

## ***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.

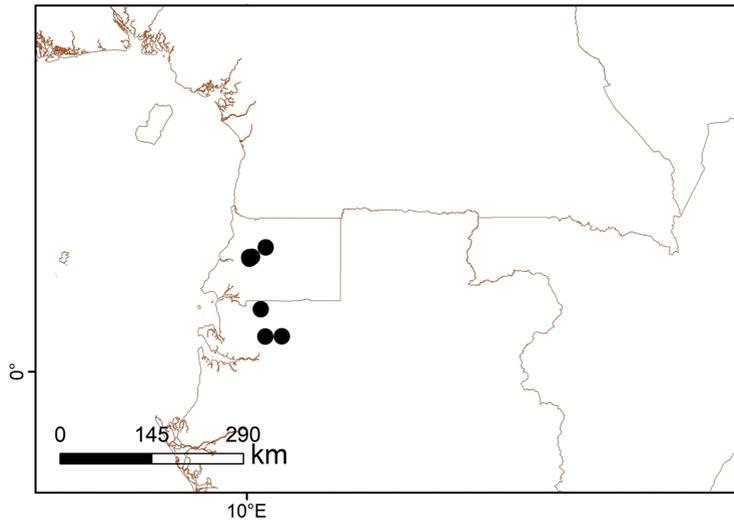
**Habitat** : forêt humide sur terre ferme. **Alt.** : 185-750 m.

**Noms vernaculaires** : -

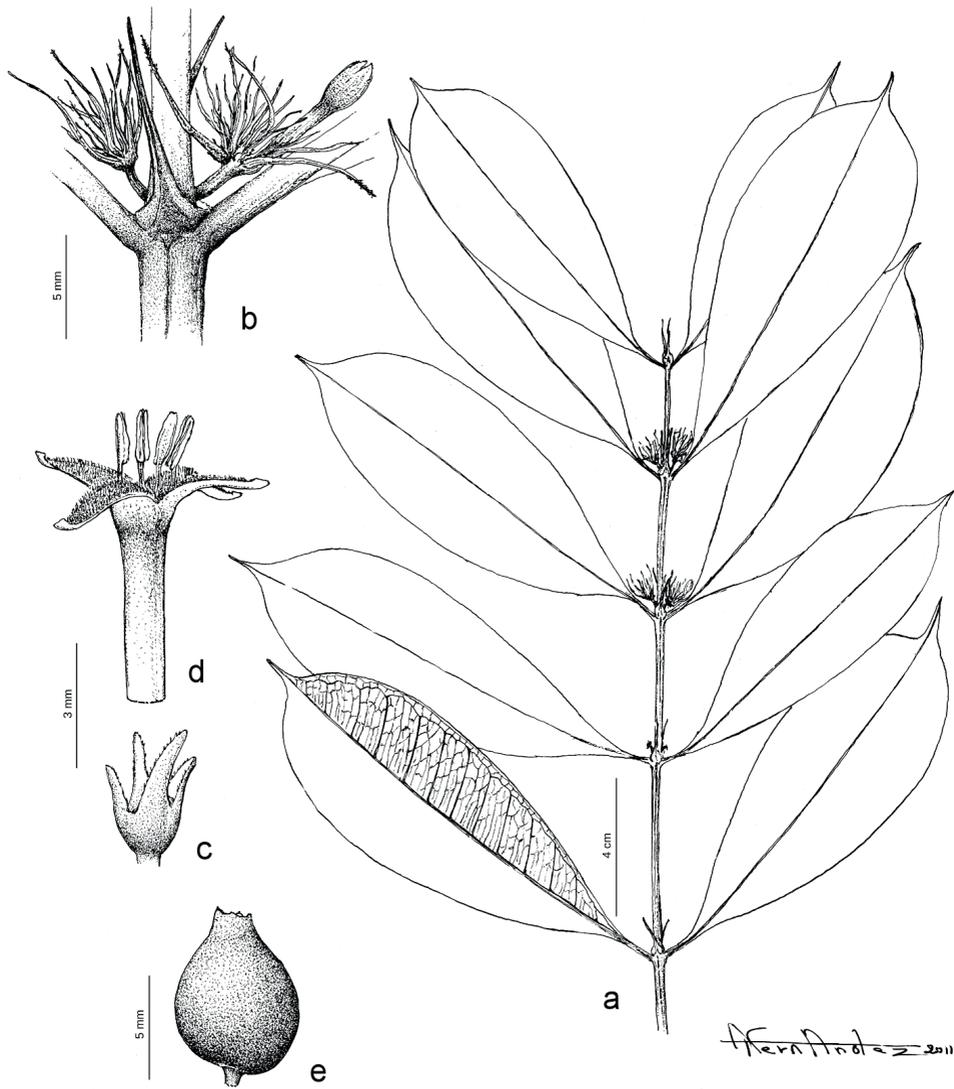
**Usages** : -

**Statut de conservation** : en danger [EN B1ab(i, ii, iii)]. La zone d'occurrence (EOO) est de 3692 km<sup>2</sup> et la zone d'occupation (AOO) est de 59,91 km<sup>2</sup>. 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.

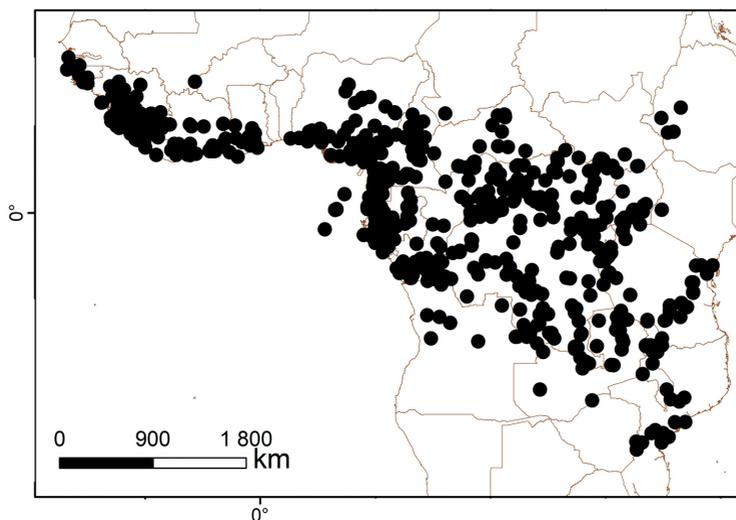


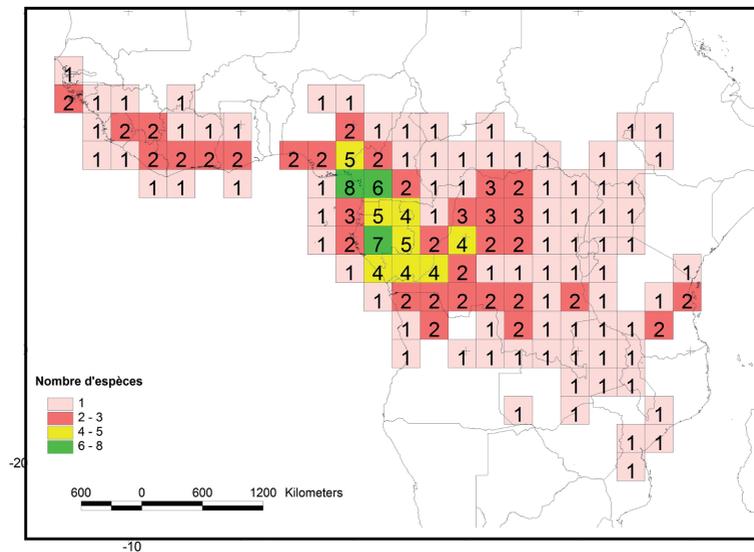
Fig. 72. Distribution générale du genre *Craterispermum* en Afrique continentale.

### 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