

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 Psychotriaceae 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'hétérostyle, le transfert secondaire du pollen et les fleurs unisexuées. L'hétérostyle est un polymorphisme génétique dans lequel des populations se composent de deux (distyle) ou trois (tristyle) 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 « hétérostyle 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

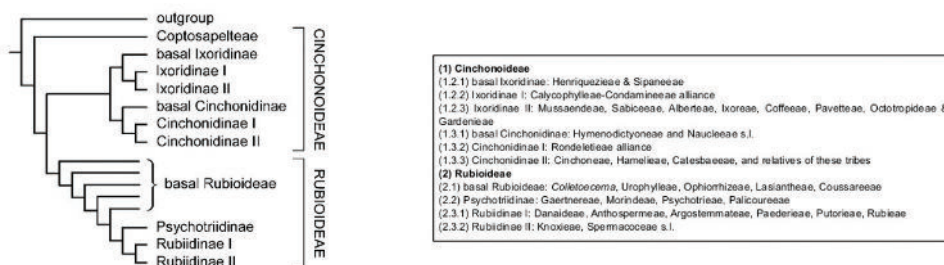


Fig. 2. Arbre phylogénétique de la famille des Rubiaceae (Robbrecht & Manen 2006).