

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 surélévation 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 ; Fjeldså & 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).

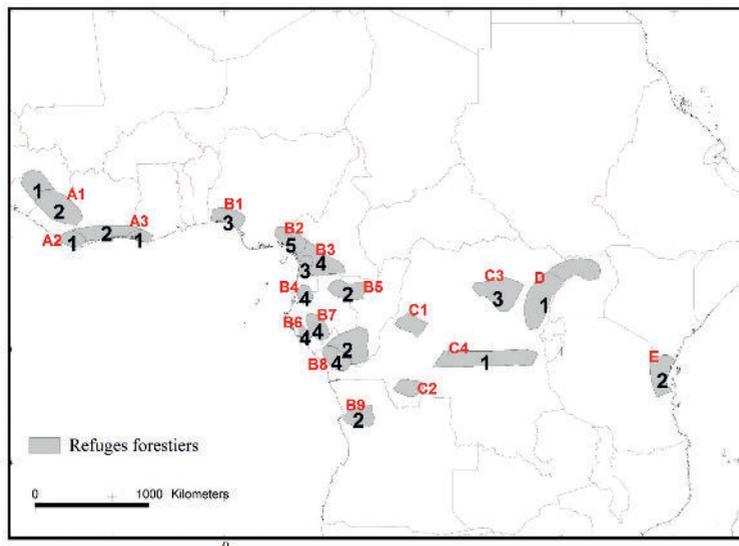


Fig. 75. Richesse spécifique du genre *Craterispermum* en fonction des refuges forestiers. **A1** : Monts Nimba ; **A2** : Cap des Palmes ; **A3** : Cap des trois pointes ; **B1** : SO Nigeria ; **B2** : Mont Cameroun ; **B3** : plateau sud du Cameroun ; **B4** : Monts de Cristal ; **B5** : NE Gabon 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.

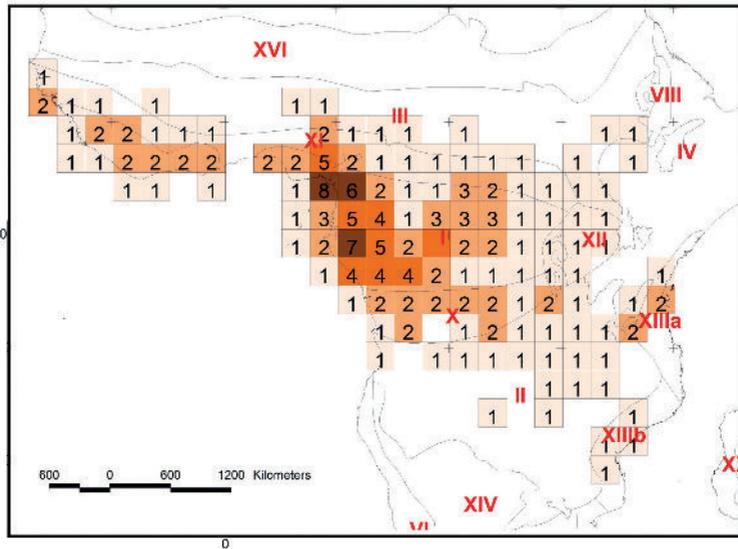


Fig. 76. Richesse spécifique du genre *Craterispermum* en fonction des principales phytochories de l'Afrique (White 1979). **I.** Centre régional d'endémisme guinéo-congolais ; **II.** Centre régional d'endémisme zambézien ; **III.** Centre régional d'endémisme soudanien ; **IV.** Centre régional d'endémisme 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 afro-montagnard, 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 afro-montagnarde (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
<i>C. laurinum</i>	<p>feuilles bouillies pour la synthèse d'une teinture brune ou jaune servant à teinter le coton</p> <p>utilisé dans le traitement de la fièvre jaune</p> <p>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)</p> <p>bonne activité antimicrobienne des extraits de feuilles et d'écorces sur <i>Escherichia coli</i> et <i>Staphylococcus aureus</i></p>	<p>Deighton 1111, 1673, Mann 808</p> <p>Cole EAC 104</p> <p>Jansen et al. 2005</p> <p>Koroma & Ita 2009</p>
<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, Rifehei 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	Rifehei 1
<i>C. schweinfurthii</i>	<p>feuilles sèches pilées et utilisées comme désinfectant et cicatrisant pour les blessures ouvertes</p> <p>arbuste décoratif, bois utilisé comme perche</p>	<p>Gilbert 1457, Goossens 2530, 3025, Luxen 404, Louis J. 7720, Pynaert s.n., Lamboray 29, Robyns 1466, Vermoesen 140</p> <p>Corbisier-Baland 1270</p>
	bois utilisé pour les charpentes dans la construction des cases	Corbisier-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.

Anatrope (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).