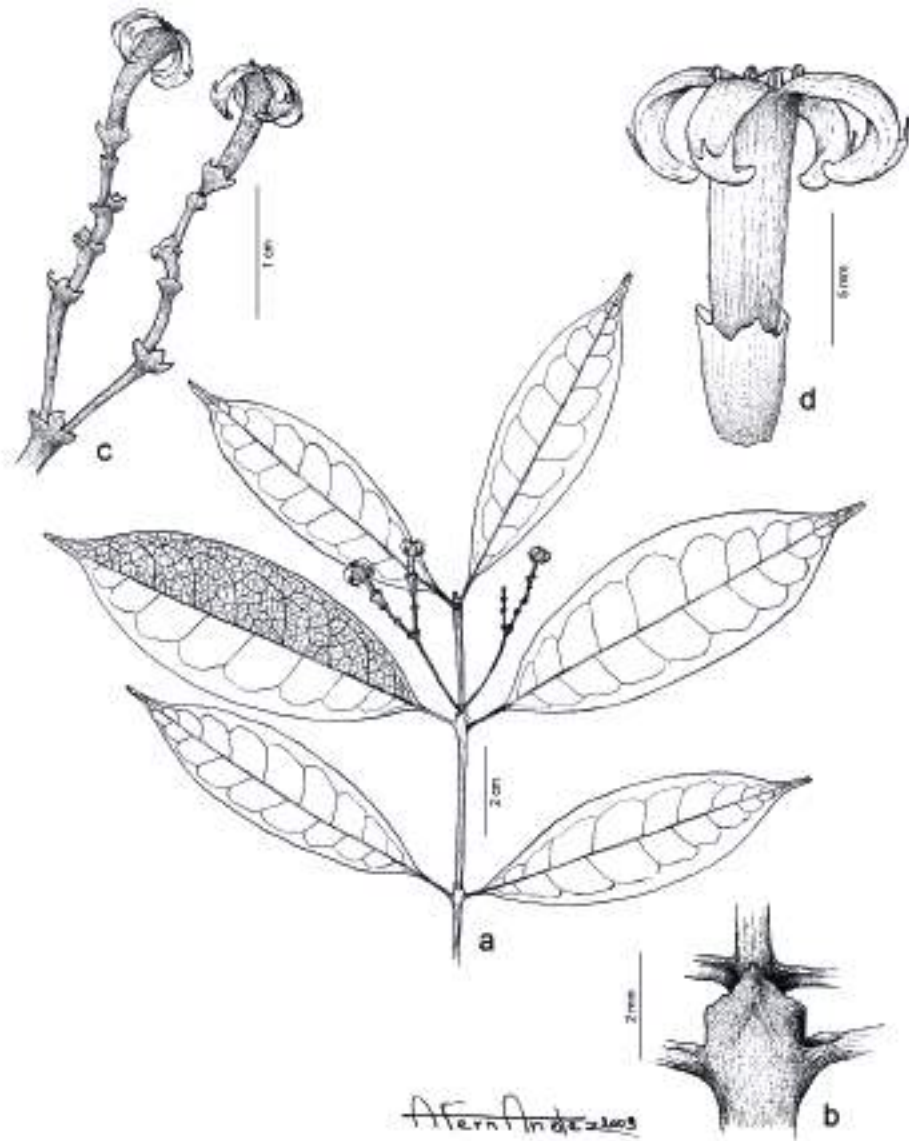


Fig. 57. *Craterispermum longipedunculatum*. **A.** Portion de rameau florifère. **B.** Nœud montrant une stipule. **C.** Inflorescence. **D.** Fleur brévistyle.

***Craterispermum parvifolium* Taedoumg & Sonké**

Nord. J. Bot. 29 : 701 (2011) (figs. 59, 60). TYPE : Cameroun, SW de Nkoadjap, C. 20 km E de Campo, 16 mai 2009 (fl), *Lachenaud, Lemaire, Simo & Sonké* 795 (BR holo ! [0000024593366] ; BR iso ! [6202002093002], MO iso ! [101112565], YA iso ! [-]).

Arbuste de 1-3,5 m de haut, glabre ; jeunes rameaux marron verdâtre ou grisâtres, à texture lisse, à entrenœuds présentant deux côtes longitudinales fines dans l'axe des stipules. **Stipules** persistantes, triangulaires, à partie basale de 0,9-2,5 mm de long, surmontée d'une cuspidé étroitement triangulaire (presque en aiguille), 1,5-8 mm de long. **Feuilles** à pétiole de 2,8-9 mm de long ; limbe obovale ou oblong, papyracé, 3,3-11 × 0,9-3,5 cm, vert à vert grisâtre sur la face supérieure et vert pâle sur la face inférieure, à sommet longuement et étroitement acuminé, acumen de (5-)9-16 mm de long ; 9-12 paires de nervures secondaires modérément proéminentes sur les deux faces ; nervilles à réticulation ± régulière, fine, presque perpendiculaires à la nervure médiane. **Inflorescences** supra-axillaires jusqu'à 1-2 mm au-dessus du nœud, 1,5-5,5 × 1,5-3 mm, à 1-4 fleurs, disposées en cymes subcapitées ; pédoncules courts, aplatis, 0,5-4,5 mm de long ; bractées étroitement triangulaires, 1-4 mm de long, bractéoles largement triangulaires, (0,3-)0,6-0,8 mm de long, sommet obtus, à marges portant souvent des cils et/ou des collètes épars. **Fleurs** probablement hétérostyles (mais seule la forme brévistyle connue), 4-mères, sessiles. Calice et hypanthium vert blanchâtre, corolle blanche, anthères et filaments blancs. Calice à tube de (0,3-)0,5-0,8 mm de long ; lobes en petites dents aiguës, 0,3-0,6 mm de long, ou rarement à sommet obtus, à marges portant souvent des cils ou des collètes épars. Corolle à tube cylindrique, 3-4 mm de long, faiblement à densément pubescent à la gorge ; lobes de 2-2,5 mm de long, intérieurement pubescents sur la moitié inférieure, à sommet aigu portant un court mucron interne. Étamines à moitié exsertes, 0,7-1 mm de long ; filaments de 0,3-0,4 mm de long. Hypanthium de 0,8-1 mm de long. Style inclus, ± 3 mm de long ; lobes stigmatiques ± 0,7 mm de long. **Fruits** ovoïdes, ± 9 mm de diamètre, bleu sombre à noirs à maturité, souvent courtement pédicellés ; pédicelles de 1-1,5 mm de long.

Phénologie : fleurit de février à mars et de juin à octobre ; fructifie de décembre à février et de juin à octobre.

Habitat : forêt primaire humide riche en Caesalpinoideae. **Alt.** : 0-750 m.

Noms vernaculaires : -

Usages : -

Statut de conservation : vulnérable [VU, B1ab (ii, iii)]. La zone d'occurrence est de 17883 km² et l'espèce existe dans moins de 10 localités. Dans la zone de Kribi-Campo-Ma'an, où l'espèce est majoritairement collectée, l'habitat forestier de *C. parvifolium* est menacé par l'agriculture itinérante sur brûlis. De plus, le Gouvernement camerounais vient d'engager dans cette zone la construction d'un port en eau profonde qui modifiera certainement à jamais les habitats de cette région. Le massif forestier de Ngovayang, qui constitue un des réservoirs

de cette espèce, va bientôt être au centre d'une grande exploitation de minerais de fer. Cependant, cette espèce est également présente dans d'autres régions camerounaises ainsi qu'au Gabon et en Guinée équatoriale (Rio Muni).

Distribution : Cameroun, Gabon, Guinée équatoriale (fig. 58).

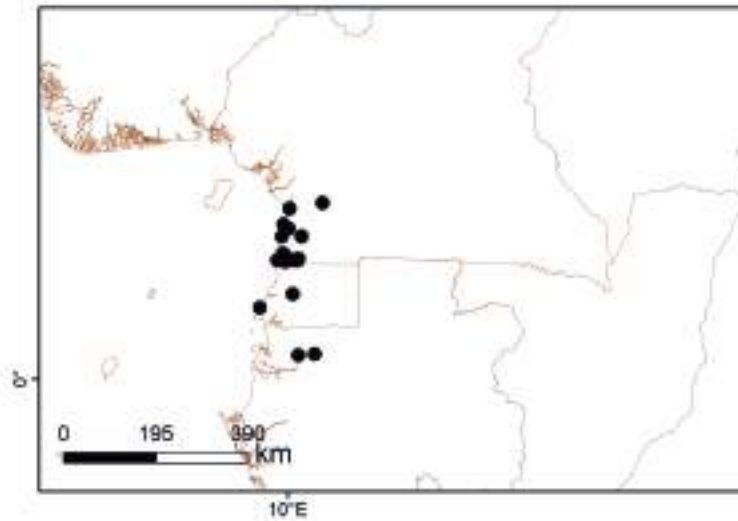


Fig. 58. Distribution de *Craterispermum parvifolium*.

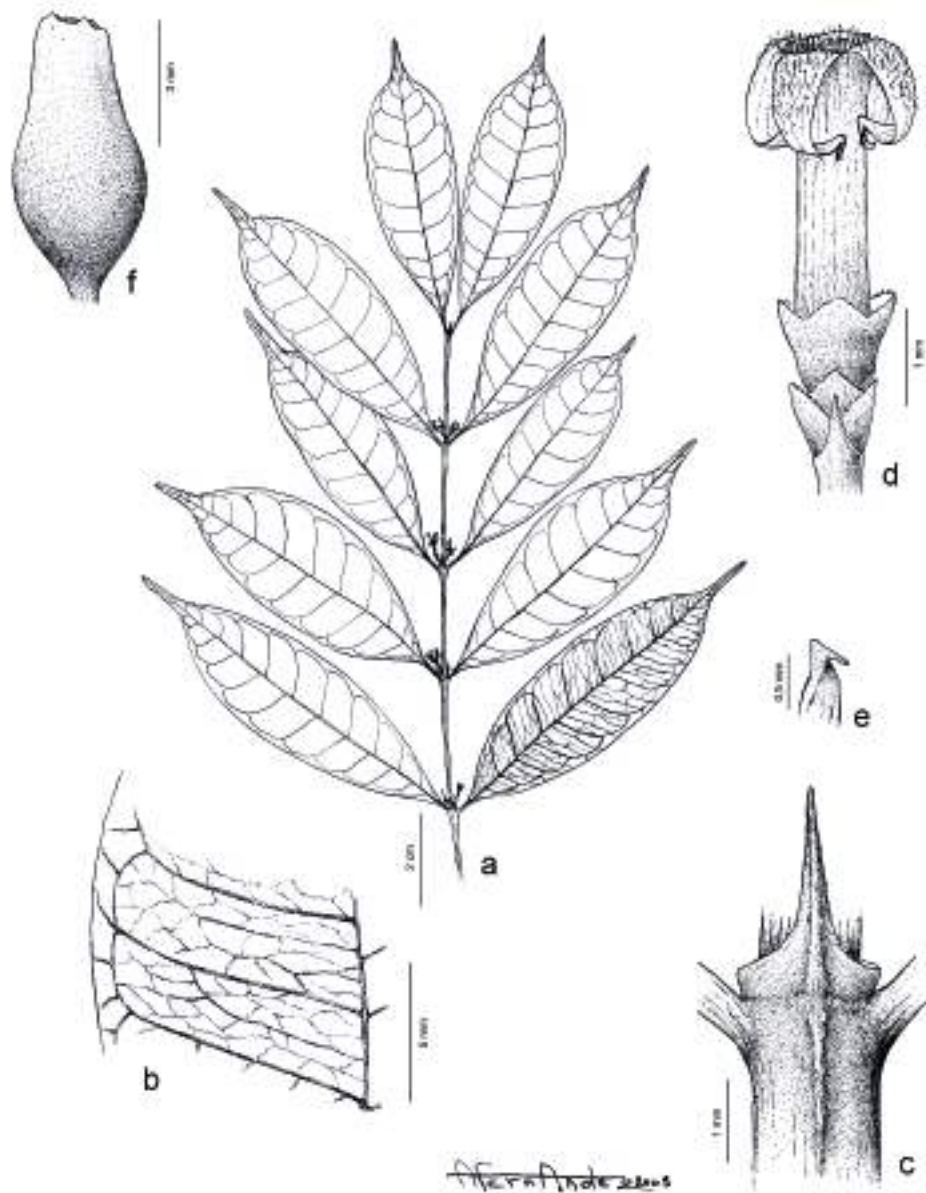


Fig. 59. *Craterispermum parvifolium*. **A.** Portion de rameau florifère. **B.** Détail de la nervation. **C.** Nœud montrant une stipule et une portion de l'entre-nœud avec une côte longitudinale. **D.** Fleur brévistyle. **E.** Sommet de lobe corollin montrant le mucron interne. **F.** Fruit immature.



Fig. 60. *Craterispermum parvifolium*. (Crédits photographiques - A-C : Simo, M. ; D : Stévant, T.)

***Craterispermum robbrechtianum* Taedoumg & Sonké**

Nord. J. Bot. 29 : 704 (2011) (fig. 62, 63). TYPE : Cameroun, 30 km from Kribi, Ebolowa road, 4 février 1970 (fl), *Bos* 6235 (WAG holo ! [0233805] ; BR iso ! [000009814547], WAG iso ! [0233806], WAG iso ! [0233807]).

Arbuste ou petit arbre, 1-6 m de haut, glabre ; jeunes rameaux marron verdâtre, à texture majoritairement lisse, à section arrondie. **Stipules** persistantes, 1,5-4 mm de long, subtronquées ou portant rarement une cuspidé de moins de 1 mm de long, carène ± saillante sur la face dorsale. **Feuilles** à pétiole de 3-35 mm de long ; limbe elliptique ou obovale, coriace, souvent à marge révoluée, 6-23 × 1,5-8 cm, mat et marron verdâtre sur la face supérieure, vert pâle à marron verdâtre sur la face inférieure, à sommet acuminé ; acumen de 7-20 mm de long ; 7-11 paires de nervures secondaires peu marquées sur les deux faces ; nervilles très lâches, peu visibles sur les deux faces et quasi invisibles à l'état frais. **Inflorescences** supra-axillaires jusqu'à 2-9 mm au-dessus du nœud, 2,2-20 × 3-22 mm, pauci- à multiflores, subcapitées et/ou en cymes formées de 2 ou 3 ramuscules divergents, atteignant 4,5-15 mm de long, pédoncule subcylindrique ou aplati, (0,6-)2-8 mm de long ; bractées et bractéoles largement triangulaires, densément imbriquées et recouvrant les ramuscules, 1-1,5 mm et 0,5-1 mm de long respectivement, aiguës ou très courtement cuspidées, collétères épars sur les marges. **Fleurs hétérostyles**, 5-mères, sessiles ; calice et hypanthium vert blanchâtre, corolle blanche, anthères et filaments blancs. Calice à tube 0,4-0,6 mm de long, subtronqué ou à petites dents courtes et aiguës ± 0,3 mm de long, collétères épars sur les marges. Corolle à tube subcylindrique, ± 4 mm de long, pubescent à la gorge ; lobes de 2-4 mm de long, intérieurement pubescents sur le tiers inférieur, à sommet aigu portant un court mucron interne. Hypanthium ± 1 mm de long. **Fleurs brévistyles** à étamines à anthères complètement exsertes de 1-1,5 mm de long ; filaments ± 1 mm de long. Style inclus, ± 3,3 mm de long ; lobes stigmatiques ± 1 mm de long. **Fleurs longistyles** à anthères incluses ou subincluses ; anthères de 1-1,5 mm de long ; filaments ± 0,2 mm de long. Style exsert, 5 mm de long ; lobes stigmatiques ± 1 mm de long. Infrutescences à 1-4 fruits. **Fruits** généralement larges à la base et étroits vers le sommet, asymétriques, subglobuleux à coniques, 15 × 17 mm, jeunes fruits généralement ovoïdes, successivement verts, blanchâtres et enfin violets à maturité, sessiles à rarement pédicellés ; pédicelles atteignant ± 2,5 mm de long.

Note : les spécimens *Reitsma J.M.* 2944 (Gabon, ca. 25 km WSW of Mintsic), *Carvalho* 5452 (Rio Muni, Bata-Mbini), *Breteler* 7774 (Gabon, about 36 km on road from Mouila), *Carvalho* 6159 (Rio Muni, Bata-Senge), *de Wilde J.J.F.E.* 8462 (Cameroun, road Ebolowa-Minkok) sont proches de *C. robbrechtianum* par leur structure inflorescentielle subcapitée, leur pédoncule court, leurs stipules persistantes et souvent subtronquées. Cependant, ils en diffèrent par des infrutescences aux fruits longuement pédicellés (± 5 mm) et, dans le cas des spécimens du Rio Muni, par une nervation tertiaire assez marquée sur les deux faces. Ces spécimens restent problématiques à l'issue de cette révision.

Phénologie : fleurit d'octobre à février et d'avril à juin ; fructifie d'octobre à juillet.

Habitat : vieille forêt secondaire, forêt primaire en bordure de rivière. **Alt.** : 10-500 m.

Noms vernaculaires : -

Usages : -

Statut de conservation : préoccupation mineure [LC]. La zone d'occurrence (EOO) est de 114 404 km². Cette espèce est connue de plus de 10 localités et de près de 56 spécimens collectés à ce jour. Elle est plutôt largement distribuée et son absence au Rio Muni et à l'est du Gabon pourrait être un artefact lié à un sous-échantillonnage plutôt qu'à une fragmentation de son habitat. À l'état actuel, aucune menace ne pèse sur cette espèce.

Distribution : Cameroun, Gabon (fig. 61).

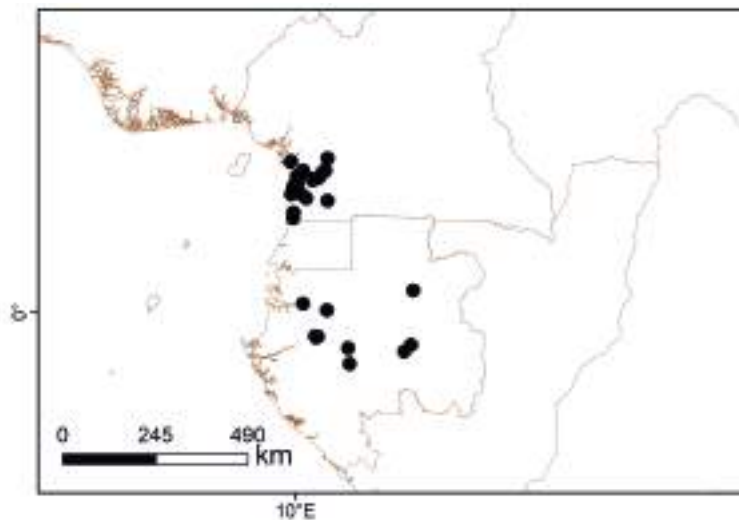


Fig. 61. Distribution de *Craterispermum robbrechtianum*.

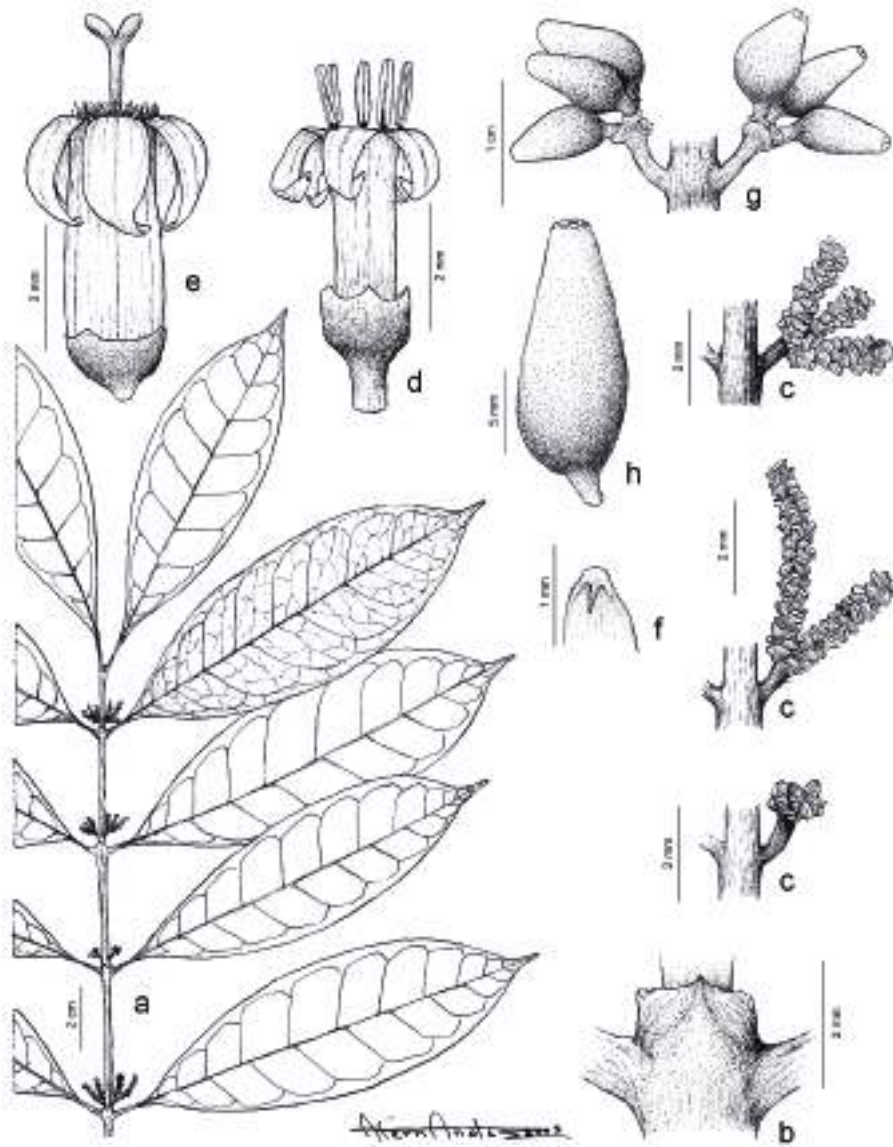


Fig. 62. *Craterispermum robbrechtianum*. **A.** Rameau florifère. **B.** Nœud montrant une stipule. **C.** Diverses formes d'inflorescences (subcapitée, en cyme 2- et 3-ramifiée). **D.** Fleur brévistyle. **E.** Fleur longistyle. **F.** Sommet de lobe corollin montrant le mucron interne. **G.** Infrutescence portant de jeunes fruits. **H.** Jeune fruit.



Fig. 63. *Craterispermum robbrechtianum*. (Crédits photographiques –A : Taedoumg, H. ; B-D : Simo, M.)

***Craterispermum rumpianum* Taedoumg & Hamon**

Blumea 57 : 238 (2013) (fig. 65, 66). TYPE : Cameroun, Monts Rumpi, près de Lokando, 30 km NNW de Kumba, 23 mars 1976 (fl), *Letouzey R.* 14521 (P holo ! [00592569] ; YA iso ! [-]).

Arbuste de 1-2 m de haut, glabre ; jeunes rameaux vert pâle à gris verdâtre, à écorce rapidement ligneuse, plissée et ± liégeuse à l'état sec. **Stipules** caduques, oblongues, 4,5-6 mm de long, surmontées d'un acumen progressif, 1-1,5 mm de long, carène assez marquée. **Feuilles** à pétiole de 10-18 mm de long ; limbe obovale, subcoriace, 11,5-14,8 × 4,5-6,1 cm, ondulé tant à l'état frais que sec, marron jaunâtre sur la face supérieure et plus pâle sur la face inférieure, à sommet acuminé, acumen de 8-10 mm de long ; 8-9 paires de nervures secondaires proéminentes à la face supérieure et moins marquées à la face inférieure ; nervilles à réticulation fine et très marquée sur les deux faces. **Inflorescences** axillaires, sessiles, très compactes, 9-16 × 3-10 mm, pauciflores, disposées en cymes constituées de trois parties subcapitées, la partie centrale étant sessile et nettement moins développée que les parties latérales qui sont disposées au bout de courts axes (< 1 mm) ; bractées et bractéoles densément disposées, triangulaires à ovales, ± 1,5 mm de long, à sommet aigu ou obtus. **Fleurs** probablement hétérostyles (mais seule la forme longistyle connue), 5-mères, sessiles ; calice et hypanthium beiges teintés de violet, corolle blanche, anthères et filaments blancs. Calice à tube de 0,6 mm de long ; lobes en forme de petites dents aiguës ± 0,3 mm de long. Corolle à tube étroitement cylindrique, 6,5-8 mm de long, moyennement à densément pubescent à la gorge ; lobes ± 6 mm de long, intérieurement pubescents sur la moitié inférieure, à sommet aigu présentant un court mucron interne. Étamines à anthères subincluses ± 2,5 mm de long ; filaments ± 0,2 mm de long. Hypanthium ± 2 mm de long. Style exsert, ± 10 mm de long ; lobes stigmatiques ± 2,5 mm de long. **Jeunes fruits** ovoïdes, pourpre foncé. Fruits matures inconnus.

Note : cette espèce est proche de *Craterispermum schweinfurthii* par ses inflorescences très compactes et sa réticulation très fine. Elle en diffère par ses inflorescences sessiles, ses stipules caduques et la taille de son tube corollin (3,7-5,8 mm de long chez *C. schweinfurthii*).

Phénologie : fleurit en mars ; fructifie en avril (fruits immatures).

Habitat : forêt submontagnarde à canopée basse (15-20 m). **Alt.** : 900-1400 m.

Noms vernaculaires : -

Usages : -

Statut de conservation : en danger critique d'extinction [CR B2ab(ii, iii)]. La zone d'occupation (AOO) est de 0,886816 km². L'espèce est connue de seulement deux collections correspondant à une seule localité. Les Rumpi Hills sont sous-échantillonnés, vraisemblablement en raison de leur difficulté d'accès. La forêt qui, de toute évidence, abrite de nombreuses espèces nouvelles et endémiques, est menacée par l'agriculture intensive du cacao et très prochainement du palmier à

huile. Il faut espérer que de nouvelles populations de cette espèce et de nouveaux sites soient identifiés à la faveur de futures prospections.

Distribution : endémique du SO Cameroun (Rumpi Hills) (fig. 64).

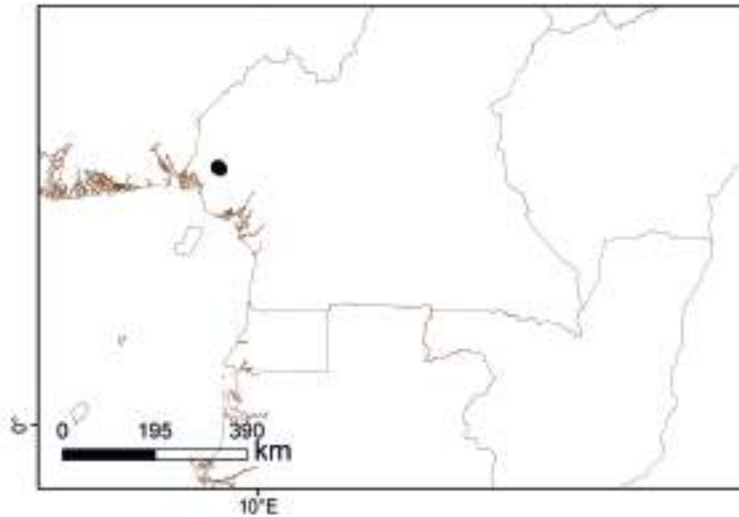


Fig. 64. Distribution de *Craterispermum rumpianum*.



Fig. 65. *Craterispermum rumpianum*. (Crédits photographiques - A : Dessein, S. ; B : Taedoumg, H.)

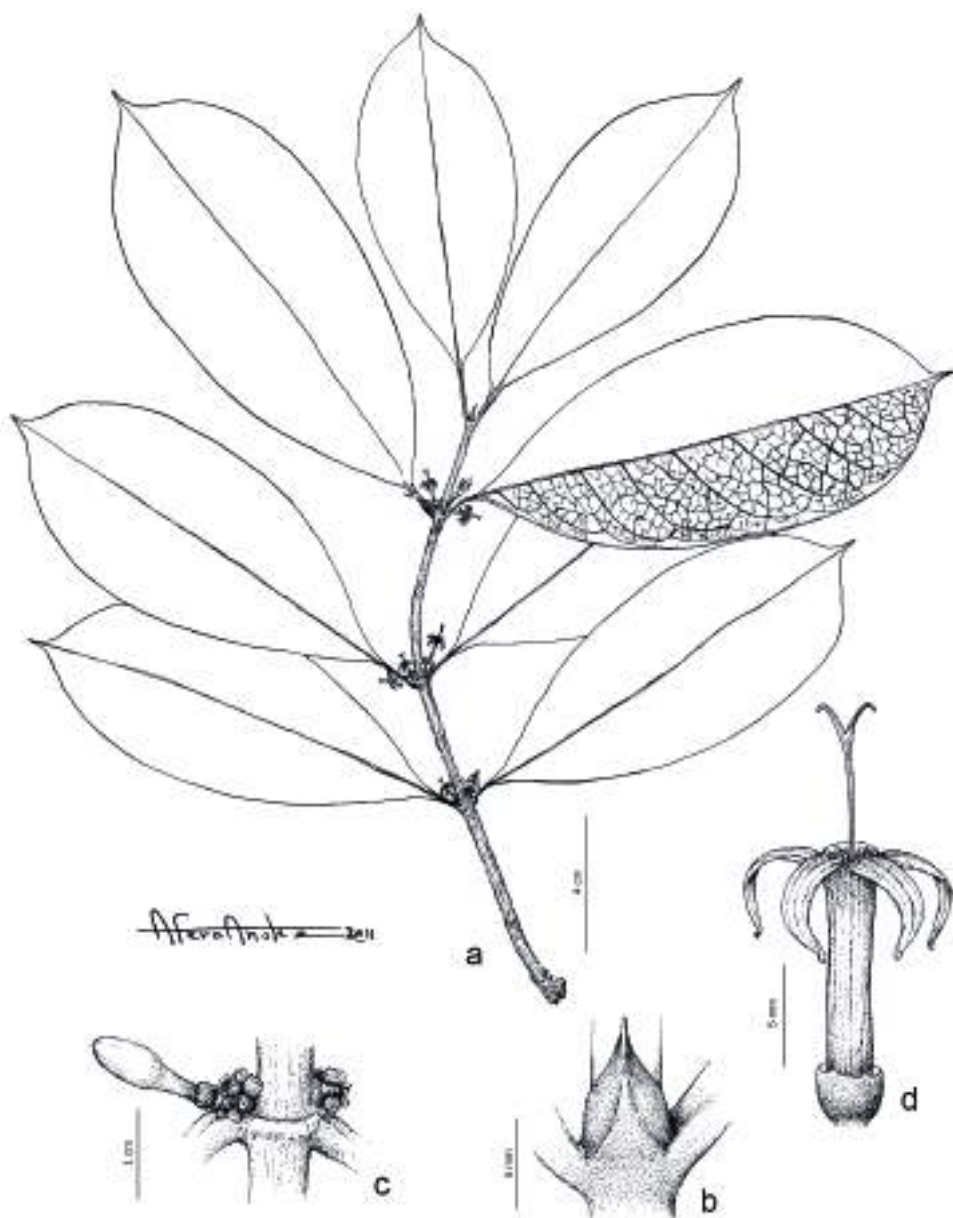


Fig. 66. *Craterispermum rumpianum*. **A.** Portion de rameau florifère. **B.** Nœud montrant une stipule. **C.** Nœud présentant des inflorescences avec des calices résiduels et un bouton floral. **D.** Fleur longistyle.

***Craterispermum schweinfurthii* Hiern, in Oliver**

Fl. Trop. Afr. 3 : 161 (1877) (fig. 68, 69). K. Schum. in Engl., *Pflanzenw. Ost. Afr. C* : 386 (1895) ; Andrews, *Fl. Pl. Sudan* 2 : 433 (1952) ; Verdcourt, *Kew Bull.* 28 : 436 (1973) ; Verdcourt, *Fl. East Trop. Afr.* 1 : 162 (1976). TYPE : Soudan, Niamniamland (by streams Boddo), 10 février 1970 (fl, fr), *Schweinfurth G.* 2935 (K holo ! [K000379487] ; M iso [0106329]).

Craterispermum angustifolium De Wild. & T. Durand, in T. Durand & De Wild., *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 38 : 89-90 (1899). TYPE : RD Congo, Bonginda (Lulonga) 6 février 1896 (fl, fr), *Dewèvre A.* 811 (BR holo ! [0000008829528] ; BR iso ! [0000008829511], BR iso ! [0000008829535]).

Craterispermum congolanum De Wild. & T. Durand, in T. Durand & De Wild., *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 38 : 90 (1899). TYPE : RD Congo, Waboundon, mai 1891 (fl), *Demeuse F.* 352 (BR holo ! [0000008829498] ; BR iso ! [0000008829504]).

Craterispermum reticulatum De Wild., *Ann. Mus. Congo Belg., Bot.* 4 (1) : 158 (1903). TYPE : RD Congo, Lukafu, septembre 1899 (fl), *Verdick E.* 122 (BR holo ! [0000008829559]).

Craterispermum goossensii De Wild., *Pl. Bequaert.* 2 : 282 (1923). TYPE : RD Congo, vallée de la Tshopo, mai 1921 (fl), *Goossens V.* 2571 (BR holo ! [0000008829542]).

Arbuste ou petit arbre, 0,5-10(-20) m de hauteur, glabre ; jeunes rameaux gris à marron verdâtre, à texture lisse. **Stipules** persistantes, triangulaires à oblongues, rarement subtronquées, (1,9-)3-5 mm de long, parfois surmontées d'une cuspide triangulaire de moins de 1,5 mm de long ; carène généralement présente. **Feuilles** à pétiole de 7-19 mm de long ; limbe elliptique, oblong, oblanceolé ou obovale, coriace, 5,5-22,3 × 2-7,7 cm, marron, vert ou gris jaunâtre sur la face supérieure et vert pâle ou vert jaunâtre plus pâle sur la face inférieure, à sommet acuminé, acumen de 5-12,5 mm de long ; 7-8 paires de nervures secondaires proéminentes sur les deux faces ; nervilles à réticulation très fine, irrégulière et très marquée sur les deux faces du limbe. **Inflorescences** axillaires à supra-axillaires jusqu'à 5 mm au-dessus du nœud, 4,2-8,5(-12,9) × 4,3-6,5 mm, pauci- à multiflores, subcapitées (à fleurs densément disposées au sommet du pédoncule), pouvant très rarement présenter une disposition en cymes courtement 2-branchées (branches de moins de 4(-4,9) mm) ; pédoncules robustes, aplatis et s'élargissant vers le sommet, 1,4-7(-10) mm de long ; bractées et bractéoles triangulaires à ovales, 1-2,1 mm de long, à sommet aigu ou très rarement arrondi. **Flours hétérostyles**, 5(-6)-mères, sessiles. Calice et hypanthium verts, corolle blanche à blanc verdâtre, lobe corollin blanc, filaments et anthères blancs. Calice à tube de 0,5-1,8 mm de long ; portant 5 petites dents aiguës, 0,2-0,7 mm de long. Corolle à tube subcylindrique, 3,7-6,6 mm de long, pubescent à la gorge et intérieurement dans la moitié supérieure ; lobes oblongs à lancéolés, 3,1-5,7 mm de long, pubescents intérieurement et principalement sur la partie basale, sommet aigu. Hypanthium de 0,7-1,7 mm de long. **Flours brévistyles** à anthères complètement exsertes, 1,7-2,4 mm de long ; filaments de 1,2-2(-2,6) mm de long. Style inclus, 4,1-6 mm de long ; lobes stigmatiques de 1,2-1,6(-2) mm de long. **Flours longistyles** à anthères demi-

exsertes de 1,4-2 mm de long ; filaments de 0,1-0,6(-0,9) mm de long. Style exsert, 7-11,4 mm de long ; lobes stigmatiques de 1,1-2,2 mm de long. **Fruits** globuleux à subglobuleux, $\pm 7 \times 6$ mm, successivement vert pâle, vert blanchâtre, pourpres, et bleu sombre à noirs à maturité, sessiles à très rarement subsessiles.

Note : la délimitation entre *Craterispermum cerinanthum* et *C. schweinfurthii* reste controversée. Si les formes typiques sont identifiables assez aisément, il en est autrement des nombreux spécimens intermédiaires. L'aire de distribution de *C. cerinanthum* ou tout du moins de sa forme typique s'étale de la Côte d'Ivoire au sud-ouest du Cameroun. L'aire de *C. schweinfurthii* est essentiellement l'Afrique orientale et australe et seuls quelques spécimens sont présents au Nigeria. Les deux espèces montrent un important chevauchement en Afrique centrale et il existe une forme atypique de *C. schweinfurthii* proche de *C. cerinanthum* sur la bande côtière de l'océan Indien.

Phénologie : fleurit et fructifie toute l'année.

Habitat : galerie forestière en savane, forêt primaire d'altitude, forêt secondaire, forêt périodiquement inondée et en bordure de rivière sur sol rocailleux. **Alt.** : 20-1950 m.

Noms vernaculaires : Burundi : *Akarayoheramuhoro* (-), *Umuryoryo* (Kirundi) ; Cameroun : *Djembe* (Bobili), *Sombokue* (-) ; Kenya : *Mnogonogo* (Kipogoro), *Muringutitsu* (Kakamega) ; Mozambique : *Mudota* (Mutota), *Vulanota* (Cheringoma) ; Nigeria : *Hobi* (-) ; Ouganda : *Musekera* (-), *Mofunda* (Lissongo), *Pengsila* (Boffi) ; RD Congo : *Garinia* (-), *Amamamba* (-), *Batolo* (Babuana), *Bobendja* (-), *Boluma* (-), *Kis* (Bangala), *Bosongla m'hanga* (-), *langangi* (Bosongi), *Botele bo lokomba* (Turumbu), *Bwete* (-), *Dibo* (-), *Disue* (-), *Eteinye* (Bakusu), *Gwaler* (-), *Ikirisausa*, *thuisansa* (Tshiluba), *Inaolo a botea* (Turumbu), *Isa* (Bangala), *Jito* (-), *Kapeza* (Kindembo), *Kikeba* (Kitabwa), *Kilowe* (Tshilubre, Kitabwa), *Kirega* (Kasegama), *Kisase* (-), *Kolete* (Swahili), *Kyoro* (Kinyanga), *Lenge-enge* (-), *Lirvoka* (-), *Lito* (-), *Logo* (Dalipa), *Mandimbalumba* (-), *Mangbotolo* (-), *Muntema-ntoma* (Kikongo), *Muntemena* (-), *Mutotolo* (Kitshokwa), *Mwesa* (Kitembo), *Mwesa-karengé* (Kitembo), *Mwibele* (-), *Nenzezenge* (Zande), *Ntata nkedinga* (-), *Nyombo* (-), *Nzeke-nzeke* (-), *Ohmi* (Lomongo), *Ojito* (-), *Oki* (-), *Patakongou* (-), *Sambilo* (Arzanke), *Sasa* (Zande), *Sassa* (Azandé), *Sjeugesek* (-), *Tchitchilihoka* (Kikusu), *Tshinsansa* (Tshiluba), *Wesa* (Kitembo) ; Tanzanie : *Mnosa* (Mnoga), *Msekera* (-), *Mulwalwalwa* (Chishinga), *Mulyolyo* (-), *Mushakera* (-), *Omushekela* (Haya).

Usages : écorce mâchée pour son goût sucré, ses vertus aphrodisiaques (*Dawe* 473, *Lebrun* 906, *Ritehei* 1) et le traitement des maux de tête et de la fièvre (*Lucas* 280). Ses feuilles bouillies sont employées pour le traitement des maux d'estomac (*Michels* 5) ou comme vomitif (*Babault* 665). Brindilles utilisées comme brosse à dents (*Ritehei* 1). Soigne des maladies diverses, surtout chez les enfants jumeaux (*Kanywa* 6). Feuilles sèches pilées et utilisées comme désinfectant et cicatrisant pour les blessures ouvertes (*Gilbert* 1457, *Goossens* 2530, 3025, *Luxen* 404, *Louis J.* 7720, *Pynaert* s.n., *Lamboray* 29, *Robyns* 1466, *Vermoesen* 140). Arbuste décoratif (*Corbisier-Baland* 1270). Bois utilisé comme perches pour les charpentes dans la construction des cases (*Corbisier-Baland* 1902, *De Giorgi* 448, 530, 539, 546, *Liégeois* 72, *Mengé* 41, *Sapin* s.n.).

L'écorce et les feuilles de *Craterispermum schweinfurthii* sont une source de colorants jaunes et bruns utilisés pour la teinture des étoffes de coton. En RD Congo, le bois mort, conservé à l'humidité, vire au rouge et sert à préparer un onguent rouge (« *nkula* », également élaboré à partir d'autres sources), utilisé pour se peindre le visage lors de cérémonies traditionnelles. En Angola, l'espèce est appréciée en tant que haie vive car elle résiste au feu et est très facile à cultiver. Les fleurs odorantes sont des mellifères appréciées par les abeilles. Les rameaux servent de cure-dents, de brosses à dents et de bâtons à mâcher. Le bois, dur et résistant, est utilisé pour fabriquer des poteaux, des manches d'outils et des cannes, et comme bois de feu et charbon de bois. Ses applications en médecine traditionnelle sont légion. On mâche l'écorce en cas de toux et de coqueluche, on boit une décoction d'écorce contre les maux d'estomac, la fièvre et la diarrhée et on l'utilise en bains de vapeur contre les rhumatismes, les œdèmes et les piqûres. La poudre issue de l'écorce est appliquée sur les blessures. On mâche les racines, l'écorce ainsi que les fruits et on consomme le jus en cas de maladies vénériennes (Jansen *et al.* 2005).

Les feuilles sont mastiquées pour avoir de la chance (en Ouganda « *Musekera* ») (Karou *et al.* 2011).

Statut de conservation : préoccupation mineure [LC]. La zone d'occurrence (EOO) est de 8513443 km². Cette espèce est connue de près de 638 localités et environ 639 spécimens sont collectés à ce jour. C'est une espèce très largement distribuée et à grande amplitude écologique. À l'état actuel, aucune menace ne pèse sur celle-ci, malgré l'importante exploitation dont elle fait l'objet.

Distribution : Angola, Burundi, Cameroun, Congo, Éthiopie, Gabon, Kenya, Malawi, Mozambique, Nigeria, Ouganda, RD Congo, République centrafricaine, Rwanda, Soudan, Tanzanie, Tchad, Zambie, Zimbabwe (fig. 67).

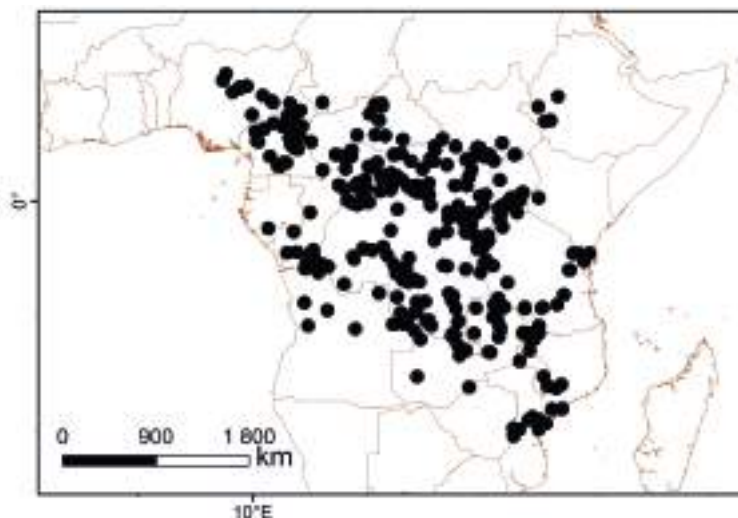


Fig. 67. Distribution de *Craterispermum schweinfurthii*.

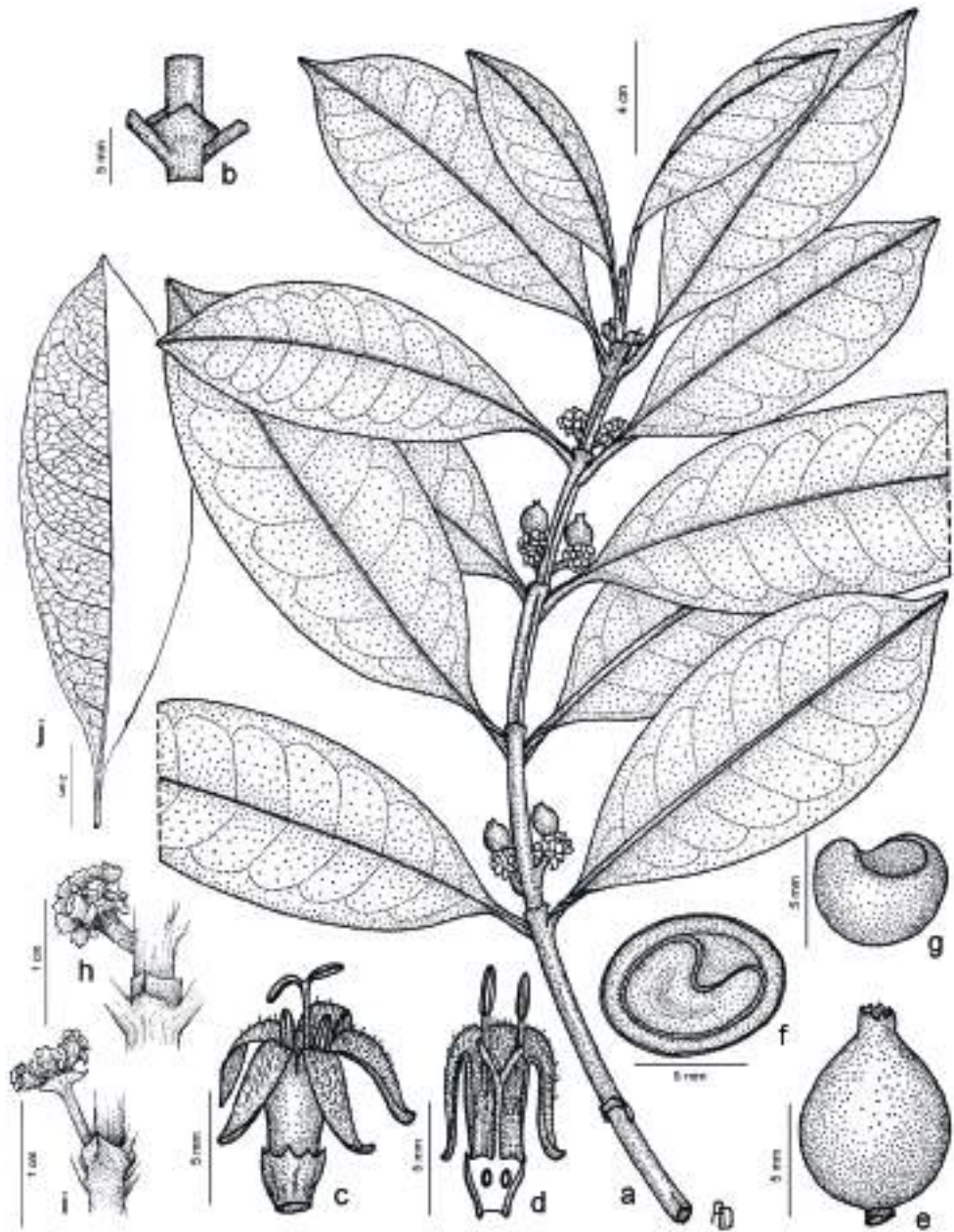


Fig. 68. *Craterispermum schweinfurthii*. **A.** Portion de rameau fructifère. **B.** Nœud montrant une stipule. **C.** Fleur longistyle. **D.** Coupe longitudinale de la fleur brévistyle. **E.** Fruit. **F.** Coupe transversale du fruit. **G.** Graine. **H, I.** Nœud montrant des inflorescences. **J.** Limbe montrant la nervation (Verdcourt 1976).



Fig. 69. *Craterispermum schweinfurthii*. (Crédit photographique - A-D : Taedoumg, H.)

***Craterispermum sonkeanum* Taedoumg & Hamon**

Blumea 57 : 240 (2013) (fig. 71). TYPE : Gabon, Crystal Mountains, forest exploitation Leroy, 20 km NW of Asok, 20 janvier 1983 (fl), de *Wilde J.J.F.E., Arends, Louis A.M., Bouman & Karper* 98 (BR holo ! [0000009854758], WAG iso ! [0233592], WAG iso ! [0233593]).

Arbuste 1-3 m de haut ; glabre ; jeunes rameaux gris à marron verdâtre, à texture lisse, à entrenœuds présentant deux côtes longitudinales fines dans l'axe des stipules. **Stipules** persistantes, à base triangulaire 2-3 mm de long, surmontée d'une cuspidé 4-13 mm de long, carène présente et assez bien marquée. **Feuilles** à pétiole de 5-10 mm de long ; limbe obovale, subcoriace, 6,7-14 × 2-4,8 cm, gris verdâtre sur la face supérieure et vert pâle sur la face inférieure, à sommet longuement acuminé, acumen de 7-15 mm de long ; 10-12 paires de nervures secondaires modérément proéminentes sur les deux faces ; nervilles à réticulation fine et assez marquée sur les deux faces, presque perpendiculaires à la nervure médiane. **Inflorescences** axillaires à légèrement supra-axillaires jusqu'à 2 mm au-dessus du nœud, 9-16 × 3-10 mm, pauciflores, disposées en cymes subcapitées ; pédoncule trapu, 3-4 mm de long ; bractées et bractéoles densément disposées, respectivement 7-11 mm et 3-6 mm de long, à partie basale largement triangulaire à ovale, à sommet longuement aristé, portant souvent des cils épars. **Fleurs** probablement hétérostyles (mais seule forme brévistyle connue), 4-mères, sessiles. Calice et hypanthium verts, corolle blanche, anthères et filaments blancs. Calice à tube de 1-1,5 mm de long ; lobes ± linéaires, inégaux, opposés et égaux deux à deux, grande paire ± 2 mm de long, petite paire ± 1,2 mm de long, densément ciliés sur les marges, portant des collètes épars sur les sinu et les marges. Corolle à tube étroitement cylindrique, 5-6,5 mm de long, faiblement à densément pubescent à la gorge ; lobes ± 3 mm de long, assez pubescents à l'intérieur, sommet aigu et épais. Anthères complètement exsertes ± 1,3 mm de long ; filaments ± 1,3 mm de long. Hypanthium ± 1 mm de long. Style inclus, ± 5,5 mm de long, lobes stigmatiques ± 1,5 mm de long. **Fruits** subglobuleux, asymétriques, 7-8 mm de diam. (immature), violet foncé à noirs à maturité, couronnés par le calice persistant, sessile.

Notes : cette espèce est proche de *Craterispermum aristatum* par ses bractées et ses bractéoles longuement aristées et ses inflorescences courtes et subcapitées. Cependant, elle diffère de cette dernière par des stipules surmontées d'une longue cuspidé, le nombre de nervures secondaires, la réticulation des nervures tertiaires, le nombre de pièces florales et la taille des lobes calicinaux.

Les jeunes rameaux des spécimens du Gabon présentent des côtes longitudinales nettement plus marquées et des cuspidés stipulaires un peu moins longues que celles des spécimens en provenance de Rio Muni.

Phénologie : fleurit de novembre à février ; fructifie en janvier, août et octobre.

Habitat : forêt humide sur terre ferme. **Alt.** : 185-750 m.

Noms vernaculaires : -

Usages : -

Statut de conservation : en danger [EN B1ab(i, ii, iii)]. La zone d'occurrence (EOO) est de 3692 km² et la zone d'occupation (AOO) est de 59,91 km². Les 11 collections correspondent à 8 localités seulement. Un réel danger d'extinction à l'état sauvage pèse sur cette espèce.

Distribution : Gabon, Guinée équatoriale (Rio Muni) (fig. 70).

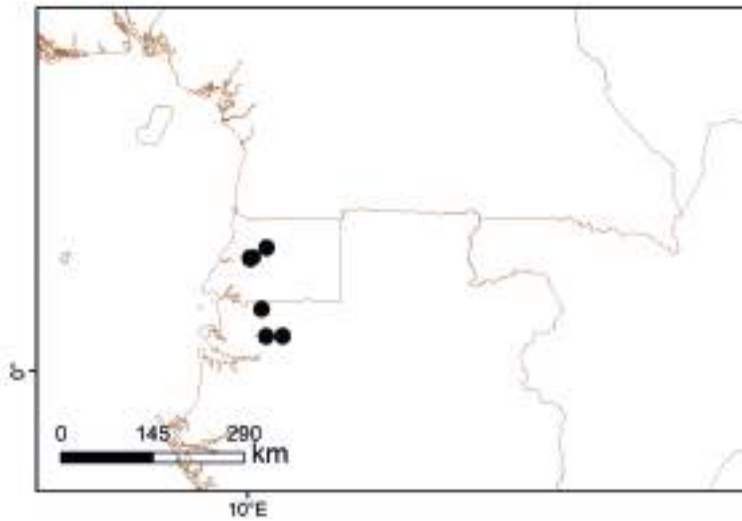


Fig. 70. Distribution de *Craterispermum sonkeanum*.

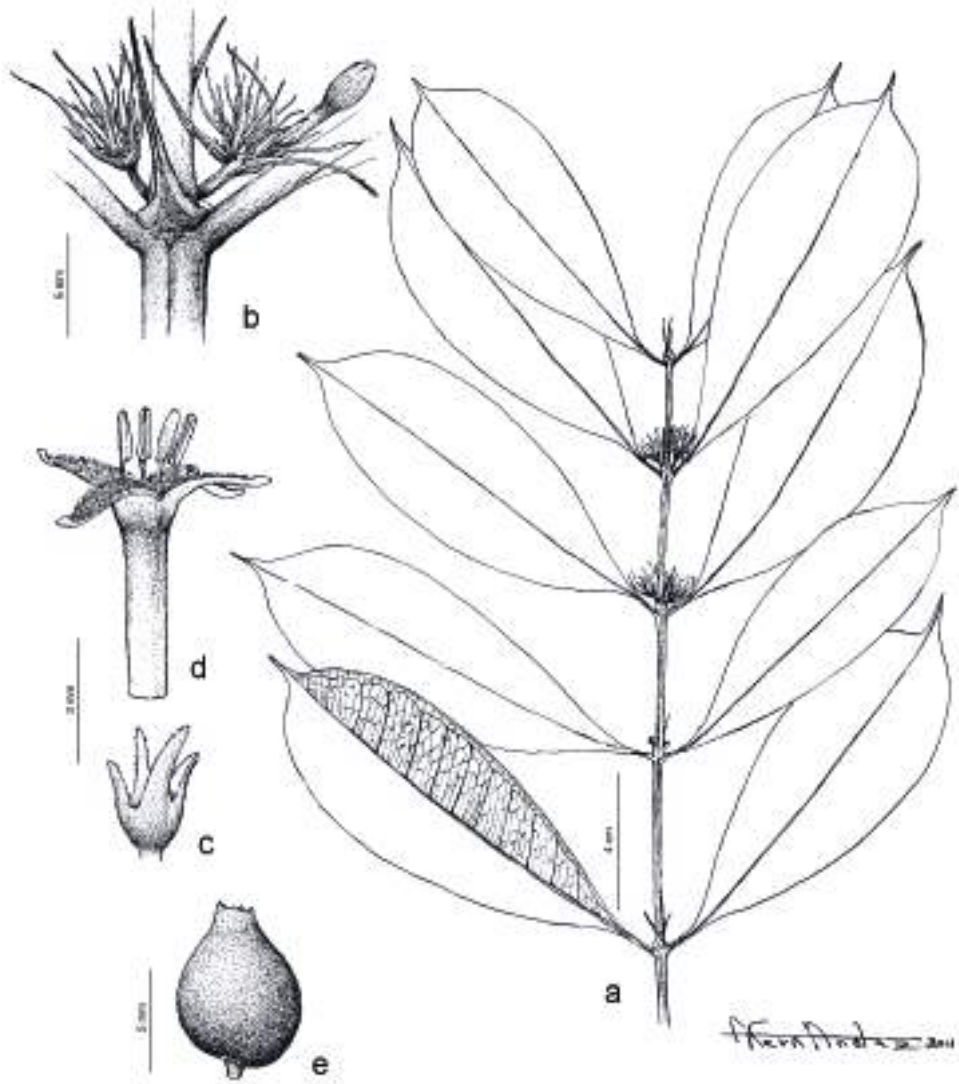


Fig. 71. *Craterispermum sonkeanum*. **A.** Portion de rameau florifère. **B.** Nœud portant des stipules, des inflorescences avec bractées et bractéoles et un bouton floral. **C.** Hypanthium et calice de fleur brévistyle. **D.** Corolle de fleur brévistyle. **E.** Jeune fruit.

3.3. Analyse du complexe *Craterispermum cerinanthum*, *C. laurinum* et *C. schweinfurthii*

À la lumière de nos observations et analyses, *Craterispermum laurinum* se démarque des deux autres espèces du complexe (*C. cerinanthum* et *C. schweinfurthii*), qui restent indissociables au terme de notre étude.

3.3.1. *Craterispermum laurinum*

Les principaux caractères qui permettent de distinguer *Craterispermum laurinum* des autres taxons au sein du complexe sont notamment ses feuilles très coriaces, à limbes densément réticulés (nervilles bien visibles à l'état sec) et à sommet obtus généralement dépourvus d'acumen, ses longues inflorescences pédonculées et ramifiées et ses pédoncules robustes.

La couleur jaunâtre des feuilles, très souvent mentionnée dans les descriptions de *C. laurinum*, et encore souvent utilisée de nos jours, n'est pas discriminante et est observable dans les trois taxons (mais plus souvent chez *C. laurinum* et *C. schweinfurthii*). Il est désormais clairement établi que cette teinte jaunâtre est due à l'accumulation de l'aluminium (Jansen *et al.* 2000b). Les spécimens de *C. laurinum* collectés en Basse Casamance présentent des feuilles très vertes, à la teinte jaune quasi indétectable (*Berhaut* 6085, 7149, *Vanden Berghen* 5111). Il semble donc que l'accumulation de l'aluminium dépendrait de deux facteurs : d'une part un facteur intrinsèque (héréditaire), d'autre part un facteur écologique (environnemental). En effet, de manière générale, les spécimens en provenance des milieux ouverts ont une tendance à la coloration jaunâtre plus prononcée que ceux en provenance des milieux plus fermés. La révélation de cette teinte à l'état sec semble aussi étroitement liée à la méthode de séchage (vitesse, température...).

Chez *Craterispermum laurinum*, les jeunes rameaux sont très souvent canaliculés au voisinage des nœuds et les fruits sont pédicellés. Ce dernier caractère n'est cependant pas exclusif à *C. laurinum* au sein du complexe ; quelques spécimens atypiques de *C. schweinfurthii* du Mozambique, du Kenya, du Malawi et de la RD Congo présentent des fruits assez distinctement pédicellés (*Chapman* 7636, *Pereira* 802, *Luke* 9461). Sans être pleinement discriminantes en raison de leur variabilité, les stipules de *C. laurinum* sont « subcaduques », avec des spécimens ne portant parfois que quelques stipules ou bouts de stipules à l'état sec. Le caractère « calice tronqué » décrit par Verdcourt (1973) comme caractéristique de *C. laurinum* est très variable entre les spécimens au sein du complexe.

Craterispermum laurinum s'individualise aussi par sa distribution clairement confinée à l'ouest du domaine haut-guinéen (Côte d'Ivoire, Gambie, Guinée-Bissau, Guinée-Conakry, Liberia, Mali, Sénégal, Sierra Leone).

3.3.2. *Craterispermum schweinfurthii* – *C. cerinanthum*

L'étude succincte de Verdcourt (1973) était la seule approche générale du genre connue avant la présente étude. Au cours de cette révision, un accent particulier a été mis sur l'examen des principaux caractères discriminants évoqués par cet auteur pour distinguer les espèces de ce complexe.

Caractères discriminants

Pédoncules : la longueur du pédoncule est comprise entre 1,4 et 20 mm. En dépit d'une certaine continuité de ce caractère, il est assez efficient dans l'identification des spécimens plus ou moins typiques de *C. schweinfurthii*. En effet, les spécimens de *C. schweinfurthii* ont des pédoncules majoritairement compris entre 1,4 et 7 mm de longueur. Chez *C. cerinanthum*, cette longueur varie majoritairement de 10 à 23 mm. Entre 7,1 et 9,9 mm, il existe de nombreux spécimens difficiles à placer et majoritairement localisés en Afrique centrale (RD Congo, République centrafricaine, Angola). La largeur ou la robustesse des pédoncules est un caractère à considérer avec prudence car il ne semble pas pleinement discriminant entre les deux espèces malgré une tendance aux pédoncules fins légèrement perceptible chez les spécimens de *C. cerinanthum*. Il est cependant à relever que la largeur des pédoncules n'est pas un caractère facile à mesurer, surtout chez des spécimens séchés et montés en herbier. Les spécimens à pédoncules \geq (7) 10 mm de longueur et à allure fine sont cependant majoritairement localisés de la Côte d'Ivoire au sud-ouest du Cameroun. Ces spécimens correspondent à ce que l'on pourrait qualifier de forme typique de *C. cerinanthum*. Les pédoncules fins et longs font par ailleurs quelques apparitions sporadiques en RD Congo, au Malawi, au Mozambique et au Zimbabwe. Quant aux spécimens à pédoncules courts et en apparence robustes, leur répartition va de l'Afrique orientale (Soudan, Kenya) à l'Afrique australe (Mozambique, Zimbabwe) en passant par l'Afrique centrale. Ces derniers spécimens correspondent à la forme typique de *C. schweinfurthii*.

Structure des inflorescences : la structure de l'inflorescence, notamment le développement des ramuscules inflorescentiels, varie beaucoup au sein des deux espèces. Il apparaît que les spécimens à structure bifurquée, c'est-à-dire présentant des inflorescences pseudo-dichotomiques avec fleurs et bractéoles lâchement disposées, sont majoritairement des *Craterispermum cerinanthum*. Les *Craterispermum schweinfurthii* sont en majorité des spécimens à inflorescences subcapitées et compactes, avec fleurs et bractéoles densément disposées au sommet des pédoncules. De manière générale, la structure inflorescentielle se compose d'un pédoncule soutenant trois ramuscules : le ramuscule central est généralement sessile, tandis que la longueur des latéraux présente beaucoup de variation. L'inflorescence subcapitée semble finalement dériver d'un faible développement des deux ramuscules latéraux. Le développement des ramuscules n'est pas toujours directement corrélé à la longueur des pédoncules, au nombre de fleurs ou à la densité des bractéoles. Il est par contre assez dépendant de l'âge des inflorescences. Les jeunes inflorescences de *C. cerinanthum* sont souvent difficiles à distinguer des inflorescences à structure subcapitée de

C. schweinfurthii (voir les caractères généraux). La densité des bractéoles et des fleurs est étroitement liée au développement des ramuscules : les inflorescences à ramuscules développés ont tendance à avoir des bractéoles lâchement disposées et *vice-versa*. Les inflorescences ramifiées aux bractéoles lâchement disposées sont essentiellement distribuées de la Côte d'Ivoire au sud-ouest du Cameroun (*C. cerinanthum* typique) et dans une moindre mesure en RD Congo. Des apparitions ponctuelles de spécimens à inflorescences à tendance ramifiée au Malawi, au Mozambique et au Zimbabwe sont cependant à relever. Plusieurs spécimens de la RD Congo présentent aussi des ramuscules inflorescentiels développés mais plutôt compacts (*Breyne* 188). Les spécimens de l'Afrique orientale sont en majorité à inflorescences subcapitées.

Feuilles : les feuilles, de par leur nervation, leur texture et la longueur de leur acumen, représentent un organe relativement important dans la discrimination de *Craterispermum cerinanthum* et *C. schweinfurthii*. Les spécimens de *C. cerinanthum* présentent des feuilles à limbes majoritairement papyracés à rarement subcoriaces, à réticulation majoritairement lâche et à acumen foliaire généralement plus développé (7-18 mm de longueur). *Craterispermum schweinfurthii* est caractérisé par son limbe foliaire coriace à rarement subcoriace, des nervilles densément réticulées et des acumens généralement plus courts (5-12 mm de longueur). La corrélation de ces caractères avec les caractères inflorescentiels susmentionnés n'est pas toujours vraie. Les spécimens de *C. cerinanthum* des îles du golfe de Guinée, autrefois appelés *C. montanum* (Verdcourt 1973), diffèrent faiblement des plantes du continent par des branches inflorescentielles moins développées et des feuilles un peu plus coriaces. Les spécimens collectés en RD Congo, en plus d'avoir des feuilles coriaces, ont tendance à présenter des pédoncules plus épais, plus courts et des ramuscules inflorescentiels plus longs mais plus compacts. D'une manière générale, les caractères liés aux feuilles suivent la distribution des caractères précédemment énoncés, mais n'y sont cependant pas strictement corrélés.

Fleurs : la délimitation par Hiern (1877) des espèces du complexe, essentiellement basée sur quelques caractères corrélés à l'hétérostylie, a été clairement remise en question. De Wildeman (1923) fut le premier à suggérer que certains caractères employés dans la description des espèces de ce complexe étaient corrélés à l'hétérostylie. Les caractères floraux ont été exclus des analyses/observations en raison de leur variabilité extrême à l'intérieur et entre les taxons. De plus, ce genre est caractérisé par une pauvreté trop importante du matériel d'herbier qui, généralement, ne porte que des inflorescences résiduelles ; les fleurs ont une durée de vie courte et les fruits mûrs ne restent pas longtemps sur les rameaux. Du fait de la structure compacte des inflorescences, les fleurs et les fruits tombent facilement pendant la collecte, le pressage, le séchage et le montage en herbier. La décision d'exclure les caractères floraux de notre étude a été prise en raison de ces problèmes.

Hypothèse sur les chevauchements et implications taxonomiques

En définitive, il apparaît que *Craterispermum cerinanthum* et *C. schweinfurthii* présentent un chevauchement relativement important dans les caractères

morphologiques, surtout en Afrique centrale (Angola, République centrafricaine, RD Congo) et, dans une moindre mesure, dans l'extrême Afrique orientale. L'aire de distribution de la forme typique de *C. cerinanthum* va de la Côte d'Ivoire au sud-ouest du Cameroun. L'aire de distribution de *C. schweinfurthii*, ou tout du moins de sa forme typique, s'étend à l'Afrique orientale et australe (jusqu'au Mozambique). Cependant, des spécimens typiques sont aussi signalés au Nigeria, au Cameroun, en République centrafricaine, au Congo et en RD Congo. Par ailleurs, il est à noter l'existence marginale d'une forme atypique de *C. schweinfurthii*, très proche de *C. cerinanthum*, vers l'Afrique orientale-australe et surtout dans la bande côtière de l'océan Indien (Kenya, Mozambique, Zimbabwe, Zambie).

Le chevauchement des caractères typiquement discriminants en Afrique centrale pourrait trouver son explication, sous réserve de l'établissement de la monophylie des *Craterispermeae*, dans un processus d'hybridation existant entre les deux formes typiques dans cette région. L'hybridation est, en effet, assez commune dans le monde végétal et a joué un rôle important dans l'histoire évolutive de 50 à 70 % des taxons existants (Rieseberg 1997). Des cas stipulant l'existence de populations hybrides dans des complexes taxonomiques ont été signalés dans la famille des Goodeniaceae pour le complexe *Scaevola gaudichaudiana* Cham. (Gillett 1966), mais aussi dans la famille des Rubiaceae dans le complexe *Houstonia purpurea* (Small) Terrell (Glennon *et al.* 2011). L'hybridation a même été évoquée au niveau générique à l'issue d'une analyse phylogénétique chez les *Vanguerieae* dans le complexe *Fadogia-Rytigynia* (Lantz & Bremer 2005). Pour *C. cerinanthum* et *C. schweinfurthii* en Afrique centrale, cette hypothèse est plausible et envisageable.

À ce niveau d'observation, et malgré les chevauchements observés, l'analyse globale des données permet de maintenir l'existence de trois espèces distinctes dans ce complexe : *C. cerinanthum* Hiern, *C. laurinum* (Poir.) Benth. et *C. schweinfurthii* Hiern.

Craterispermum dewevrei De Wild. & T. Durand de la RD Congo serait, selon De Wildeman (1899), très proche de *C. brachynematum* (mis en synonymie de *C. cerinanthum* par Verdcourt 1973) et ne diffère de cette dernière que par ses pédoncules bifurqués à la base. *C. dewevrei* est connue seulement du type (Gillett 1974), collecté il y a plus d'un siècle, et de quelques spécimens collectés à la même époque. Ces spécimens ne semblent se démarquer de *C. cerinanthum* et même de quelques spécimens de *C. schweinfurthii* que par cette faible bifurcation du pédoncule. Dans tous les cas, la deuxième branche issue de la bifurcation ne se différencie pas. Un examen des autres caractères permet d'affirmer qu'il s'agit là de spécimens de *C. schweinfurthii* (*De Graer* 259, *Bitsindou* 490) ou de *C. cerinanthum* (*Breyene* 188) présentant un développement aberrant des pédoncules. Ce taxon est placé en synonymie de *C. cerinanthum*.

3.4. Qualité des espèces

La révision des représentants africains de *Craterispermum* aura mis en lumière 7 nouvelles espèces et 3 nouvelles variétés. Au niveau générique, les spécimens sont assez aisément reconnaissables. La reconnaissance des espèces et des

variétés est plus délicate. Pour la plupart des taxons, il existe ce que l'on pourrait appeler d'une part, les spécimens typiques et, d'autre part, des spécimens atypiques dont les caractères distinctifs flirtent souvent avec ceux des taxons proches. Ce cas de figure est, par ailleurs, généralement observable entre taxons au sein d'aires géographiques bien précises. C'est le cas de *C. cerinanthum* et *C. schweinfurthii* en Afrique centrale et, dans une moindre mesure, de *C. caudatum* et *C. parvifolium* dans le domaine bas-guinéen (notamment au Gabon). Des chevauchements importants entre les variétés établies au sein de *C. ledermannii* sont également observables au Gabon. Les variations dont il est question sont essentiellement liées à la structure de l'inflorescence. Les caractères liés aux fleurs, habituellement utilisés en systématique des Angiospermes, sont, dans ce groupe, des caractères de deuxième ordre. La présence des fleurs sur les spécimens, tant sur le terrain qu'en herbar, est par ailleurs assez rare. Les caractères les plus discriminants dans ce groupe sont ceux liés aux inflorescences (structure, bractées, bractéoles) et aux parties végétatives (feuilles, jeunes rameaux, stipules).

3.5. Biogéographie

Le genre *Craterispermum* est distribué sur le continent africain du Sénégal au Mozambique, avec une faible irradiation dans quelques îles du golfe de Guinée (Annobon, São Tomé et Príncipe) (fig. 72). En dépit de l'existence de quelques espèces à très large distribution (*C. schweinfurthii*, *C. caudatum*, *C. cerinanthum*), aucune espèce ne couvre entièrement l'aire de distribution du genre. Un seul taxon présent sur le continent est présent dans les îles du golfe de Guinée (*C. cerinanthum*). Il est cependant absent de l'île de Bioko. Le genre est aussi présent dans les îles de l'océan Indien (Madagascar et Seychelles), mais aucune espèce n'est commune avec le continent africain.

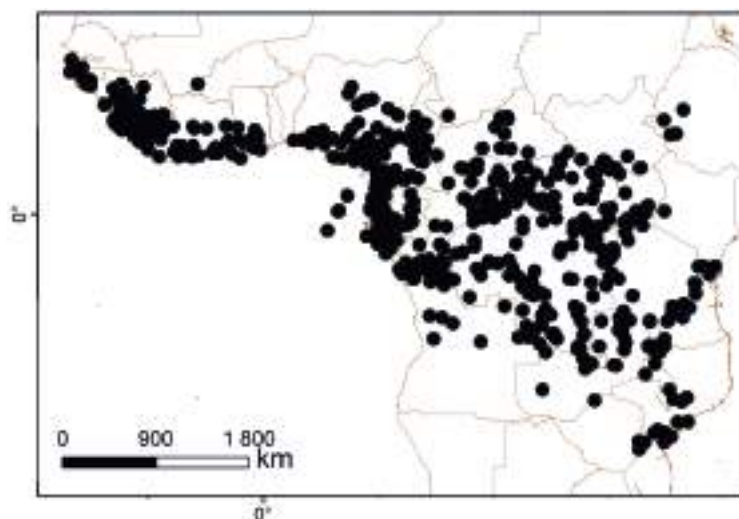


Fig. 72. Distribution générale du genre *Craterispermum* en Afrique continentale.

3.5.1. Richesse spécifique

La carte donnant la richesse intrinsèque de chaque maille indique assez clairement la richesse exceptionnelle du domaine bas-guinéen (fig. 73) au sein duquel deux principales zones de forte richesse spécifique se démarquent. Il s'agit de l'ensemble sud du Cameroun/extrême sud-est du Nigeria (5-8 espèces) et du centre/sud du Gabon (5-7 espèces). Viennent ensuite l'ensemble de l'enclave du Cabinda/Sud Congo (4 espèces) et enfin la région du lac Ndome Mai dans l'Ouest de la RD Congo (3-4 espèces).

La forte diversité observée dans le domaine bas-guinéen serait due à deux phénomènes : 1) d'une part à la conservation d'une importante « réserve » d'espèces dont l'émergence remonterait à l'époque antérieure aux perturbations du Pléistocène (70 000-10 000 ans BP). Dans ce cas, les refuges auraient constitué des « musées » pendant les perturbations ; 2) d'autre part, sous l'effet des fragmentations forestières en aires qui ont servi de refuges, de nouveaux taxons dérivant des plus anciens seraient apparus par spéciation. Cette hypothèse se trouve consolidée par la superposition des mailles de grande richesse spécifique aux refuges forestiers postulés par Maley (1987), Sosef (1994) et Robbrecht (1996a).

Le gradient de continentalité pourrait également avoir joué un rôle non négligeable dans la distribution, la richesse spécifique et même l'endémisme du genre *Craterispermum* dans le domaine bas-guinéen. La richesse spécifique décroît considérablement avec l'augmentation de la longitude, donc avec l'éloignement par rapport à l'océan Atlantique. Cette situation trouve vraisemblablement son

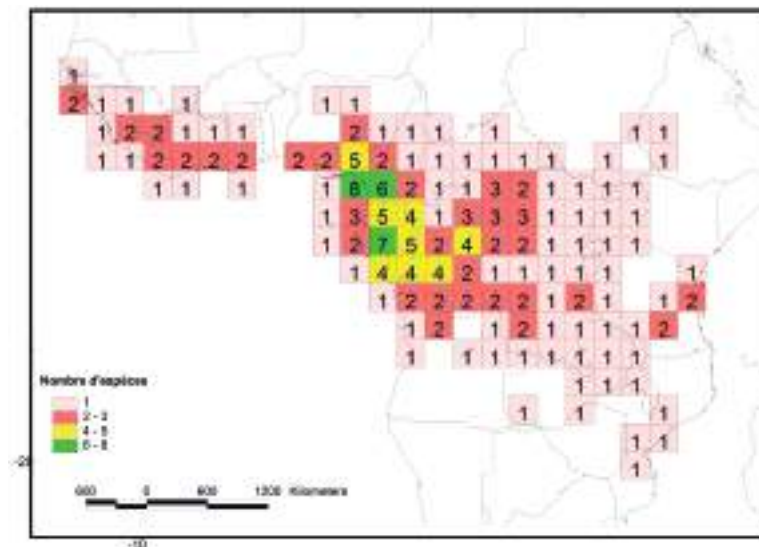


Fig. 73. Richesse spécifique générale du genre *Craterispermum* (les chiffres indiquent le nombre total d'espèces présentes dans chaque maille de 2,5° × 2,5°).

explication dans la diminution des précipitations annuelles suivant le même gradient. En effet, les Rubiaceae, comme d'autres familles d'Angiospermes, sont généralement très diversifiées dans les forêts à pluviosité élevée et n'auraient colonisé les zones plus arides que grâce à l'acquisition progressive de caractères adaptatifs (Robbrecht 1996b ; Linder 2001).

La richesse spécifique exceptionnelle du domaine bas-guinéen pourrait aussi, en partie, trouver son explication dans la diversité des habitats dont regorge cette région (De Block 1998 ; Ackerman *et al.* 2007). Le Cameroun et le Gabon présentent une multitude de reliefs de moyenne et de haute altitude. L'hétérogénéité spatiale due au relief y induit la mise en place de nombreux habitats de surfaces restreintes qui, associés à des conditions climatiques favorables, peuvent mettre en place de puissants mécanismes de spéciation (Linder 1985). Comme pour de nombreux genres dans la famille des Rubiaceae (*Ixora* L. : De Block 1998 ; *Pauridiantha* : Ntoré 2008), le domaine bas-guinéen est le centre de diversité du genre *Craterispermum* en Afrique continentale.

La distribution de *Craterispermum capitatum* est atypique de par son absence au sud du Cameroun et au Gabon. Toutefois, il s'agit là d'un exemple supplémentaire d'espèces à aire de distribution fragmentée comme déjà mentionnée dans les genres *Ixora*, *Hymenocoleus*, *Oxyanthus* et *Sherbournia* (Robbrecht 1996b ; De Block 1998 ; Sonké 1999 ; Sonké & Pauwels 2005). Il s'agit de ce que Robbrecht (1996b) appelle une « *macro-disjunction* » chez *Hymenocoleus rotundifolius* (A. Chev. ex Hepper) Robbr. Il est possible que l'ensemble forestier humide continu entre le sud du Cameroun et le Gabon ne constitue pas un habitat idéal pour cette espèce qui semble préférentiellement se développer dans les forêts semi-caducifoliées.

3.5.2. Endémisme du genre *Craterispermum* en Afrique continentale

Les centres d'endémisme du genre *Craterispermum* en Afrique sont essentiellement concentrés dans le domaine bas-guinéen et semblent s'étaler du sud-ouest du Cameroun au sud du Congo/Cabinda en passant par le Gabon (fig. 74). Les pics d'endémisme sont cependant observés au sud-ouest du Cameroun, au nord-ouest du Gabon et dans l'ensemble constitués par le Cabinda et le Sud du Congo, le reste du domaine devant alors être considéré comme des centres d'endémisme secondaires. Un autre pic d'endémisme est localisé plus à l'est, dans les Monts Nguru en Tanzanie, au sein de la zone afromontagnarde de l'Uluguru-Mulanje.

La méthode « présence/absence » de Linder (2001) utilisée pour la localisation des centres d'endémisme est idéale pour un genre comme *Craterispermum*. Il ne possède que trois espèces à large distribution, les autres étant à distribution relativement localisée.

La compréhension et l'interprétation de l'endémisme au sein du genre *Craterispermum* peuvent se faire à travers le paléo-endémisme qui est étroitement associé à la spéciation allopatrique : les populations sont ici isolées géographiquement de telle sorte que le flux de gènes est interrompu. Si l'environnement est hétérogène, les populations vont ainsi montrer des

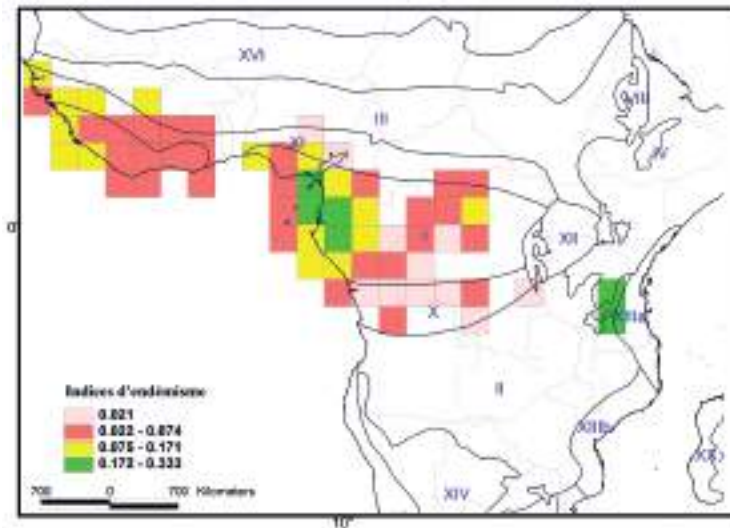


Fig. 74. Centres d'endémisme du genre *Craterispermum* en Afrique continentale.

différences régionales et devenir des unités génétiquement et morphologiquement indépendantes.

Les hypothèses les plus plausibles pour expliquer les modèles de distribution restreinte en Afrique tropicale ont été essentiellement puisées dans les fluctuations climatiques du Pléistocène (Axelrod & Raven 1978 ; Brenan 1978). Hamilton (1976) a suggéré que les centres d'endémisme pourraient être localisés dans les sites qui sont demeurés relativement humides et à l'abri des perturbations pendant l'aridité glaciaire en Afrique subsaharienne. Le paléo-endémisme est aussi illustré dans le genre par la distribution de *Craterispermum longipedunculatum* dans les Monts Nguru. Dans ce dernier cas, le surélévement des montagnes de l'Afrique orientale pourrait avoir conduit à la séparation de forêts abritées par ces dernières de celles de l'Afrique centrale et occidentale (Lovett 1993). Cependant, l'établissement de cette barrière géographique ne saurait expliquer seul un tel isolement. L'endémisme des montagnes de l'est de l'Afrique trouverait aussi son explication dans la stabilité climatique et géologique de cette région, qui n'aurait pas subi de plein fouet les changements climatiques du Pléistocène (contrairement au domaine bas-guinéen) (Lovett & Friis 1996 ; Fjeldsâ & Lovett 1997).

3.5.3. Distribution en fonction des refuges forestiers

Dans le domaine bas-guinéen, les mailles à richesse spécifique élevée correspondent, dans la plupart des cas, aux aires postulées comme étant des refuges forestiers (Maley 1987 ; Sosef 1994 ; Robbrecht 1996b). Les mailles

désignées plus haut comme étant les principaux centres d'endémisme du genre dans le domaine bas-guinéen se superposent plus ou moins à ces refuges forestiers (fig. 75).

Il s'agit principalement de : 1) la région qui couvre le sud-ouest du Cameroun et le sud-est du Nigéria (« B2 » Mont Cameroun et environs) qui compte 5 espèces dont deux strictement endémiques (*C. aristatum* et *C. rumpianum*) ; 2) la région qui couvre les Monts de Cristal au Gabon et le parc de Monté Alèn à l'extrême sud du Rio Muni (« B4 » Monts de Cristal), laquelle compte 4 espèces dont une endémique (*C. sonkeanum*) ; 3) la région qui couvre le sud-ouest du Gabon (« B6 » massif du Chaillu et « B7 » Monts Doudou), et ne compte certes pas d'espèces strictement endémiques (centre d'endémisme secondaire), mais qui se démarque par sa richesse spécifique élevée (4 espèces) ; 5) la région qui englobe le sud du Congo et le nord du Cabinda (« B8 » Mayumbe) qui, sans présenter d'espèces strictement endémiques, présente une richesse spécifique élevée (4 espèces) (fig. 75).

D'autre part, des zones de superposition de moindre importance sont observables dans le domaine haut-guinéen (« A1 » Monts Nimba : 2 espèces), dans le domaine congolais (« C3 » entre le Bas Aruwimi et le Bas Lomami : 3 espèces) et dans l'Uluguru-Mulanje (« E » zone côtière face à Zanzibar : 2 espèces) (fig. 75).

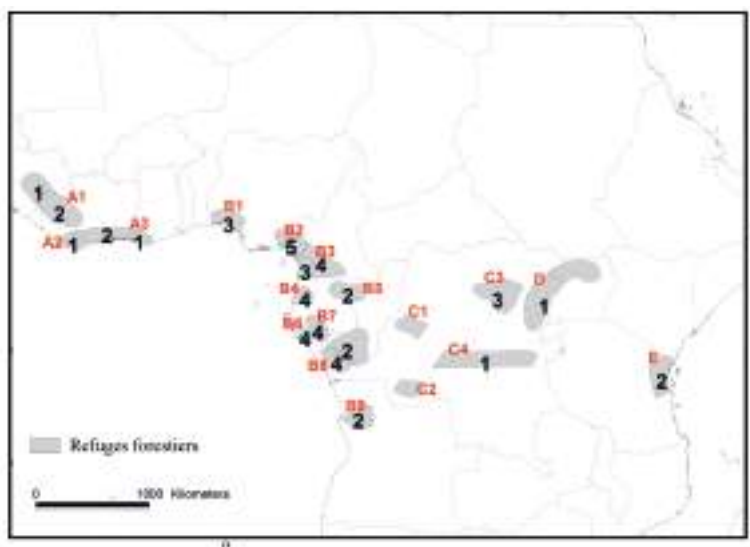


Fig. 75. Richesse spécifique du genre *Craterispermum* en fonction des refuges forestiers. **A1** : Monts Nimba ; **A2** : Cap des Palmes ; **A3** : Cap des trois pointes ; **B1** : SO Nigeria ; **B2** : Mont Cameroun ; **B3** : plateau sud du Cameroun ; **B4** : Monts de Cristal ; **B5** : NE Gabon N de la rivière Ivindo ; **B6** : massif du Chaillu ; **B7** : Monts Doudou ; **B8** : Mayumbe ; **B9** : Calungo ; **C1** : Lac Ndombe Mai ; **C2** : S Kwango ; **C3** : entre le Bas Aruwimi et le Bas Lomami ; **C4** : S du bassin du Congo ; **D** : Kivu ; **E** : zone côtière face à Zanzibar.

3.5.4. Distribution phytogéographique

La superposition des cartes de richesse spécifique et des subdivisions phytogéographiques montre que la quasi-totalité des mailles à forte richesse spécifique se localise dans la région guinéo-congolaise (fig. 76). En effet, tous les taxons, à l'exception de *Craterispermum longipedunculatum*, sont présents dans la région guinéo-congolaise.

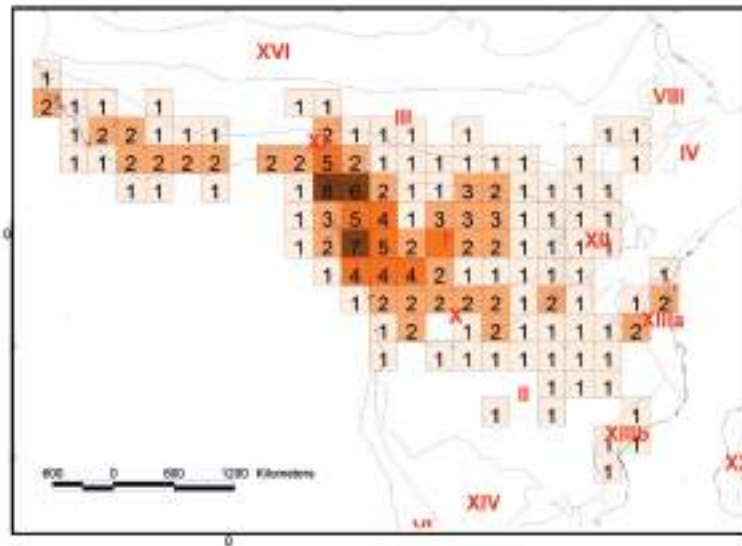


Fig. 76. Richesse spécifique du genre *Craterispermum* en fonction des principales phytochories de l'Afrique (White 1979). **I.** Centre régional d'endémisme guinéo-congolais ; **II.** Centre régional d'endémisme zambézien ; **III.** Centre régional d'endémisme soudanien ; **IV.** Centre régional d'endémisme de la Somalie et du pays Masaï ; **V.** Centre régional d'endémisme du Cap ; **VI.** Centre régional d'endémisme du Karoo-Namib ; **VII.** Centre régional d'endémisme méditerranéen ; **VIII.** Centre régional d'endémisme afromontagnard, incluant **IX.** Région morcelée afro-alpine d'appauvrissement floristique extrême ; **X.** Zone de transition régionale guinéo-congolaise/zambézienne ; **XI.** Zone de transition régionale guinéo-congolaise/soudanienne ; **XII.** Mosaïque régionale du Lac Victoria ; **XIIIa.** Centre régional d'endémisme swahilien ; **XIIIb.** Zone de transition régionale swahilien/maputaland ; **XIV.** Zone de transition régionale Kalahari-Highveld ; **XV.** Mosaïque régionale du Maputaland-Pondoland ; **XVI.** Zone de transition régionale du Sahel ; **XVII.** Zone de transition régionale du Sahara ; **XVIII.** Zone de transition régionale méditerranéo/saharienne.

Les espèces du genre *Craterispermum* sont, par ailleurs, aussi distribuées dans la région afromontagnarde (domaine de l'Ouest africain, du Kivu-Ruwenzori, de l'Imatongs-Usambara, de Uluguru-Mulanje), et dans la zone de transition régionale guinéo-zambézienne. Au sein de la région guinéo-congolaise, le domaine bas-

guinéen présente une richesse spécifique exceptionnelle. Des 18 taxons que compte le genre sur le continent africain, 8 sont endémiques du domaine bas-guinéen. Seuls deux taxons sont absents de ce domaine (*C. laurinum* et *C. longipedunculatum*). *Craterispermum laurinum* est en effet le seul taxon endémique du domaine haut-guinéen, avec cependant une irradiation très marginale dans le centre régional d'endémisme soudanien, alors que *C. longipedunculatum* est endémique de l'Uluguru-Mulanje avec une distribution assez localisée. Les espèces *C. caudatum* et *C. cerinanthum* sont assez largement distribuées et constituent des espèces de liaison entre le domaine haut-guinéen et le domaine bas-guinéen en se distribuant alors de part et d'autre du Dahomey Gap. *Craterispermum cerinanthum* est la seule espèce présente dans l'Afromontagnard des îles du golfe de Guinée (Annobon, São Tomé, Príncipe). *Craterispermum capitatum* constitue un élément de liaison entre le domaine bas-guinéen et le domaine congolais.

Craterispermum schweinfurthii présente une très large distribution. Ce taxon est absent du domaine haut-guinéen. Il est présent dans le domaine bas-guinéen, dans le centre régional d'endémisme soudanien, dans la zone de transition régionale Swahilien/Maputaland, dans le centre régional d'endémisme zambézien, dans la zone de transition régionale guinéo-congolaise/zambézienne et dans la mosaïque régionale du Lac Victoria. Le tableau 6 reprend la distribution des espèces en fonction des principales phytochories.

Tableau 6. Chorologie des espèces du genre *Craterispermum* en Afrique continentale suivant les phytochories de White (1979).

Région	Statut	Domaine	Taxons
guinéo-congolaise	endémique	congolais	/
		bas-guinéen	<i>C. aristatum</i> , <i>C. deblockianum</i> , <i>C. gabonicum</i> , <i>C. inquisitorium</i> var. <i>inquisitorium</i> , <i>C. inquisitorium</i> var. <i>longipedunculatum</i> , <i>C. ledermannii</i> var. <i>ledermannii</i> , <i>C. ledermannii</i> var. <i>congestum</i> , <i>C. ledermannii</i> var. <i>modestum</i> , <i>C. parvifolium</i> , <i>C. robbrechtianum</i> , <i>C. rumpianum</i> , <i>C. sonkeanum</i>
		haut-guinéen	<i>C. laurinum</i>
	de liaison	haut-guinéen/ bas-guinéen	<i>C. caudatum</i> , <i>C. cerinanthum</i>
		bas-guinéen/ congolais	<i>C. capitatum</i> , <i>C. inquisitorium</i> var. <i>inquisitorium</i> , <i>C. cerinanthum</i>
afromontagnarde	endémique	Uluguru-Mulanje	<i>C. longipedunculatum</i>
à très large distribution		du centre régional soudanien à la zone de transition régionale Swahilien/ Maputaland	<i>C. schweinfurthii</i>

3.5.5. Origine du genre et présence des espèces sur les îles

Bien qu'il ne soit essentiellement question dans cette étude que des taxons présents sur le continent, les taxons du genre *Craterispermum* sont aussi présents dans les territoires insulaires. On en retrouve sur les îles du golfe de Guinée, à Madagascar et aux Seychelles. En effet, une dizaine de taxons nouveaux sont endémiques de Madagascar (De Block & Randriamboavonjy 2015). Une espèce (*C. microdon* Bak.) est strictement endémique des Seychelles.

Craterispermum cerinanthum est présent à São Tomé, Príncipe et Annobon, mais absent de Bioko. L'île de Bioko est pourtant d'origine continentale et était encore, il n'y a pas très longtemps (10 000-11 000 ans), connectée au continent par un bras de terre (Stévant 2003 ; Ntoré 2008). Cette configuration ne semble *a priori* pas relever d'un quelconque artefact lié au sous-échantillonnage. Elle est aussi observable au sein du genre *Pauridiantha* dont les espèces présentent une meilleure similitude avec les îles de São Tomé et Príncipe que de Bioko (Ntoré 2008). L'apparition de *C. cerinanthum* serait-elle antérieure au détachement de Bioko du continent africain? La présence de *C. cerinanthum* sur les autres îles d'origine volcanique du golfe, plus éloignées du continent, est d'autant plus intrigante que cette espèce ne semble pas exigeante sur le plan écologique et colonise des habitats très variés. La migration de *Craterispermum* dans les territoires insulaires du golfe de Guinée aurait pu être assurée par des agents de dispersion à longue distance. Les fruits des taxons du genre *Craterispermum* sont en effet des drupes succulentes que semblent apprécier les oiseaux frugivores (Taedoumg *et al.* 2011).

Selon Wikström *et al.* (2010), les patrons de dispersion de la majorité des Rubiaceae présentes à Madagascar relèvent de processus dits de « *long dispersal events* » (suivis de vicariance) avec l'Afrique orientale. La présence des *Craterispermum* à Madagascar est donc le résultat d'un événement de colonisation unique en provenance d'Afrique lors du Pliocène-Pléistocène (Razafimandimbison *et al.* 2017). Il est en effet aujourd'hui démontré que le genre *Craterispermum* est d'origine continentale et représenterait, avec le genre malgache *Puffia* Razafim. & Bremer, des lignées relictuelles (Razafimandimbison *et al.* 2017). La théorie du « Gondwanaland » constitue un scénario peu probable pour expliquer la présence de *Craterispermum* à Madagascar et aux Seychelles. En effet, selon Razafimandimbison *et al.* (2017), l'âge couronne de *Craterispermum* est de 7 Ma (HPD : 12-5 Ma), ce qui est postérieur à la dislocation du Gondwana ou tout du moins de la séparation du « continent africain » du bloc Madagascar-Inde-Antarctique, il y a environ 130 Ma (Briggs 2003). La quasi-totalité des Rubiaceae présentes dans les territoires insulaires autour de Madagascar sont originaires de cette dernière (Bremer & Eriksson 2009). L'ancêtre de *C. microdon* est en effet d'origine malgache et a colonisé les Seychelles au cours du Pléistocène (Razafimandimbison *et al.* 2017).

3.6. Usages

Les utilisations des parties végétatives et reproductives des espèces de *Craterispermum* par les populations locales d'Afrique continentale sont nombreuses et variées : elles interviennent dans les activités de chasse, de décoration et de construction, dans les domaines de l'hygiène et de la pharmacopée traditionnelle et même dans diverses pratiques magico-religieuses (tableau 7).

Tableau 7. Récapitulatif des usages de différents taxons de *Craterispermum*. Informations compilées à partir des fiches d'herbiers et de la littérature.

Taxons	Utilisations	Sources
<i>C. aristatum</i>	infusion d'écorce utilisée pour la synthèse d'une teinture noire	Thomas D.W. 8096
<i>C. capitatum</i>	fétiche pour éviter les léopards	Claessens 644
<i>C. caudatum</i>	très utilisé comme tige à mâcher	Andoh 4306
<i>C. inquisitorium</i> var. <i>inquisitorium</i>	bois très dur utilisé dans les constructions des cases	Louis J. 6081
	feuilles bouillies pour la synthèse d'une teinture brune ou jaune servant à teinter le coton	Deighton 1111, 1673, Mann 808
	utilisé dans le traitement de la fièvre jaune	Cole EAC 104
<i>C. laurinum</i>	planté en haies vives pour résister au feu (protection des cultures et des cases) ; feuilles, écorces et racines consommées en infusion ou en décoction en cas de toux, de maux de dents, de fièvre (y compris celle induite par le paludisme), de maladies vénériennes, de pression sanguine élevée et de parasites intestinaux ; écorce, feuilles ou racines réduites en poudre pour la guérison des plaies et des blessures (cicatrisation rapide) ; tiges servant à fixer les pièges destinés à attraper les animaux (activités de chasse)	Jansen et al. 2005
	bonne activité antimicrobienne des extraits de feuilles et d'écorces sur <i>Escherichia coli</i> et <i>Staphylococcus aureus</i>	Koroma & Ita 2009
<i>C. longipedunculatum</i>	écorce très prisée et mâchée pour ses propriétés aphrodisiaques	Kayombo 1980, Horiyck TZ366
	écorce mâchée pour son goût sucré, ses vertus aphrodisiaques	Dawe 473, Lebrun 906, Ritehei 1
	utilisé dans le traitement des maux de tête et de la fièvre	Lucas 280
	feuilles bouillies employées pour le traitement des maux d'estomac	Michels 5
	feuilles utilisées comme vomitif	Babault 665
	brindilles utilisées comme brosse à dent	Ritehei 1
	feuilles sèches pilées et utilisées comme désinfectant et cicatrisant pour les blessures ouvertes	Gilbert 1 457, Goossens 2530, 3025, Luxen 404, Louis J. 7720, Pynaert s.n., Lamboray 29, Robyns 1466, Vermoesen 140
<i>C. schweinfurthii</i>	arbuste décoratif, bois utilisé comme perche	Corbister-Baland 1270
	bois utilisé pour les charpentes dans la construction des cases	Corbister-Baland 1902, De Giorgi 448, 530, 539, 546, Liégeois 72, Mengé 41, Sapin s.n.
	écorce et feuilles utilisées comme source de colorants jaunes et bruns pour la teinture des étoffes de coton ; bois mort servant dans la préparation d'un onguent rouge utilisé pour se peindre le visage lors des cérémonies traditionnelles ; apprécié en tant que haie vive car résistant au feu ; écorce mâchée contre la toux et la coqueluche ; décoction d'écorce contre les maux d'estomac, la fièvre et la diarrhée ; feuilles utilisées en bains de vapeur contre les rhumatismes, les œdèmes et les piqûres d'insectes ; racines, écorce et fruits mâchés en cas de maladies vénériennes	Jansen et al. 2005

4. Perspectives et hypothèses phylogénétiques

Des espèces considérées comme endémiques de certains territoires et parfois menacées traitées dans ce travail ne le sont probablement que du fait d'un sous-échantillonnage des espaces environnants. Des inventaires supplémentaires devraient privilégier les zones situées plus à l'est du Cameroun, le Congo, la partie continentale de la Guinée équatoriale et le nord-est du Gabon. Plus spécifiquement, des efforts de collecte doivent être entrepris en ce qui concerne des taxons comme *Craterispermum inquisitorium* var. *longipedunculatum* et *C. rumpianum* dont le nombre de collections disponibles est très faible.

La clé d'identification présente quelques superpositions en raison de frontières floues entre espèces voisines qui pourraient justifier l'utilisation d'outils de taxonomie numérique. La constitution d'une base de données intégrant aussi les espèces malgaches et seychelloises serait un prérequis à une telle démarche.

Au terme de cette étude, la délimitation entre *Craterispermum cerinanthum* et *C. schweinfurthii* reste toujours assez difficile. Une meilleure connaissance de ces espèces pourrait passer par l'exécution d'analyses moléculaires, notamment par une étude de la diversité génétique de populations de diverses origines. Les marqueurs moléculaires de type microsatellite sont idéaux pour une telle étude. Ils sont en effet de grands révélateurs de polymorphisme et permettent la mise en évidence assez aisée de populations hybrides (Prat *et al.* 2006, Born 2007, Gomez *et al.* 2009). Une future étude phylogéographique associée à une étude phylogénétique pourrait permettre de dire si *C. cerinanthum* et *C. schweinfurthii* constituent une seule espèce très variable ou deux espèces en cours d'hybridation en Afrique centrale. L'obtention de matériel viable (spécimens en silicagel) en provenance des diverses populations constitue le principal obstacle à un tel projet. Ceci montre l'importance de l'effort de collecte dans la connaissance de la flore et notamment celle de l'Afrique tropicale. Une meilleure compréhension de ce groupe pourrait certainement aussi passer par une étude anatomique des feuilles et par une analyse ontogénique des inflorescences.

Plus d'observations palynologiques (nombre de spécimens par espèce, nombre d'espèces) devraient être faites, pour voir si certains caractères qui paraissent pour l'instant non permanents ne sont pas plus réguliers et *vice-versa*. L'étude de sections de grains de pollen brisés au verre en microscopie électronique à balayage et en microscopie électronique à transmission pourrait apporter plus de clarifications et fournir des informations complémentaires sur la position des *Craterispermeae* au sein de la famille.

La présence de taxons dans les îles du golfe de Guinée et de l'océan Indien a suscité et continue de susciter de nombreuses interrogations sur leur apparition, leur évolution et leur histoire biogéographique. Il est aujourd'hui cependant assez clairement établi, en ce qui concerne *Craterispermum*, que le genre est originaire d'Afrique et n'aurait colonisé Madagascar et ensuite les Seychelles qu'à l'avantage d'événements uniques de dispersion intervenus lors du Pléistocène (Razafimandimbison *et al.* 2017).

Il faudrait idéalement achever la révision des taxons malgaches et seychellois et les inclure dans une analyse distributionnelle et phylogénétique générale du genre. Bickford *et al.* (2004) pensent d'ailleurs que pour être davantage fiables, les études biogéographiques devraient idéalement porter sur des groupes dont la phylogénie a été préalablement établie.

En définitive, les résultats obtenus accentuent la nécessité d'établir dans ce genre une phylogénie résolue, qui constitue un élément essentiel et indispensable pour l'interprétation des autres analyses et pour comprendre les modes de spéciation et d'évolution. Les études de diversité génétique, non seulement au niveau spécifique mais aussi au niveau intraspécifique (populationnelle), utilisant les marqueurs moléculaires microsatellites, devraient aussi contribuer à clarifier les relations génétiques chez les espèces du genre *Craterispermum*. La combinaison et la lecture croisée de toutes ces analyses devraient permettre de mettre en lumière les relations phylogénétiques entre espèces et d'énoncer une hypothèse sur l'évolution du genre afin de mieux anticiper la réaction des taxons aux futurs changements climatiques.

Glossaire

Acétolyse (n.f.) : désigne en chimie une réaction de décomposition d'un composé par action de l'acide acétique. En palynologie, cette décomposition permet la mise en évidence des grains des pollens pour diverses observations.

Actinomorphe (adj.) : qualifie une fleur dont les pièces sont disposées de manière symétrique par rapport à son axe.

Acumen (n.m.) : extrémité en pointe allongée et très aiguë (→ feuilles, bractées, lobes calicinaux).

Acuminé (adj.) : qualifie un organe dont l'extrémité présente un acumen.

Aigu (adj.) : terminé en pointe ou formant un angle aigu.

Aiguille (n.f.) : feuille caractérisée par une forme étroite et terminée en pointe en général.

Agepon (n.m.) : agent chimique mouillant concentré utilisé comme bain final après le dernier lavage lors de l'acétolyse. Il assure une évacuation uniforme de l'eau de la surface des grains de pollen, de sorte qu'il ne reste aucune gouttelette, aucune trace. L'agepon réduit le temps de séchage.

Alcaloïde (n.m.) : métabolite secondaire des végétaux caractérisés chimiquement par la présence d'un hétérocycle contenant un atome d'azote.

Alterne (adj.) : qualifie des organes (feuilles en général) s'insérant chacun à des niveaux différents sur un axe.

Anatropé (adj.) : qualifie un ovule dont le micropyle se retrouve à côté du hile par un basculement de 180° (→ ovule).

Angiospermes (n.f. pl) : plantes spermatophytes caractérisées entre autres par la présence de fleurs, carpelles et d'une double fécondation.

Anthère (n.f.) : partie terminale de l'étamine formée d'un connectif et de deux loges en général (→ étamine).

Anthèse (n.f.) : développement de la fleur depuis l'épanouissement jusqu'au flétrissement.

Aperture (n.f.) : ouverture dans la paroi du grain de pollen, permettant la sortie du tube pollinique. Les apertures sont décrites comme simples si elles sont présentes dans une seule couche de paroi, ou composées si elles affectent plus d'une couche de la paroi. Le terme est souvent utilisé en conjonction avec un préfixe ou un suffixe, comme par exemple dans ectoaperture, endoaperture, mesoaperture, etc. (→ pollen).

Apocolpium (n.m. ; pl. apocolpia) : définit une région au pôle d'un grain de pollen zonocolpé délimitée par des lignes reliant les sommets des colpi.

Arbre (n.m.) : végétal ligneux (bois secondaire) caractérisé par son tronc, son houppier et sa longévité.

Arbrisseau (n.m.) : végétal ligneux caractérisé par sa taille inférieure à 4 m et son absence de tronc.

Arbuste (n.m.) : végétal ligneux de plus de 4 m et ayant par ailleurs les mêmes caractéristiques qu'un arbrisseau.

Aristé (adj.) : qualifie un organe terminé par une arête.

Articulé (adj.) : qualifie un organe formé d'une succession d'éléments ou articles.

Aspis (n.m., pl. aspides) : épaissement proéminent de l'exine autour d'un pore. C'est une forme spéciale d'anneau (→ pollen).

Asymétrique (adj.) : qualifie une fleur (ou un organe) sans axe ni plan de symétrie.

Axe (n.m.) : partie d'un végétal qui porte d'autres organes ou d'autres axes.

Axile (adj.) : qualifie une placentation dans un gynécée eusyncarpe ou apocarpe multiovulé.

Axillaire (adj.) : qualifie un organe qui se situe à l'aisselle d'un autre.

Baie (n.f.) : fruit charnu caractérisé par un endocarpe fin, membraneux (→ fruit).

Basal (adj.) : qualifie une placentation dans un gynécée uniloculaire et uniovulé où l'ovule est inséré à la base de la loge (→ gynécée).

Bifide (adj.) : qualifie une structure divisée en deux parties formant entre elles un angle aigu.

Bilobé (adj.) : divisé ou terminé par deux lobes.

Biloculaire (adj.) : divisé en deux loges.

Bois (n.m.) : au sens large xylème, au sens strict xylème secondaire uniquement.

Bractée (n.f.) : feuille modifiée entourant un axe ou une fleur.

Bractéole (n.f.) : = préfeuille.

Brévistyle (adj.) : qualifie une fleur dont le style est bien plus court que celui d'une autre fleur de la même espèce.

Caduc (adj.) : qualifie tout organe qui tombe spontanément et qui sera ou non remplacé.

Calice (n.m.) : verticille externe du périanthe d'une fleur, c'est l'ensemble des sépales (→ fleur).

Canaliculé (adj.) : se dit d'un organe couvert d'un ou de plusieurs petits sillons peu profonds en forme de gouttière.

Capité (adj.) : qualifie un organe globuleux terminant une partie plus fine.

Capitule (n.m.) : inflorescence indéfinie résultant de la juxtaposition de fleurs sessiles ou presque sur un réceptacle commun en général (→ inflorescence).

Carène (n.f.) : arête saillante formée par la proéminence de la nervure centrale d'une feuille, d'un sépale, etc.

Centrifuge (adj.) : dont le développement s'effectue du centre vers la périphérie.

Charnu (adj.) : qualifie un organe dont les tissus sont gorgés de suc.

Chorologie (n.f.) : étude de la répartition actuelle et passée des espèces.

Collète (n.m.) : poil ou petite excroissance pluricellulaire, sécrétrice de glu (mucilage).

Colporé (adj.) : qualifie une ouverture contenant des pores (→ pollen).

Colpus (n.m., pl. colpi) : ouverture allongée en forme de sillon, plus de deux fois plus longue que large (→ pollen).

Coriace (adj.) : qualifie un organe à la consistance du cuir c'est-à-dire tenace et résistant.

Corolle (n.f.) : ensemble des pétales d'une fleur (→ fleur).

Costé (adj.) : muni de côtes.

Côte (n.f.) : saillie longitudinale sur un organe (tige, fruit, ...).

Cunéiforme (adj.) : qualifie un organe à extrémité triangulaire (→ feuille).

Cuspidé (adj.) : qualifie un organe se terminant assez brusquement en pointe aiguë, mais non forcément rigide (voir acuminé) (→ feuille).

Cyme ou cime (n.f.) : inflorescence simple définie, dans laquelle l'axe principal est terminé par la fleur centrale de l'inflorescence qui fleurit la première et arrête la croissance de l'axe, d'où le qualificatif de définie. Il en est de même des axes secondaires, tous terminés par une fleur. Contrairement au cas des inflorescences indéfinies, la floraison est centrifuge. On observe surtout cette espèce d'inflorescence dans les végétaux à feuilles opposées (→ inflorescence).

Décussé (adj.) : qualifie des éléments disposés en croix. En botanique ce terme s'applique à des paires de feuilles opposées disposées perpendiculairement à chaque noeud (→ feuille).

Déprimé (adj.) : qualifie un organe plus ou moins creux et affaissé.

Dichasiale (adj.) : qualifie une inflorescence cymeuse présentant un dichasium et donc portant des branches de fleurs par paires.

Dichasium (n.m.) : double ramification à partir d'un bourgeon terminal (→ inflorescence).

Dichotomie (n.f.) : mode de ramification dichotome.

Dimorphisme (n.m.) : caractère d'une espèce ou d'un organe présentant deux morphologies différentes.

Diploïde (adj.) : qualifie un organisme possédant deux lots de chromosomes appariés dans chaque noyau cellulaire (symbolisé par 2n).

Disque (n.m.) : organe présent au sommet du pédoncule floral ayant l'aspect d'un anneau glandulaire sur lequel sont fixées les pièces florales (disque nectarifère).

Distal (adj.) : qualifie une position éloignée de la base d'un individu ou d'un organe.

Dorsal (adj.) : = abaxial

Drupe (n.f.) : fruit charnu caractérisé par son endocarpe lignifié (→ fruit).

Éléments supratectaux : petites excroissances de forme et de densité variables selon les espèces, se développant à la surface de la sexine (→ pollen).

Elliptique (adj.) : qualifie un organe en forme d'ellipse (→ feuille).

Embryon (n.m.) : ensemble de cellules diploïdes, indifférenciées, dérivant d'un zygote et se développant sur le pied mère (→ graine).

Endémique (adj.) : qualifie un taxon qui est propre à une région géographique circonscrite et limitée.

Endocarpe (n.m.) : partie la plus interne du péricarpe (→ fruit).

Engainant (adj.) : qualifie un organe qui forme une gaine autour d'un autre (→ feuille).

Entreœud (n.m.) : espace compris entre deux nœuds successifs sur la tige d'un végétal.

Épicarpe (n.m.) : partie la plus externe du péricarpe (→ fruit).

Épicotyle (n.m.) : partie de la jeune plante en germination située au-dessus de l'insertion du ou des cotylédons (→ graine).

Espèces cryptiques : espèces qui se ressemblent tellement qu'il est impossible de les distinguer l'une de l'autre d'un point de vue morphologique, même si elles satisfont tous les autres critères de définition d'une espèce.

Étamine (n.m.) : microsporophylle des Angiospermes, composée d'un filet, d'un connectif et d'une anthère.

Exine (n.f.) : paroi externe du grain de pollen, caractérisée par sa structure, son ornementation et la position des ouvertures. Elle est résistante à la décomposition. L'exine est double, constituée d'extexine à l'extérieur, et d'endexine sur la face interne (→ pollen).

Exsert (adj.) : qualifie un organe (souvent une étamine) qui fait saillie hors de son logement (pour une étamine, souvent le tube de la corolle).

Filet (n.m.) : partie de l'étamine s'insérant sur le réceptacle ou le périgone et portant l'anthère (→ étamine).

Filiforme (adj.) : qualifie un organe aussi fin qu'un fil.

Fleur (n.f.) : appareil reproducteur des Angiospermes, composé à la base de pièces stériles ou périgone et de pièces fertiles (étamines et carpelles), le tout inséré sur un réceptacle.

Floraison (n.f.) : formation et épanouissement de la fleur, puis période durant laquelle cette fleur est épanouie.

Foliacé (adj.) : qualifie une structure qui, morphologiquement, rappelle une feuille.

Fructifère (adj.) : qualifie un organe qui porte des fruits.

Fructification (n.f.) : phénomène de formation et de maturation du fruit.

Fruit (n.m.) : *sensu stricto* organe provenant de la transformation du carpelle après la fécondation.

Gaine (n.f.) : partie proximale, basale, d'une feuille qui entoure la tige qui la porte (→ feuille).

Glabre (adj.) : dépourvu de poils.

Globuleux (adj.) : de forme sphérique ou subsphérique.

Gorge (n.f.) : partie supérieure du tube de la corolle d'une fleur sympétale.

Graine (n.f.) : organe de dissémination de la plante provenant de la maturation de l'ovule fécondé.

Grappe (n.f.) : = racème.

Gynécée (n.m.) : ensemble des carpelles.

Hermaphrodite (adj.) : qualifie une fleur possédant à la fois des étamines et des carpelles fonctionnels.

Hétérostylie (n.f.) : caractère d'une espèce dont les styles présentent des tailles variables.

Hypanthium (n.m.) : réceptacle en forme de coupe constitué par la fusion des parties basales des sépales, pétales et filets des étamines.

Imbriqué (adj.) : qualifie une préfloraison ou une estivation dans laquelle un pétale est recouvert par ses voisins, un autre recouvre ses voisins, les trois derniers étant à la fois recouvrants et recouverts ; donnant l'aspect des organes insérés comme les tuiles d'un toit (→ fleur).

Inclus (adj.) : qualifie des étamines ne dépassant pas du tube de la corolle.

Index d'apocolpium : ratio de la distance séparant les sommets de deux ectocolpi et du diamètre équatorial d'un grain de pollen.

Infère (adj.) : qualifie un gynécée situé en dessous du niveau d'insertion des autres verticilles de pièces florales (→ gynécée).

Inflorescence (n.f.) : disposition de l'ensemble des fleurs d'un individu.

Infrutescence (n.f.) : disposition de l'ensemble des fruits d'un individu.

Introrse (adj.) : qualifie une étamine dont la déhiscence de l'anthère s'effectue vers l'intérieur de la fleur (→ étamine).

Isopolaire (adj.) : qualifie un grain de pollen ou une spore dans laquelle les faces proximale et distale de l'exine sont semblables et donc également réparties dans chaque hémisphère.

Lâche (adj.) : qualifie quelques organes composés dont les diverses parties sont écartées les unes des autres.

Lancéolé (adj.) : en forme de fer de lance (→ feuille).

Latex (n.m.) : mélange de polyterpènes sécrété par certains végétaux sous forme d'un liquide laiteux.

Ligneux (adj.) : qualifie un organe contenant du xylème secondaire et acquérant la consistance du bois.

Limbe (n.m.) : partie en général aplatie et élargie de la feuille (→ feuille).

Linéaire (adj.) : qualifie une feuille ou un autre organe allongé et très étroit.

Lobe (n.m.) : division arrondie de la marge d'un organe.

Loge (n.f.) : partie de l'anthere contenant en général deux sacs polliniques, les deux loges de l'anthere sont réunies par le connectif (→ étamine).

Lumina (n.m.) : espace délimité par les muri (→ pollen).

Mésocarpe (n.m.) : partie médiane du péricarpe (→ fruit).

Micropyle (n.m.) : discontinuité des téguments de l'ovule par lequel entre le tube pollinique en général (→ ovule).

Monade (n.m.) : définit un grain de pollen dispersé en tant qu'unité individuelle, plutôt qu'en association avec d'autres, comme dans une dyade, tétrade ou polyade.

Mucron (n.m.) : petite pointe à l'extrémité d'un organe (→ feuille).

Mucroné (adj.) : qui se termine par un mucron (→ feuille).

Muri (n.m.) : crête qui fait partie de l'ornementation et sépare le lumina dans un grain de pollen réticulé ou les stries dans un grain de pollen strié.

Nectar (n.m.) : sécrétion sucrée de certains végétaux en général attractive pour les insectes.

Nectarifère (adj.) : qualifie une plante ou un organe qui sécrète du nectar.

Nervation (n.f.) : disposition des nervures dans une feuille (→ feuille).

Nerville (n.f.) : petite nervure de deuxième ou de troisième ordre.

Nervure (n.f.) : structure conductrice de sève située dans le limbe des feuilles (→ feuille).

Nexine (n.f.) : couche interne de l'exine, dépourvue de la caractéristique sculpturale de la couche la plus externe (sexine) dans la paroi d'un grain de pollen ou d'une spore.

Nœud (n.m.) : zone plus ou renflée de la tige où naît une paire de feuilles.

Oblong (adj.) : qualifie un organe plus large que long et arrondi aux deux extrémités (→ feuille).

Obovale (adj.) : en forme d'ovale renversé (→ feuille).

Obtus (adj.) : qualifie un organe dont l'extrémité est arrondie (→ feuille).

Odorant (adj.) : qui dégage une odeur.

Opposé (adj.) : qualifie deux organes insérés au même niveau et se faisant face (→ feuille).

Orthotrope (adj.) : qualifie un ovule dans lequel le hile, le micropyle et la chalaze sont alignés (→ ovule).

Ovaire (n.m.) : partie basale du carpelle contenant les ovules, par extension partie basale renflée d'un gynécée syncarpe (→ gynécée).

Ovale (adj.) : qualifie un organe dont le contour évoque la forme d'un œuf (→ feuille).

Ovoïde (adj.) : en forme d'œuf.

Ovule (n.f.) : structure d'origine sporophytique composée d'un ou plusieurs téguments entourant le nucelle (macrosporangie) dans lequel se développe par endosporie le gamétophyte femelle (endosperme ou sac embryonnaire).

Papyracé (adj.) : qualifie un organe qui est mince et sec, présentant la consistance du papier (→ feuille).

Pauciflore (adj.) : à peu de fleurs.

Pédicelle (adj.) : pédoncule floral dans une inflorescence.

Pédoncule (adj.) : axes principaux d'une inflorescence et portant les pédicelles.

Pentamère (adj.) : qualifie une fleur dont les verticilles comprennent chacun cinq pièces.

Perforé (adj.) : qualifie la présence de trous, appliqué en palynologie à des trous de moins de 1 µm de diamètre et généralement situés dans le tectum.

Péricarpe (n.m.) : enveloppe du fruit, provenant du développement des parois du carpelle (→ fruit).

Persistant (adj.) : qualifie un organe ou un ensemble de pièces qui restent en place plus longtemps que chez la plupart des autres espèces.

Pétale (n.m.) : chacune des pièces stériles, en général colorées, de la corolle (→ fleur).

Pétiole (n.m.) : partie de la feuille qui relie le limbe à l'axe qui porte la feuille (→ feuille).

Pivot (n.m.) : racine principale d'une plante de laquelle partent latéralement des racines secondaires, des radicules, etc.

Placenta (n.m.) : bourrelet plus ou moins saillant de la paroi de l'ovaire qui porte les ovules.

Placentation (n.f.) : mode de distribution des placentas dans l'ovaire (→ gynécée).

Poil (n.m.) : formation épidermique uni- ou pluricellulaire présente à la surface de divers organes.

Pollen (n.m.) : gamétophyte mâle des Spermaphytes.

Pollinisation (n.f.) : transport du pollen depuis les étamines jusqu'aux stigmates.

Poré (adj.) : qualifie un pollen ou une spore avec des ouvertures en forme de pore.

Pore (n.m.) : terme général, appliqué en palynologie à une ouverture circulaire ou elliptique avec un rapport longueur/largeur inférieur à 2.

Port (n.m.) : silhouette, aspect d'un être vivant.

Préfloraison (n.f.) : disposition des pétales dans le bouton floral.

Proximal (adj.) : qualifie, sur un organe, un positionnement proche du lieu d'attache de cet organe.

Pubescent (adj.) : qualifie un organe densément couvert de poils fins et mous.

Quadrangulaire (adj.) : qui présente une section à quatre angles.

Réceptacle (n.m.) : surface d'insertion des pièces florales (→ fleur).

Régulier (adj.) : = actinomorphe.

Révoluté (adj.) : qualifie la marge d'une feuille qui est repliée vers l'extérieur et en dessous.

Rugueux (adj.) : qualifie une surface rude au toucher.

Scabra (n.f., pl. scabrae) : éléments d'ornementation (de petites taches rugueuses isodiamétriques), de toutes formes, inférieurs à 1 µm dans toutes les directions (→ pollen).

Sempervirent (adj.) : qualifie les végétaux ligneux qui conservent un feuillage vert toute l'année.

Sépale (adj.) : pièce du calice (→ fleur).

Septum (n.m.) : = cloison.

Sessile (adj.) : qualifie un organe ou une structure dépourvue de pédoncule, de pédicelle ou de pétiole (→ feuille).

Sexine (n.f.) : correspond à la couche externe de l'exine à surface distinctement sculptée sur la paroi d'un grain de pollen ou d'une spore.

Sous-arbrisseau (n.m.) : chaméphyte très bas, ramifié dès le sol.

Sphéroïdal (adj.) : plus ou moins sphérique.

Stigmate (n.m.) : extrémité du style destinée à la réception du pollen et lieu de sa germination (→ fleur).

Stigmatique (adj.) : qui concerne le stigmate.

Stipule (n.f.) : organe (le plus souvent pair) foliacé ou épineux situé de part et d'autre du pétiole au niveau de sa jonction sur l'axe (→ feuille).

Style (n.m.) : partie amincie et plus ou moins allongée (parfois nulle) du carpelle reliant l'ovaire au stigmate (→ fleur).

Subcapitée (adj.) : faussement ou pas complètement capitée.

Subcoriace (adj.) : faussement ou pas complètement coriace.

Subcylindrique (adj.) : faussement ou pas complètement cylindrique.

Subglobuleux (adj.) : faussement ou pas complètement globuleux.

Subtronqué (adj.) : faussement ou pas complètement tronqué.

Subtropical (adj.) : qualifie une répartition oscillant autour des tropiques.

Succulent (adj.) : qualifie une plante ou un organe charnu, gorgé de suc.

Supra-axillaire (adj.) : qualifie un organe situé au-dessus de l'aisselle d'une feuille.

Sympatrique (n.f.) : désigne l'existence de deux espèces phylogénétiquement proches, vivant sur un même territoire mais ne s'hybridant pas.

Tectum (n.m. ; pl. tecta) : couche externe de la sexine qui forme une enveloppe sur les columelles, les granules ou d'autres éléments infratectaux.

Tégument (n.m.) : tissu protecteur simple ou double de l'ovule puis de la graine (→ ovule, graine).

Tétramère (adj.) : qualifie une fleur dont les verticilles comportent chacun quatre pièces à la base.

Thyrse (n.m.) : inflorescence composée mixte, en grappe fusiforme.

Thyrsoïdale (adj.) : qualifie une inflorescence dont l'aspect général est celui d'une grappe dite thyrsoïde (en thyrses).

Tronqué (adj.) : qualifie un organe s'interrompant brusquement si bien qu'on a l'impression qu'il en manque une partie (→ feuille, lobe calicinal...).

Uniflore (adj.) : qualifie une plante ne formant qu'une seule fleur.

Valvaire (adj.) : qualifie une préfloraison ou une estivation dans laquelle les pétales ou les sépales ne se recouvrent pas, tout au plus se touchant par leur marge (→ fleur).

Ventral (adj.) : = adaxial.

Verticillé (adj.) : disposé en verticille.

Verticille (n.m.) : ensemble d'organes de même nature insérés en cercle et à un même niveau.

Vue équatoriale : angle d'observation à mi-chemin entre les pôles proximal et distal, encerclant le grain (→ pollen).

Vue polaire : vue dans laquelle l'axe polaire est dirigé vers l'observateur (→ pollen).

Xylème (n.m.) : tissu conducteur lignifié assurant la conduction de la sève brute.

Zonoaperturé (adj.) : orné d'ouvertures situées seulement à l'équateur. Les pollens zonoaperturés incluent les zonocolpés, les zonocolporés et les zonoporés.

Zygomorphe (adj.) : qualifie une fleur dont la symétrie passe par un plan et non par un axe.

Bibliographie

- ACKERMAN, J.D., TREJO-TORRES, J.C. & CRESPO-CHUY, Y. 2007. Orchids of the West Indies: predictability of diversity and endemism. *J. Biogeogr.* 34 : 779-786.
- AKOËGNINOÛ, A., VAN DER BURG, W.J. & VAN DER MAESEN, L.J.G. 2006. *Flore analytique du Bénin*. Université d'Abomey-Calavi, Cotonou, 876 pp.
- ANDERSON, W.R. 1973. A morphological hypothesis for the origin of heterostyly in the Rubiaceae. *Taxon* 22 : 537-542.
- ANDREWS, F.W. 1952. *The Flowering Plants of the Sudan*. Vol II. T. Buncle & Co, Scotland.
- ANONYME. 1962. Systematics Association Committee for descriptive biological terminology. *Taxon* 11 : 145-156.
- AUBREVILLE, A. 1959. *Flore forestière de la Côte d'Ivoire*, 2^e éd. Centre technique forestier tropical, Nogent-sur-Marne, tome 3, 343 pp.
- AXELROD, D.I. & RAVEN, P.H. 1978. Late cretaceous and tertiary vegetation history of Africa. Biogeography and ecology of Southern Africa. In : WERGER, M.J.A. (Éd.) *Monographiae Biologicae* 32. Junk, La Haye : 79-130.
- BAKER, H.G. 1956. Pollen dimorphism in the Rubiaceae. *Evolution* 10 (1) : 23-31.
- BAMPS, P. 1982. *Flore d'Afrique centrale (Zaïre-Rwanda-Burundi)*. Répertoire des lieux de récolte. Jardin botanique national de Belgique, Bruxelles, 224 pp.
- BARRETT, S.C.H. 1992. Heterostylous genetic polymorphisms: model systems for evolutionary analysis. In : BARRETT, S.C.H. (Éd.). *Evolution and Function of Heterostyly*. Springer Verlag, Berlin, pp. 1-29.
- BENTHAM, G. 1849. Rubiaceae. In : HOOKER, W.J. *et al.* (Éd.). *Niger Flora*. Hippolyte Baillièrè Publisher, Londres, pp. 203-577.
- BICKFORD, S.A., LAFFAN, S.W., DE KOK, R. & ORTHIA, L. 2004. Spatial analysis of taxonomic and genetic patterns and their potential for understanding evolutionary histories. *J. Biogeogr.* 31 : 1715-1733.
- BOCK, W.J. 2004. Species: the concept, category and taxon. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 42 : 178-190.
- BORN, C. 2007. Diversité génétique et dynamique des forêts d'Afrique centrale. Une étude multi-échelle de la structure de la diversité génétique d'un arbre pionnier, *Aucoumea klaineana*. Thèse de doctorat, Université Montpellier II. Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 79 pp.
- BOUQUET, A. & DEBRAY, M. 1974. Plantes médicinales de la Côte-d'Ivoire. *Travaux et documents de l'ORSTOM* 32 : 1-231.
- BRAY, L. 2009. L'espèce, discussion d'une notion intuitive. *Hommes et planètes* 43 : 32-35.
- BREMER, B. 2009. A review of molecular phylogenetic studies of Rubiaceae. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 96 (1) : 4-26.

- BREMER, B. & ERIKSSON, T. 2009. Time tree of Rubiaceae: phylogeny and dating the family, subfamilies, and tribes. *Inter. J. Pl. Sc.* 170 : 766-793.
- BRIGGS, J.C. 2003. The biogeographic and tectonic history of India. *J. Biogeogr.* 30 : 381-388.
- BUCHNER, R. & PUFF, C. 1993. The genus complex *Danais-Schismatoclada-Payera* (Rubiaceae): character states, generic delimitation and taxonomic position. *Adansonia* 15 : 23-74.
- BRUNKEN, U., SCHMIDT, M., DRESSLER, S., JANSSEN, T., THIOMBIANO, A. & ZIZKA, G. 2008. *West African Plants. A Photo Guide*. Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt/Main.
- CHEEK, M., POLLARD, J., ONANA, J.M., BARBYSHIRE, I. & WILD, C. 2004. *The Plants of Kupe, Mwanenguba and the Bakossi Mountains, Cameroon. A Conservation Checklist*. Royal Botanic Gardens, Kew, 508 pp.
- CRACRAFT, J. 1983. The significance of phylogenetic classifications for systematic and evolutionary biology. In : FELSENSTEIN, J. (Éd.). *Proceedings NATO Advanced Study Institute on Numerical Taxonomy*. Springer Verlag, Berlin, pp. 1-17.
- CRACRAFT, J. 1989. Molecules and morphology in evolution: conflict or compromise ? *Cladistics* 5 : 202-211.
- DAVIS, A.P. & FIGUEIREDO, E. 2005. A checklist of the Rubiaceae (coffee family) of Bioko and Annobon (Equatorial Guinea, Gulf of Guinea). *Syst. Biodiv.* 5 : 159-186.
- DAVIS, A.P., GOVAERTS, R., BRIDSON, D.M., RUHSAM, M., MOAT, J. & BRUMMITT, N.A. 2009. A global assessment of distribution, diversity, endemism, and taxonomic effort in the Rubiaceae. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 96 : 68-78.
- DE BLOCK, P. 1998. The African species of *Ixora* (Rubiaceae-Pavetteae). *Opera Bot. Belg.* 9 : 1-218.
- DE BLOCK, P. & RANDRIAMBOAVONJY, T. 2015. Three new species of *Craterispermum* (Rubiaceae) from Madagascar. *Phytotaxa* 206 (1) : 79-89.
- DE WILDEMAN, E. 1923. *Plantae Bequaertianae II : Études sur les récoltes botaniques du Dr J. Bequaert (1913-1915)*. Musée royal de l'Afrique centrale, Tervuren, 570 pp.
- DEGREEF, J. 2006. Revision of continental African *Tarenna*. *Opera Bot. Belg.* 14 : 150 pp.
- DELSUC, F. & DOUZERY, E.J.P. 2004. Les méthodes probabilistes en phylogénie moléculaire. Les modèles d'évolution des séquences et le maximum de vraisemblance. *Biosystema, Société française de Systématique* 22 : 59-74.
- DESSEIN, S. 2003. Systematic studies in the Spermaceae (Rubiaceae). Thèse de doctorat, K.U. Leuven, 403 pp.
- DESSEIN, S., OCHOTERENA, H., DE BLOCK, P., LENS, F., ROBBRECHT, E., SCHOLS, P., SMETS, E., VINCKIER, S. & HUYSMANS, S. 2005. Palynological characters and their phylogenetic signal in Rubiaceae. *Bot. Rev.* 71 (3) : 354-414.

- DOUZET, R. 2017. *Petit lexique de botanique à l'usage du débutant*. Station Alpine Joseph, UJF Grenoble, 42 pp.
- EGLINGTON, G. & LOGAN, G.A. 1991. Molecular preservation. *Philos. Trans. Roy. Soc. London* 333 : 315-328.
- ERDTMAN, G. 1971. *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms*. Corrected reprint of 1952 Edition. Hafner, New York, 553 pp.
- FIGUEIREDO, E. 2005. The Rubiaceae of São Tomé e Príncipe (Gulf of Guinea): taxonomy and conservation. *Bot. J. Linn. Soc.* 149 (1) : 85-114.
- FIGUEIREDO, E. 2007. The Rubiaceae of Cabinda (Angola). *Bot. J. Linn. Soc.* 154 : 455-495.
- FJELDSA, J. & LOVETT, J.C. 1997. Geographical patterns of old and young species in African forest biota: the significance of specific montane areas as evolutionary centres. *Biodiv. Conserv.* 6 : 325-346.
- GANDERS, F.R. 1974. Disassortative pollination in the distylous plant *Jepsonia heterandra*. *Can. J. Bot.* 52 : 2401-2406.
- GANDERS, F.R. 1979. The biology of heterostyly. *New Z. J. Bot.* 17 : 607-635.
- GARNETT, S.T. & CHRISTIDIS, L. 2017. Taxonomy anarchy hampers conservation. *Nature* 546 : 25-27.
- GILLETT, G.W. 1966. Hybridization and its taxonomic implications in the *Scaevola gaudichaudiana* complex of the Hawaiian Islands. *Evolution* 20 (4) : 506-516.
- GLENNON, K.L., DONALDSON, J.T. & CHURCH, S.A. 2011. Evidence for hybridization between the endangered Roan Mountain bluet, *Houstonia purpurea* var. *montana* (Rubiaceae) and its common congener. *J. Torrey Bot. Soc.* 138 (3) : 272-286.
- GOMEZ, C., DUSSERT, S., HAMON, P., HAMON, S., DE KOCHKO, A. & PONCET, V. 2009. Current genetic differentiation of *Coffea canephora* Pierre ex A. Froehn in the Guineo-Congolian African zone: cumulative impact of ancient climatic changes and recent human activities. *BMC Evol. Biol.* 9 : 167.
- GOVAERTS, R., RUHSAM, M., ANDERSSON, L., ROBBRECHT, E., BRIDSON, D.M., DAVIS, A.P., SCHANZER, I. & SONKE, B. 2018. The World Checklist of Rubiaceae. Royal Botanic Gardens, Kew. Disponible en ligne sur : <http://www.kew.org/wcsp> (consulté en 2018).
- HALLÉ, N. 1966. Famille des Rubiaceae (1^e partie). *Flore du Gabon*, vol. 12. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 278 pp.
- HALLÉ, N. 1970. Famille des Rubiaceae (2^e partie). *Flore du Gabon*, vol. 17. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 335 pp.
- HAMILTON, A.C. 1976. The significance of patterns of distribution shown by forest plants and animals in Tropical Africa for the reconstruction of upper Pleistocene palaeoenvironments: a review. *Paleoecol. Afr.* 9 : 63-97.
- HARRY, M. 2008. *Génétique moléculaire et évolutive*. Collection « Science fondamentale », Maloine/Paris, 465 pp.

HAWTHORNE, W.D. & JONGKIND, C.C.H. 2006. *Woody Plants of Western African Forests. A Guide to the Forest Trees, Shrubs and Lianes from Senegal to Ghana*. Royal Botanic Gardens, Kew, 1023 pp.

HERNANDEZ, A. & ONELAS, J.F. 2007. Disassortative pollen transfer in distylous *Palicourea padifolia* (Rubiaceae), a hummingbird-pollinated shrub. *Ecoscience* 14 (1) : 8-16.

HEUERTZ, M., FINESCHI, S., ANZIDEI, M., PASTORELLI, R., SALVINI, D., PAULE, L., FRASCARIA-LACOSTE, N., HARDY, O.J., VEKEMANS, X. & VENDRAMIN, G.G. 2004. Chloroplast DNA variation and postglacial recolonisation of common ash (*Fraxinus excelsior* L.) in Europe. *Mol. Ecol.* 13 : 3437-3452.

HIERN, W.P. 1877. Rubiaceae. In : OLIVER, D. (Éd.). *Flora of tropical Africa*, vol. 3. Reeve L. & Co, Ashford, pp. 33-247.

HOLMGREN, P.K., HOLMGREN, N.H. & BARNETT, L.C. 1990. *Index Herbariorum. Part 1. The Herbaria of the world. Regnum Vegetabile* 120, 693 pp.

HOUSE OF LORDS. 2002. *What on Earth? The Threat to the Science Underpinning Biodiversity Conservation*. Select Committee on Science and Technology, Londres.

HUTCHINSON, J. 1920. Diagnoses Africanæ LXXIII. *Bull. Misc. Inf. Kew* : 23-29.

HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J.M. 1931. *Flora of West Tropical Africa. Crown Agents for Oversea Governments and Administrations*. Crown Agents for the Colonies, Londres, 651 pp.

IGERSHEIM, A. 1992. The ovary, fruit and seed development of *Craterispermum*. *Belg. J. Bot.* 125 : 101-113.

IUCN. 2012. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. IUCN Species Survival Commission, Gland, Suisse.

JANSEN, S., ROBBRECHT, E., BEECKMAN, H. & SMETS, E. 2000a. Aluminium accumulation in Rubiaceae: an additional character for the delimitation of the subfamily Rubioideae? *IAWA J.* 21 : 197-212.

JANSEN, S., ROBBRECHT, E., BEECKMAN, H. & SMETS, E. 2000b. Aluminium accumulation in leaves of Rubiaceae: systematic and phylogenetic implications. *IAWA J.* 95 : 91-101.

JANSEN, P.C.M., GRUBBEN, G.J.H. & CARDON, D. 2005. Colorants et tannins. Ressources végétales d'Afrique tropicale. *Prota* 3 : 338 pp.

KABORE, I.Z., GUISSOU, I.P., SOURABIE, S. & GNANGAO, G. 1998. Éléments de monographie sur *Nauclea latifolia* Sm, (Rubiaceae) : chimie, activités biologiques, toxicité. *Pharm. Méd. Trad. Afr.* : 42-54.

KAHN, F. 1980. Comportements racinaire et aérien chez les plantes ligneuses de la forêt tropicale humide (sud-ouest de la Côte d'Ivoire). *Adansonia* 19 (4) : 413-427.

KAROU, S.D., TCHACONDO, T., ILBOUDO, D.P. & SIMPORE, J. 2011. Sub-saharan Rubiaceae: a review of their traditional uses, phytochemistry and biological activities. *Pakist. J. Biol. Sci.* 14 (3) : 149-169.

- KOROMA, L. & ITA, B.N. 2009. Phytochemical compounds and antimicrobial activity of three medicinal plants (*Alchornea hirtella*, *Morinda geminata* and *Craterispermum laurinum*) from Sierra Leone. *Afr. J. Biotech.* 8 (22) : 6397-6401.
- LANTZ, H. & BREMER, B. 2005. Phylogeny of the complex Vanguerieae (Rubiaceae) genera *Fadogia*, *Rytigynia*, and *Vangueria* with close relatives and a new circumscription of *Vangueria*. *Pl. Syst. Evol.* 253 : 159-183.
- LECOINTRE, G. & LE GUYADER, H. 2001. *Classification phylogénétique du vivant*. Belin, Paris, 560 pp.
- LEE, D.R. & NEVES, B. 2009. Rural poverty and natural resources: improving access and sustainable management. *In* : *The food and Agriculture of the United Nations*. ESA Working Paper, Nations unies.
- LEE, M.S.Y. 2003. Species concepts and species reality: salvaging a Linnaean rank. *J. Evol. Biol.* 16 : 179-188.
- LEJOLY, J. 2000. Activités prioritaires pour le « volet biodiversité ». Termes de références. Rapport ECOFAC, 6 pp.
- LINDER, H.P. 1985. Gene flow, speciation and species diversity patterns in a species area. *In* : VRBRA, E.S. (Éd.). *The Cape Flora. Species and Speciation*. Coll. « Pret. Transv. Mus. Monogr. », pp. 53-57.
- LINDER, H.P. 1998. Historical interpretation of the African phytochoria. *In* : HUXLEY, C.R., LOCK, J.M. & CUTLER, D.F. (Éd.). *Chorology, Taxonomy and Ecology of the African and Madagascan Floras*. Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 67-86.
- LINDER, H.P. 2001. Plant diversity and endemism in sub-Saharan tropical Africa. *J. Biogeogr.* 26 : 169-182.
- LOPEZ, P., CASANE, D. & PHILIPPE, H. 2002. Phylogénie et évolution moléculaires. *Med. Sci.* 18 : 1146-1154.
- LOVETT, J.C. 1993. Eastern Arc Moist forest flora. *In* : LOVETT, J.C. & WASSER, S.K. (Éd.). *Biogeography and Ecology of Rain Forests of Eastern Africa*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 33-57.
- LOVETT, J.C. & FRIIS, I. 1996. Patterns of endemism in the woody flora of north-east and east Africa. The biodiversity of African phytogeography. *In* : VAN DER MAESEN, L.J.G., VAN DER BURGT, X.M. & VAN MEDENBACH DE ROOY, J.M. (Éd.). *The Biodiversity of African Plants*. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, pp. 582-601.
- MACE, G.M. 2004. The role of taxonomy in species conservation. *Phil. Trans. Roy. Soc. B, Biological Sciences* 359 : 711-719.
- MALASSE, F., GREGOIRE, J., NYEMBO, L. & ROBBRECHT, E. 1979. À propos d'une recherche d'alcaloïdes dans les Rubiaceae du Shaba méridional (Zaïre). *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 49 : 165-177.
- MALEY, J. 1987. Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au Quaternaire récent. *In* : COTETZEE, J.A. (Éd.).

Nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. *Paleoecol. Afr.* 18 : 307-334.

MALEY, J. 1996. The African rain forest: main characteristics of changes in vegetation and climate from the upper cretaceous to quaternary. Essays on the ecology of the Guineo-Congo rain forest. *Proc. Roy. Soc. Edinb.* 104 : 31-73.

MAYR, E. 1940. Speciation phenomena in birds. *Amer. Natur.* 74 : 249-278.

MAYR, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Belknap Press, Cambridge, 797 pp.

MAYR, E. 1982. *The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution, and Inheritance*. Belknap Press, Cambridge, 974 pp.

MCNEILL, J., BARRIE, F.R., BURDET, H.M., DEMOULIN, V., HAWKSWORTH, D.L., MARHOLD, K., NICOLSON, D.H., PRADO, J., SILVA, P.C., SKOG, J.E., WIERSEMA, J.H. & TURLAND, N.J. (Éd.) 2006. *International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code)*. *Regnum Vegetabile* 146. Ruggell, Liechtenstein.

MOAT, J. 2007. Conservation assessment tools extension for ArcView 3.x, version 1.2. GIS Unit, Royal Botanic Gardens, Kew.

MÜLLER, H. 1883. *The Fertilization of Flowers*. MacMillan & Co., Londres.

MULOKO-NTOUTOUME, N.R.J., PETIT, L., WHITE, L.J.T. & ABERNETHY, K. 2000. Chloroplast DNA variation in a rainforest tree (*Aucoumea klaineana*, Burseraceae) in Gabon. *Mol. Ecol.* 9 : 359-363.

MYERS, N., MITTERMEIER, R.A., MITTERMEIER, C.G., DA FONSECA, G.A.B. & KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403 : 853-858.

NEUBA, D.F.R. 2006. Révision systématique du genre *Leptactina* (Rubiaceae-Pavetteae). Thèse de doctorat en Sciences biologiques, Université libre de Bruxelles, 194 pp.

NGUEMBOU, K.C. 2008. Phylogénie, distribution, écologie et révision taxonomique du genre *Bertiara* (Rubiaceae) en Afrique. Thèse de doctorat en Sciences biologiques, Université libre de Bruxelles, 227 pp.

NKEH-CHUNGAG, B.N., MXOLISI BEKWA, P.C., NDEBIA, E., KAYO, M., MBAFOR, T.J. & IPUTO, E.J. 2010. Analgesic and anti-inflammatory properties of *Oxyanthus unilocularis*. *J. Med. Pl. Res.* 4 (10) : 932-939.

NRC (National Research Council). 1995. *Understanding Marine Biodiversity*. National Academy Press, Washington DC.

NTORÉ, S. 2008. Révision du genre afro-tropical *Pauridiantha* (Rubiaceae). *Opera Bot. Belg.* 15 : 1-119.

OUÉDRAOGO, Y., NACOULMA, O., GUISSOU, I.P., TRAORE, S.A. & GUEDE-GUINA, F. 1998. Étude de l'effet stimulant de *Mitragyna inermis* (Rubiaceae) sur le système de défense immunitaire chez le lapin. *Pharm. Méd. Trad. Afr.* 10 : 87-94.

PETIT, R.J., AGUINAGALDE, I., DE BEAULIEU, J.L., BITTKAU, C., BREWER, S., CHEDDADI, R., ENNOS, R., FINESCHI, S., GRIVET, D., LASCoux, M., MOHANTY, A., MULLER-STARK, G., DEMESURE-MUSCH, B., PALME, A., MARTIN, J.-P., RENDELL, S. &

- VENDRAMIN, G.G. 2003. Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science* 300 : 1563-1565.
- PRAT, D., FAIVRE RAMPANT, P. & PRADO, E. 2006. *Analyse du génome et gestion des ressources génétiques forestières*. Éditions INRA, Paris, 456 pp.
- PUNT, W., HOEN, P.P., BLACKMORE, S., NILSSON, S. & THOMAS, A.L. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 143 : 1-81.
- RADFORD, A.E., DICKINSON, W.C., MASSEY, J.R. & BELL, C.R. 1974. *Vascular Plant Systematics*. Harper & Row, New York.
- RAZAFIMANDIMBISON, S.G., RYDIN, C. & BREMER, B. 2008. Evolution and trends in the Psychotrieae alliance (Rubiaceae). A rarely reported evolutionary change of many-seeded carpels from one-seeded carpels. *Mol. Phyl. Evol.* 48 : 207-223.
- RAZAFIMANDIMBISON, S.G., KAINULAINEN, K., WIKSTRÖM, N. & BREMER, B. 2017. Historical biogeography and phylogeny of the pantropical Psychotrieae alliance (Rubiaceae), with particular emphasis on the Western Indian Ocean Region. *Am. J. Bot.* 104 (9) : 1407-1423.
- RAZAFINARIVO, N.J., RAKOTOMALALA, J.J., BROWN, S.C., BOURGE, M., HAMON, S., DE KOCHKO, A., RAKOTONDRAVAO, A., PONCET, V., TRANCHANT-DUBREUIL, C., COUTURON, E., GUYOT, R. & HAMON, P. 2012. Geographical gradients in the genome size variation of wild coffee trees (*Coffea*) native to Africa and Indian Ocean islands. *Tree Genet. Gen.* 8 : 1345-1358.
- REGAN, C.T. 1926. Organic evolution. *Report Brit. Assoc. Adv. Sci.* 1925 : 75-86.
- REITSMA, T. 1969. Size modification of recent pollen grains under different treatments. *Rev. Paleobot. Palyn.* 9 : 175-202.
- REYDON, T.A.C. 2004. Why does the species problem still persist? *BioEssays* 26 : 300-305.
- REYMOND, M. 2007. Classification phylogénétique de la Lignée verte. Tela-botanica (ENS Lyon). Disponible en ligne sur : http://www.tela-botanica.org/page:classification_phylogenetique
- RIDLEY, M. 1993. *The Red Queen. Sex and the Evolution of Human Nature*. Penguin, Londres, 288 pp.
- RIESEBERG, L.H. 1997. Hybrid origins of plant species. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 28 : 359-389.
- ROBBRECHT, E. 1996a. Geography of African Rubiaceae with reference to glacial rain forest refuges. In : VAN DER MAESEN, L.J.G., VAN DER BURGT, X.M. & VAN MENDENBACH DE ROOY, J.M. (Éd.). *The Biodiversity of African plant*. Proceedings XIVth AETFAT Congress, 22-27 August 1994, Wageningen, pp. 564-581.
- ROBBRECHT, E. 1996b. Generic distribution patterns in subsaharan African Rubiaceae. *J. Biogeogr.* 23 : 311-328.
- ROBBRECHT, E. 1988. Tropical woody Rubiaceae. Characteristics, features and progressions. Contribution to a new subfamilial classification. *Opera Bot. Belg.* 1 : 271 pp.

- ROBBRECHT, E. 1994. Studies in Central African Rubiaceae (14-15). *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 68 : 171-180.
- 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, trnL-trnF and atpB-rbcL data. A new classification in two subfamilies, Cinchonoideae and Rubioideae. *Syst. Geogr. Pl.* 76 : 85-146.
- ROE, D., THOMAS, D., SMITH, J., WALPOLE, M. & ELLIOTT, J. 2011. Biodiversité et pauvreté : dix questions fréquemment posées, dix implications politiques. *Gatekeeper series* : 30 pp.
- RYDIN, C., WIKSTRÖM, N. & BREMER, B. 2017. Conflicting results from mitochondrial genomic data challenge current views of Rubiaceae phylogeny. *Am. J. Bot.* 104 (10) : 1522-1532. <https://doi.org/10.3732/ajb.1700255>
- SCHUMANN, K. 1895. Rubiaceae. In : ENGLER, A. & PRANTL, K. (Éd.). *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*.
- SOKAL, R.R. 1973. The species problem reconsidered. *Syst. Zool.* 22 : 360-374.
- SONKÉ, B. 1999. *Oxyanthus* (Rubiaceae-Gardenieae-Gardeniinae) en Afrique centrale : étude systématique. *Opera Bot. Belg.* 8 : 1-106.
- SONKÉ, B., NGUEMBOU, K.C. & DANHO, N. 2006. Les Rubiaceae endémiques du Cameroun. In : BEENTJE, H. & GHAZANFAR, S. (Éd.). *Taxonomy and Ecology of African Plants, their Conservation and Uses*. Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 97-109.
- SONKÉ, B. & PAUWELS, L. 2005. Révision du genre africain *Sherbournia* G. Don (Rubiaceae, Gardenieae). *Syst. Geogr. Pl.* 75 (1) : 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 rain forest refuges in Africa. *Wag. Agr. Uni. Pap.* 94 (1) : 1-306.
- SOSEF, M.S.M., WIERINGA, J.J., JONGKIND, C.C.H., ACHOUNDONG, G., AZIZET ISSEMBÉ, Y., BEDIGIAN, D., VAN DEN BERG, R.G., BRETELER, F.J., CHEEK, M., DEGREEF, J., FADEN, R., GEREAU, R.E., GOLDBLATT, P., VAN DER MAESEN, L.J.G., NGOK BANAK, L., NIANGADOUMA, R., NZABI, T., NZIENGUI, B., ROGERS, Z.S., STÉVART, T., TAYLOR, C.M., VAN VALKENBURG, J.L.C.H., WALTERS, G. & DE WILDE, J.J.F.E. 2006. Check-list des plantes vasculaires du Gabon/Checklist of Gabonese vascular plants. *Scripta Bot. Belg.* 35 : 438 pp.
- STACE, C.A. 1989. *Plant Taxonomy and Biosystematics*. Edward Arnold, Londres.
- STÉVART, T. 2003. Étude taxonomique, écologique et phytogéographique des Orchidaceae en Afrique centrale atlantique. Thèse de doctorat en Sciences biologiques, Université libre de Bruxelles, 240 pp.
- STOFFELEN, P. 1998. *Coffea* and *Psilanthus* (Rubiaceae) in Tropical Africa. A systematic and palynological study, including a revision of the West and Central African species. Thèse de doctorat, Université catholique de Louvain, 270 pp.

- STUESSY, T.F. 1990. *Plant Taxonomy. The Systematic Evolution of Comparative Data*. Columbia University Press, New York, 514 pp.
- SUDA, J. & TRAVNIČEK, P. 2006. Reliable DNA ploidy determination in dehydrated tissues of vascular plants by DAPI flow cytometry: new prospects for plant research. *Cytometry* 69A : 273-280.
- TAEDOUMG, H., DE BLOCK, P., HAMON, P. & SONKE, B. 2011. *Craterispermum parvifolium* and *C. robbrechtianum* spp. nov. (Rubiaceae) from West Central Africa. *Nord. J. Bot.* 29 : 700-707.
- TAEDOUMG, H. & HAMON, P. 2013. Three new *Craterispermum* from the Lower Guinea Domain. *Blumea* 57 : 236-242.
- TAEDOUMG, H., SONKE, B., HAMON, P. & DE BLOCK, P. 2017. *Craterispermum capitatum* and *C. gabonicum* (Rubiaceae): two new species from the Lower Guinean and Congolian Domains. *PhytoKeys* 83 : 103-118. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.83.13623>
- TAEDOUMG, H., MAUKONEN, P., YOBO, C.M., IPONGA, M.D., NOUTCHEU, R., TIEGUHONG, J.C. & SNOOK, L. 2018. Safeguarding villagers' access to foods from timber trees: insights for policy from an inhabited logging concession in Gabon. *Global Ecol. Conserv.* 15 : e00436.
- TEMPLETON, A.R. 1989. The meaning of species and speciation: a genetic perspective. In : OTTE, D. & ENDLER, J.A. (Éd.). *Speciation and its Consequences*. Sinauer Associates, Sunderland, pp. 3-27.
- THE ROYAL SOCIETY. 2003. *Measuring Biodiversity for Conservation*. The Royal Society, Londres.
- THIERS, B. 2018 [continuously updated]. Index Herbariorum: a Global Directory of Public Herbaria and Associated Staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Disponible en ligne sur : <http://sweetgum.nybg.org/ih/>
- VERDCOURT, B. 1958. Remarks on the classification of the Rubiaceae. *Bull. Jard. Bot. État* 28 : 209-281.
- VERDCOURT, B. 1973. The identity of the common East African species of *Craterispermum* Benth. (Rubiaceae) with some other notes on the genus. *Kew Bull.* 28 : 433-435.
- VERDCOURT, B. 1976. Rubiaceae (1). In : POLHILL, R.M. (Éd.). *Flora of Tropical East Africa*. Crown Agents for the Colonies, Londres, 414 pp.
- VERDCOURT, B. 1989. Rubiaceae (Rubiaceae). In : LAUNERT, E. (Éd.). *Flora Zambesiaca*. vol. 5, Londres, 210 pp.
- WEBERLING, F. 1977. Beiträge zur Morphologie der Rubiaceen-Infloreszenzen. *Ber. Deutsche Bot. Ges.* 90 : 191-209.
- WERNHAM, H.F. 1913. Catalogue of the plants collected by Mr. & Mrs. P.A. Talbot in the Oban district, South Nigeria. In : RENDLE, A.B., BAKER, E.G. & MOORE, S. (Éd.). Trustees of the British Museum, British Museum (Natural History), Department of Botany, Londres, 51 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.21206>

WHITE, F. 1979. The Guineo-congolian Region and its relationships to other phytochoria. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 49 : 11-55.

WHITE, F. 1983. *La Végétation de l'Afrique*. Unesco-Orstom, 384 pp.

WIERINGA, J.J. & GERVAIS, G.Y.F. 2003. Phylogenetic analyses of combined morphological and molecular datasets on the *Aphanocalyx-Bikinia-Tetraberlinia* group (Leguminosae, Caesalpinioideae, Deterieae s.l.). *In* : KLITGAARD, B.B. & BRUNEAU, A. (Éd.). *Advances in Legume Systematics. Higher Level Systematics*. Royal Botanic Gardens, Kew : pp. 181-196.

WIERINGA, J.J. 1999. *Monopetalanthus* exit. A systematic study of *Aphanocalyx*, *Bikinia*, *Icuria*, *Michelsonia* and *Tetraberlinia* (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Wagen. Agric. Univ. Pap.* 99 (4).

WIKSTRÖM, N., AVINO, M., RAZAFIMANDIMBISON, S.G. & BREMER, B. 2010. Historical biogeography of the coffee family (Rubiaceae, Gentianales) in Madagascar: case studies from the tribes Knoxieae, Naucleaeae, Paederieae and Vanguerieae. *J. Biogeogr.* 37 : 1094-1113.

L'auteur



Hermann E. Taedoum (°1981) est titulaire d'un PhD en Botanique et Écologie des écosystèmes tropicaux de l'Université de Yaoundé 1. Il est enseignant au département de Biologie et de Physiologie végétales de la faculté des Sciences de l'Université de Yaoundé I au Cameroun et également chercheur à l'Alliance Bioversity-CIAT (Bureau de Yaoundé). Sa thématique générale de recherche est l'approfondissement des connaissances sur la flore de l'Afrique tropicale et celle de la famille des Rubiaceae en particulier. Il s'intéresse aux conflits liés à l'exploitation de la nature et à la conservation/gestion durable des ressources biologiques pour une amélioration des moyens de subsistance des populations dépendant directement de la forêt.

Index des noms scientifiques

Les **noms acceptés** des espèces décrites dans ce travail sont figurés en gras.
Les synonymes des espèces décrites dans ce travail sont également donnés.

<i>Canthium laurinum</i>	97
<i>Coffea laurina</i>	19, 97
<i>Craterispermum angustifolium</i>	124
<i>Craterispermum aristatum</i>	71
<i>Craterispermum brachynematum</i>	81
<i>Craterispermum capitatum</i>	74
<i>Craterispermum caudatum</i>	77
<i>Craterispermum cerinanthum</i>	81
<i>Craterispermum congolanum</i>	124
<i>Craterispermum deblockianum</i>	85
<i>Craterispermum dewevrei</i>	81
<i>Craterispermum gabonicum</i>	88
<i>Craterispermum goossensii</i>	124
<i>Craterispermum gracile</i>	77
<i>Craterispermum inquisitorium</i>	92
<i>Craterispermum inquisitorium</i> var. <i>inquisitorium</i>	94
<i>Craterispermum inquisitorium</i> var. <i>longipedunculatum</i>	96
<i>Craterispermum laurinum</i>	97
<i>Craterispermum ledermannii</i>	102
<i>Craterispermum ledermannii</i> var. <i>congestum</i>	108
<i>Craterispermum ledermannii</i> var. <i>ledermannii</i>	104
<i>Craterispermum ledermannii</i> var. <i>modestum</i>	106
<i>Craterispermum longipedunculatum</i>	110
<i>Craterispermum montanum</i>	81
<i>Craterispermum parvifolium</i>	113
<i>Craterispermum reticulatum</i>	124
<i>Craterispermum robbrechtianum</i>	117
<i>Craterispermum rostratum</i>	106
<i>Craterispermum rumpianum</i>	121
<i>Craterispermum schweinfurthii</i>	124
<i>Craterispermum sonkeanum</i>	129

Volumes déjà parus

Abc Taxa est une série de manuels *peer reviewed* (évalués par des spécialistes) dédiés au renforcement des capacités en taxonomie zoologique et botanique, en gestion des collections et aux bonnes pratiques en recherches taxonomiques et sur les collections. L'ensemble de la série peut-être téléchargé sur www.abctaxa.be



Volume 1

SAMYN, Y., VANDENSPIEGEL, D. & MASSIN, C. 2006. Taxonomie des holothuries des Comores. *Abc Taxa* 1: 130 pp.



Volume 2

DE PRINS, R. & ROUR, E. 2007. Détérioration des collections de coquilles. *Abc Taxa* 2: 60 pp.



Volume 3

DE MORAES, P.L.R. 2007. Taxonomy of *Cryptocarya* species of Brazil. *Abc Taxa* 3: 191 pp.



Volume 4

DIAZ, L. & CADIZ, A. 2007. Guía taxonómica de los anfibios de Cuba. *Abc Taxa* 4: 294 pp.



Volume 5

KOK, P.J.R. & KALAMANDEEN, M. 2008. Introduction to the taxonomy of the amphibians of Kaieteur National Park, Guyana. *Abc Taxa* 5: 278 pp.



Volume 6

COPPEJANS, E., LELIAERT, F., DARGENT, O., GUNASEKARA, R. & DE CLERCK, O. 2009. Sri Lankan Seaweeds – Methodologies and field guide to the dominant species. *Abc Taxa* 6: 265 pp.



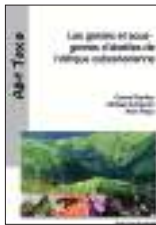
Volume 7

EARDLEY, C., KUHLMANN, M. & PAULY, A.. 2010. The Bee Genera and Subgenera of sub-Saharan Africa. *Abc Taxa* 7: 138 pp.



Volume 8

EYMAN, J., DEGREEF, J., HÄUSER, C., MONJE, J.C., SAMYN, Y. & VANDENSPIEGEL, D. 2010. Manual on Field Recording Techniques and Protocols for All Taxa Biodiversity Inventories. *Abc Taxa* 8: part 1: 1-330; part 2: 331-635.



Volume 9

EARDLEY, C., KUHLMANN, M. & PAULY, A. 2010. Les genres et sous-genres d'abeilles de l'Afrique subsaharienne. *Abc Taxa* 9: 143 pp.



Volume 10

EYI NDONG, H., DEGREEF, J. & DE KESEL, A. 2011. Les champignons comestibles des forêts denses d'Afrique centrale. *Abc Taxa* 10: 253 pp.



Volume 11

WALTERS, M., FIGUEIREDO, E., CROUCH, N.R., WINTER, P.J.D., SMITH, G.F, ZIMMERMANN, H.G. & MSHOPE, B.K. 2011. Naturalised and invasive succulents of southern Africa. *Abc Taxa* 11: 370 pp.



Volume 12

MARTIN, P. & BOUGHROUS, A.A. 2012. Guide taxonomique des oligochètes dulçaquicoles du Maghreb. *Abc Taxa* 12: 194 pp.



Volume 13

ANDRÉ, H.M. & N'DRI, J.K. 2013. Bréviaire de taxonomie des acariens. *Abc Taxa* 13: 200 pp.



Volume 14

FISCHER, E. 2013. Liverworts and Hornworts of Rwanda. *Abc Taxa* 14: 552 pp.



Volume 15

KOCH, F., GOERGEN, G. & VAN NOORT, S. 2015. The sawflies of Namibia and western South Africa (Symphyta, Hymenoptera). *Abc Taxa* 15: 262 pp.



Volume 16

TAYLOR, J.C. & COCQUYT, C. 2016. Diatoms from the Congo and Zambezi Basins – Methodologies and identification of the genera. *Abc Taxa* 16: 364 pp.



Volume 17

DE KESEL, A., KASONGO, B. & DEGREEF, J. 2017. Champignons comestibles du Haut-Katanga (R.D. Congo). *Abc Taxa* 17: 296 pp.



Volume 18

SCHOLZ, T., VANHOVE, M.P.M., SMIT, N., JAYASUNDERA, Z. & GELNAR, M. (eds) 2018. A Guide to the Parasites of African Freshwater Fishes. *Abc Taxa* 18: 420 pp.



Volume 19

OLBERS, J.M., GRIFFITHS, C.L., O'HARA, T.D. & SAMYN, Y.
2019. Field guide to the brittle and basket stars (Echinodermata:
Ophiuroidea) of South Africa. *Abc Taxa* 19: 346 pp.

Taxonomie du genre *Craterispermum* Benth. (Gentianales – Rubiaceae) en Afrique continentale

Ce livre est la première révision alpha-taxonomique du genre *Craterispermum*, connu d'Afrique, de Madagascar et des Seychelles, et qui constitue une composante importante du sous-étage des forêts denses, particulièrement en Afrique tropicale. La présente révision est richement illustrée et présente l'originalité d'intégrer les connaissances les plus récentes sur les relations évolutives et la biogéographie historique du genre. Les représentants du genre *Craterispermum* sont notamment connus pour jouer un rôle important en médecine traditionnelle africaine et une taxonomie robuste était donc indispensable à la validation scientifique de ces usages locaux. La présente révision apporte une contribution substantielle à notre connaissance encore imparfaite des Rubiaceae tropicales et se révèle un outil scientifique de premier plan tant pour les botanistes spécialistes de la famille que pour les conservationnistes.

Les obstacles à la connaissance de la biodiversité, et notamment le manque d'experts en taxonomie, continuent malheureusement d'entraver la mise en œuvre de la Convention sur la diversité biologique (CDB) dans les pays du sud. Ce travail est le résultat concret d'une collaboration réussie dans ce domaine et souligne la volonté de la Coopération belge de soutenir la formation de taxonomistes hautement qualifiés dans les pays en développement.

Septembre 2019

Prof. Sylvain Razafimandimbison
Swedish Museum of Natural History
Stockholm (Suède)

ISBN 978-9-0732-4247-0



9 789073 242470 >

Abc Taxa

Abc Taxa - Volume 20 (2020)