

DISJONCTIONS ET SINGULARITÉS DANS LES FLORES HYGROPHILES DE SOUS-BOIS EN AFRIQUE

P. BLANC

URA 1183 CNRS - Laboratoire de Botanique tropicale
Université Paris VI, 12 rue Cuvier 75005 PARIS

Résumé : En dehors des Rubiaceae et des Acanthaceae, la plupart des grandes familles du sous-bois (Araceae, Arecaceae, Begoniaceae, Gesneriaceae, Melastomataceae, Piperaceae, Urticaceae) sont peu représentées en Afrique alors qu'elles sont très diversifiées en Amérique et Asie. Une analyse des spectres biologiques et écomorphologiques montre que ces rares espèces africaines présentent des caractères profondément originaux, absents sur les autres continents, notamment en ce qui concerne les adaptations aux milieux ouverts ou secs. A partir de souches pantropicales du Crétacé, ces familles auraient subi de fortes régressions pendant les périodes sèches du Tertiaire en Afrique. Au Quaternaire, les phases de transgression et régression de la forêt auraient permis aux espèces zoochores de reconquérir les sous-bois alors que les petites espèces dont les graines sont dispersées par les gouttes de pluie sur les supports inclinés subsisteraient surtout dans les zones refuges.

Mots-clés : Araceae, Arecaceae, Begoniaceae, Gesneriaceae, Melastomataceae, Piperaceae, Urticaceae, Disjonctions floristiques, Evolution, Ecomorphologie, Modifications climatiques, Modes de croissance, Plantes de sous-bois, Afrique tropicale.

Abstract: With the exception of the Rubiaceae and the Acanthaceae, the large tropical rain-forest understory families (Araceae, Arecaceae, Begoniaceae, Gesneriaceae, Melastomataceae, Piperaceae, Urticaceae) are poorly represented in Africa. All these families are much diversified in tropical America and Asia. An analysis of the biological and ecomorphological spectrum points out the peculiarities of the rare African species. These exceptional characters concern mainly the adaptation to high-light and/or dry environments. Dating from a Cretaceous pantropical stock, these families have undergone heavy regressions during the dry Tertiary periods in Africa. In the Quaternary period, the transgressions and regressions of the tropical rain forest have drawn along the zoochorous species whereas the small species with dusty seeds dispersed by rain drops have persisted only in permanently humid refuges.

Keywords: Araceae, Arecaceae, Begoniaceae, Gesneriaceae, Melastomataceae, Piperaceae, Urticaceae, Floristic disjunctions, Evolution, Ecomorphology, Climatic changes, Growth habits, Understory plants, Tropical Africa.

Introduction

SCHNELL (1970) souligne qu'en dehors de quelques genres austraux, n'irradiant d'ailleurs que faiblement en zone tropicale (*Dacrydium*, *Gaultheria*, *Nertera*, *Oreobolus...*), les affinités floristiques entre Amérique et Asie tropicales sont beaucoup moins marquées que les affinités entre Amérique et Afrique d'une part (origine gondwanienne) et Afrique et Asie d'autre part (migrations *via* l'Arabie lors de périodes humides). Pourtant AUBREVILLE (1955, 1975) montre une disjonction africaine pour des familles ligneuses arborescentes telles que Lauraceae, Myrtaceae, Ternstroemiaceae, Magnoliaceae, Winteraceae, Hamamelidaceae, auxquelles on peut ajouter les Chloranthaceae ; mais, là encore, ces familles sont peu thermophiles (en dehors de nombreuses Myrtaceae) et constituent souvent des groupements de transition entre flore tempérée et flore tropicale.

Pour les forêts tropicales humides, les affinités entre Amérique et Asie semblent avoir encore été rarement mises en évidence. Pourtant, si l'on considère le cortège floristique du sous-bois, l'Amérique et l'Asie présentent de grandes similitudes alors que l'Afrique présente une profonde originalité, souvent marquée par des absences. En dehors des Rubiaceae et des Acanthaceae, les grandes familles caractéristiques des sous-bois américains et asiatiques, et renfermant plus de 1 000 espèces, restent très faiblement représentées en Afrique : Araceae, Arecaceae, Begoniaceae, Gesneriaceae, Melastomataceae, Piperaceae, Urticaceae.

Estimation du nombre d'espèces par continent pour les grandes familles hygrophiles de sous-bois

Principales sources : AIRY SHAW (1973), HUTCHINSON et DALZIEL (1954-1972), VERDCOURT (1976), CROAT (1979), SMITH *et al.* (1986), UHL et DRANSFIELD (1987), RENNER (1989), MABBERLEY (1990), BOGNER et NICOLSON (1991).

Les sous-bois africains sont floristiquement et physionomiquement marqués par l'abondance des Balsaminaceae (*Impatiens*), Commelinaceae (*Palisota* et des petits genres tels *Forrestia*, *Bufforestia*, *Coleotrype*, *Polyspatha*), Cyperaceae (*Mapania*, *Hypolytrum*), Dracaenaceae (*Dracaena*), Moraceae (*Dorstenia*), Poaceae (*Leptaspis*, *Guaduella*, *Atractocarpa*, *Maltebrunia*), Zingiberaceae (*Aframomum*, *Reinealmia*), Marantaceae (*Marantochloa*, *Ataenidia*, *Sarcophrynum...*) et les Rubiaceae omniprésentes et extrêmement diversifiées. Mais, globalement, le nombre d'espèces de plantes herbacées et arbustives des sous-bois est nettement plus faible en Afrique qu'en Asie ou en Amérique, cette pauvreté rappelant celle des épiphytes (MADISON, 1977). Ces grandes familles du sous-bois, bien que renfermant peu d'espèces en Afrique, montrent souvent des particularités écomorphologiques inconnues sur les autres continents, ce qui montre que la diversité biologique ne se résume pas à un simple catalogue d'espèces.

L'analyse du cortège floristique du sous-bois permet de raisonner sur un groupe de plantes écologiquement défini (voir BLANC 1989), fragile en raison des faibles vitesses de croissance et du pouvoir de dispersion souvent très réduit. Ces caractères font des plantes de sous-bois de bons mar-

	<i>Amérique</i>	<i>Afrique</i>	<i>Asie</i>
ARACEAE	1 400	100	900
ARECACEAE	1 100	100	1 400
BEGONIACEAE	600	130	550
GESNERIACEAE	1 000	180	1 000
MELASTOMATACEAE	3 000	200	1 500
PIPERACEAE S.S.	500-1 000	3	500-1 000
URTICACEAE	500	70	400

queurs des changements climatiques à différentes échelles de temps, comme l'ont déjà signalé JACQUES-FÉLIX (1976) pour les *Cinnobotrys* (Melastomataceae) et SOSEF (1991) pour les *Begonia*.

Les données récentes sur l'évolution du climat et des formations végétales en Afrique (voir synthèse par MALEY, sous presse) permettent d'émettre des hypothèses sur les zones de refuges et les modalités de spéciation pour certains de ces groupes, tant en ce qui concerne le nombre d'espèces, que l'acquisition de nouveaux caractères morphologiques ou encore l'occupation de nouveaux milieux. Les principales familles marquées par une disjonction africaine dans le nombre d'espèces vont être discutées quant à leurs particularités écomorphologiques. Madagascar, dont l'originalité de la flore et la complexité des affinités floristiques rendent les comparaisons difficiles, ne sera que rarement considéré (voir THOMASSON, 1994).

Araceae

Cette famille, déjà étudiée par l'auteur quant aux modes de croissance (BLANC, 1978, 1986), retiendra particulièrement l'attention. Sur les 2 500 à 3 000 espèces que renferme la famille, une centaine seulement peuple l'Afrique. Biologiquement, elles sont très différemment représentées dans chacun des trois continents : en Amérique, ce sont surtout des épiphytes (*Anthurium*, *Philodendron*, *Stenospermation*) et des lianes (*Philodendron*, *Monstera*, *Rhodospatha*, *Syngonium*...); les plantes terrestres et aquatiques sont rares en espèces et en individus, et ne marquent le paysage forestier que dans les bas-fonds (*Dieffenbachia*, *Xanthosoma*); des herbes terrestres tubérisées se rencontrent surtout dans les forêts subtropicales et tempérées chaudes du Sud des Andes et du Brésil sous forme de quelques genres pauci-spécifiques (*Spathicarpa*, *Asterostigma*, *Taccarum*...).

En Asie, les épiphytes sont quasiment inexistantes, les lianes sont bien représentées (*Rhaphidophora*, *Epipremnum*, *Scindapsus*, *Pothos*...) et les herbes terrestres sont très nombreuses (*Homalomena*, *Schismatoglottis*, *Alocasia*, *Aglaonema*, *Amorphophallus*...), de même que les aquatiques (*Cryptocoryne*, *Lagenandra*) et les rhéophytes saxicoles (*Piptospatha* et genres proches).

Par ailleurs, les genres sont équilibrés en nombre d'espèces en Asie alors que seulement deux genres renferment plus des deux tiers des espèces en Amérique : *Anthurium* avec environ 700 espèces et *Philodendron* avec environ 350 espèces (CROAT, 1979).

Mais, alors que les Araceae sont essentiellement forestières en Amérique et en Asie, elles sont beaucoup plus diversifiées dans leurs habitats en Afrique : les espèces forestières sont des lianes (*Culcasia*, *Cercestis*), des herbes terrestres de milieux humides (*Nephtytis*, *Anchomanes*, *Stylochaeton*) et des rhéophytes saxicoles (*Anubias*), ce spectre biologique évoquant, en réduction, davantage celui de l'Asie que celui de l'Amérique. Mais c'est dans les forêts claires, les savanes et sur les berges des rivières en milieu ouvert que les Araceae expriment des caractères écomorphologiques tout à fait exceptionnels pour la famille :

- feuille pennée (*Zamioculcas zamiifolia*) avec bouturage naturel des folioles succulentes qui assurent une efficace multiplication végétative ;
- feuille pluripennée en trois dimensions, les ensembles de folioles disposés autour du rachis évoquant un arbre à étages (*Gonatopus boivinii*) ;
- réseaux d'épais rhizomes ramifiés (*Gonatopus rhizomatosus*) ;
- port arbustif buissonnant, dressé, autoportant et ramifié (*Culcasia saxatilis*) ;
- floraison colorée attractive (*Zantedeschia* sp.pl.) ;
- géocarpie, la base de l'inflorescence restant sous la surface du sol (*Stylochaeton hypogaeus*, *S. lancifolius*).

Chez certaines espèces forestières, d'autres caractères exceptionnels pour la famille sont apparus :

- floraison sur tiges lianescentes à feuilles appliquées aux supports, évoquant un phénomène de néoténie (*Culcasia rotundifolia*), (BOGNER, 1980) ;
- haut degré de ramification de tiges traçantes entraînant un recouvrement continu des rochers de ruisseaux à courant vif (*Anubias* sp.pl.) ;
- croissance monopodiale par alternance régulière d'une cataphylle et d'une feuille assimilatrice le long de la tige, évoquant la croissance sympodiale des *Philodendron* américains (genre indéterminé du Sud du Cameroun, P.B 91-249) ;

- glandes foliaires et canaux sécréteurs diversifiés, particulièrement en structures linéaires (*Rhektophyllum camerunense*, *Culcasia* sp.pl.).

Malgré leur faible nombre d'espèces, les Araceae africaines présentent donc des caractères originaux remarquables et elles sont par ailleurs réparties dans toutes les grandes sous-familles tropicales, *sensu* BOGNER et NICOLSON (1991) : Monsteroideae, Philodendroideae, Lasioideae, Colocasioideae, Aroideae. Tous ces faits plaident pour une origine ancienne de cette famille en Afrique et pour sa longue évolution en forêt tropicale humide, mais aussi dans les formations végétales plus ouvertes, comme les forêts caducifoliées, les berges de rivières et les savanes ; les Araceae de ces derniers milieux présentent de faibles diversités spécifiques et écomorphologiques en Amérique et en Asie.

Areceaceae

Globalement, la répartition des palmiers est comparable à celle des Araceae ; les trois quarts des espèces sont forestières (MOORE, 1973 ; DRANSFIELD, 1978). A nouveau, les types biologiques sont différemment représentés entre Asie et Amérique bien que le nombre d'espèces diffère peu.

En Amérique dominant les espèces de sous-bois (*Bactris*, *Astrocaryum*, *Geonoma*, *Chamaedorea*...) ainsi que les espèces à stipe développé pouvant parfois atteindre la canopée (groupe *Attalea*, *Euterpe*, *Wettinia*...) ; les palmiers sont par ailleurs bien diversifiés dans les formations sèches et les zones marécageuses en milieu ouvert (*Sabal*, *Thrinax*, *Copernicia*...).

En Asie, les palmiers lianescents (rotins) regroupent environ la moitié des espèces (DRANSFIELD, 1979), avec les genres *Calamus*, *Daemonorops*, *Korthalsia*... ; les grands palmiers à stipe développé sont rares (*Orania*, *Livistona*...) alors que les petites espèces de sous-bois sont fréquentes et nombreuses (*Pinanga*, *Licuala*, *Salacca*...) sans toutefois marquer le paysage comme dans certains sous-bois d'Amazonie occidentale.

En Afrique, les petits palmiers du sous-bois sont quasiment absents puisque seuls *Podococcus barteri* se rencontre sur sol drainé et *Sclerosperma mannii* dans les bas-fonds et sur les berges des ruisseaux ; quelques *Raphia* sont forestiers en milieu marécageux à l'exception de *R. regalis* qui pousse sur les pentes. Les rotins sont les palmiers les mieux diversifiés dans les forêts africaines bien qu'ils ne possèdent qu'une vingtaine d'espèces (dans les genres *Eremospatha*, *Laccosperma*, *Oncocalmus* ; ils sont surtout fréquents dans les forêts perturbées sur sol marécageux. C'est dans les milieux ouverts secs ou marécageux que les palmiers sont bien diversifiés d'un point de vue générique en Afrique (*Raphia*, *Hyphaene*, *Borassus*, *Phoenix*, *Medemia*, *Livistona* ; d'après ZEVEN (1964) le palmier à huile (*Elaeis guineensis*) serait originaire des bords des grandes rivières ou de lisières en contact forêt-savane. Par ailleurs, les zones subtropicales et méditerranéennes abritent plusieurs genres (*Chamaerops*, *Phoenix*, *Jubaeopsis*).

Ainsi, contrairement à ce qui s'observe pour la tendance générale de la famille, les genres de palmiers sont plus diversifiés dans les milieux ouverts en Afrique que dans les forêts. En dehors de la dichotomie aérienne sur stipes bien développés (*Hyphaene* sp.pl.), les palmiers africains semblent présenter peu de caractères écomorphologiques très originaux contrairement aux Araceae.

Begoniaceae

A nouveau, les types écomorphologiques des Begoniaceae sont différents selon les continents. En Amérique, les *Begonia* sont surtout abondants, en espèces et en individus, dans les sous-bois clairs de forêts sur pentes et dans les lisières forestières. Certaines grandes espèces sont même des plantes pionnières comme *B. parviflora* dans les Andes, qui évoque un *Cecropia*. Les espèces cespitueuses bambusifformes sont abondantes de même que les lianes herbacées. Sur les rochers poussent de nombreuses espèces acaules à feuilles disposées en rosette. C'est typiquement un genre à répartition péri-amazonienne avec de fortes concentrations en espèces dans les montagnes d'Amérique centrale, dans les Andes et dans la forêt atlantique du Brésil ; la Guyane, par exemple, ne renferme que quatre espèces. La rareté des *Begonia* en Amazonie est à mettre en relation avec l'absence de mécanismes de dispersion des graines à grande distance et la nécessité de supports inclinés en milieux hyper-humides pour permettre aux minuscules plantules de s'établir (BLANC, 1989), ainsi qu'avec les multiples fluctuations climatiques du Quaternaire.

En Asie du Sud-Est, du fait de l'interpénétration des plaines et des montagnes, les *Begonia* occupent aussi bien les zones de basse altitude, principalement sur les substrats rocheux, que les moyennes montagnes. Les petites espèces saxicoles sciaphiles sont les plus nombreuses mais les rochers calcaires, fréquents en Asie du Sud-Est, abritent également de nombreuses espèces plus héliophiles et à repos saisonnier marqué, les plantes étant défeuillées en saison sèche et persistant sous forme de microtubercule (BLANC, 1992).

L'originalité de l'Afrique pour le genre *Begonia* est surtout marquée par l'abondance des espèces épiphytes (groupes de *B. polygonoides*, *B. poculifera*, *B. squamulosa*...), ce type biologique étant quasiment absent sur les autres continents, les quelques espèces épiphytes d'Amérique ne présentant pas de caractères morphologiques particuliers liés à l'épiphytisme. En revanche, certaines espèces africaines comme *B. poculifera* ont une fine tige ligneuse, (alors que la plupart des *Begonia* ont une tige gorgée d'eau sensible à la dessiccation), des feuilles succulentes très coriaces rougissant avant de tomber, l'ensemble de la plante formant des guirlandes pendantes sur 2 à 3 mètres de long qui rappellent étonnamment des Ericaceae épiphytes américaines des genres *Cavendishia* et *Satyria*. Les autres particularités écomorphologiques des *Begonia* en Afrique concernent l'individualisation d'espèces à « caudex », c'est-à-dire à tige fortement tubérisée au-dessus du sol ; ces espèces (groupe de *B. partita*) évoquent des bonzaïs naturels à petites feuilles et colonisent des rochers éclairés dans la zone tropicale de l'Afrique du Sud. Les fleurs jaune intense caractérisent de nombreuses espèces africaines, cette couleur semblant absente sur les autres continents. De même, les baies ovoïdes ou subsphériques rose vif ou rouge, dispersées par les oiseaux, sont une caractéristique de nombreux *Begonia* africains, le fruit typique des *Begonia* étant habituellement une capsule ailée dont les minuscules graines sont transportées par le vent, les éclaboussures des gouttes de pluie ou encore les pattes d'animaux. D'un point de vue morphologique, les graines des *Begonia* africains sont les plus diversifiées (DE LANGE et BOUMAN, 1991). Ainsi, comme les Araceae, les *Begonia* africains présentent tout un cortège de singularités.

Gesneriaceae

Les espèces africaines appartiennent toutes à la sous-famille des Cyrtandroideae qui n'est représentée qu'en Asie et en Afrique, l'autre sous-famille, les Gesnerioïdeae, étant américaine, quelques petits genres austraux pouvant y être rattachés. Cette séparation systématique se calquant sur la géographie ne se retrouve pas dans les autres familles considérées ici.

En Amérique, les épiphytes sont très nombreuses et représentent à peu près la moitié des espèces de la famille (MADISON, 1977 : *Codonanthe*, *Columnea*, *Drymonia*, *Nematanthus*...). Les herbes terrestres sont souvent assez grandes avec une tige développée décombante (*Alloplectus*, *Nautilocalyx*, *Episcia*, *Achimenes*, *Gasteranthus*, *Cremosperma*...). Les arbustes se retrouvent surtout sur les bords de ruisseaux forestiers (*Besleria*) et les escarpements en moyenne montagne (*Gesneria*). Les espèces saxicoles ont fréquemment une base tubérisée et colonisent surtout les rochers exposés à la lumière en milieux forestiers très humides (*Sinningia*, *Rechteineria*...).

En Asie, les épiphytes sont plus rares (*Aeschynanthus*, *Agalmyla*) de même que les herbes terrestres (quelques *Didymocarpus* et *Cyrtandra*). Les arbustes sont fréquents, surtout sur les bords des ruisseaux (*Cyrtandra*). En revanche, les espèces saxicoles sont très abondantes et diversifiées surtout en sous-bois, souvent sous forme de plantes petites à tige ligneuse non tubérisée (*Didymocarpus*, *Didissandra*, *Loxocarpus*, et nombreux genres pauci-spécifiques) ou sous forme de plantes réduites à une seule feuille (*Monophyllaea*).

Ces spectres biologiques américains et asiatiques rappellent ceux déjà évoqués pour les Araceae et reflètent l'abondance des épiphytes en Amérique et l'abondance des petites espèces terrestres ou saxicoles en Asie.

En Afrique, deux genres seulement sont importants, *Saintpaulia* et *Streptocarpus*, ce dernier étant également très bien représenté à Madagascar. Les espèces sont saxicoles et sciaphiles, et caractérisent surtout les sous-bois de moyenne montagne, en Afrique de l'Est. C'est dans le genre *Streptocarpus* que l'anisocotylie, suivie du développement d'un unique cotylédon à croissance indéfinie pour tout appareil végétatif, est le mieux exprimé dans la famille.

Melastomataceae

Cette famille est très bien représentée en Amérique tropicale où le genre *Miconia* regroupe à lui seul un millier d'espèces. Les Melastomataceae sont présentes dans tous les milieux et sous les formes biologiques les plus variées à l'exception des grands arbres. Les arbustes et herbes de lisières de forêts basses, de milieux perturbés et de savanes, sont très fréquents et se retrouvent dans de nombreux genres. Les héli-épiphytes se rencontrent chez les *Blakea* et les lianes chez les *Topobea*. Les herbes de sous-bois sont peu nombreuses et essentiellement réparties dans les genres pauci-spécifiques de la tribu des Bertoloniae (*Bertolonia*, *Macrocentrum*, *Monolena*, *Triolena*...) ; elles sont surtout saxicoles, comme pour les autres familles à petites graines (Gesneriaceae et Begoniaceae) et leur répartition est également péri-amazonienne, pour la majeure partie des espèces.

En Asie, les Melastomataceae sont surtout présentes en sous-bois, sous forme de petits arbres (*Memecylon*), de lianes (*Dissochaeta*, *Macrolenes*), d'arbustes (*Melastoma*, *Allomorpha*, *Astronia*...), de buissons épiphytes (*Medinilla* avec plus de 400 espèces), ainsi que d'herbes et sous-arbrisseaux terrestres et saxicoles, dans la tribu des Sonerileae (*Sonerila* avec près de 200 espèces, *Phyllagathis*). Les arbustes de milieux ouverts et perturbés se retrouvent surtout dans le genre *Melastoma*. Bien qu'étant essentiellement forestières, on retrouve donc pour les Melastomataceae la tendance déjà observée pour les Begoniaceae, à savoir une grande diversification d'espèces relativement héliophiles en Amérique alors que la plupart des espèces d'Asie sont sciaphiles. Comme dans le cas des Araceae et des Gesneriaceae, les petites Melastomataceae de sous-bois terrestres ou saxicoles sont plus nombreuses en espèces et marquent davantage le paysage en Asie qu'en Amérique.

En Afrique, les Melastomataceae sont surtout présentes dans les milieux ouverts ou perturbés, en lisière forestière, dans les zones marécageuses, dans les milieux rocheux de moyenne montagne. Les genres principaux sont *Osbeckia*, *Tristemma* et, surtout, *Dissotis* qui renferme plus d'une centaine d'espèces. En forêt, à côté des *Memecylon*, ce sont surtout les Sonerilae qui sont présentes, notamment avec les genres *Calvoa*, *Amphiblemma* et *Cinnobotrys*. Ce sont des espèces herbacées saxicoles qui évoquent les *Sonerila* asiatiques. L'excellent travail de JACQUES-FÉLIX (1976) sur les *Cinnobotrys*, permet de mettre en évidence des types écomorphologiques tout à fait exceptionnels pour la famille : tubercules en chapelets successifs séparés par des zones caulinaires étroites évoquant de nombreuses Zingiberaceae (*C. letouzei*), bulbilles caulinaires permettant une multiplication végétative (*C. oreophila*, *C. speciosa*), ensemble caulinaire pérenne constitué d'une base tubérisée d'où part une tige ligneuse dressée (*C. felicis*), monophyllie (ou haplophyllie) marquée, une seule feuille étant saisonnièrement formée par le tubercule (*C. acaulis*, *C. letouzei*). Le nombre réduit des espèces (6), les particularités morphologiques, l'endémisme marqué de la plupart des espèces, et la vaste répartition du genre dans toute la bande équatoriale africaine, plaident pour une origine ancienne du genre qui a évolué en milieu forestier, et dont il ne subsiste plus que quelques espèces relictuelles disjointes. A Madagascar, les Sonerilae de sous-bois sont très bien diversifiées puisque le seul genre *Gravesia* renferme plus de 100 espèces.

Piperaceae sensu stricto (Piper et genres affines)

Les deux principaux genres de Piperaceae *sensu lato* sont considérés séparément, de nombreux auteurs les classant souvent dans deux familles différentes : Piperaceae (*Piper* et genres affines) et Peperomiaceae (*Peperomia*). Ce dernier genre comporte un millier d'espèces essentiellement réparties dans les régions montagneuses d'Amérique (distribution péri-amazonienne) ; bien que ce soient surtout des épiphytes et des saxicoles forestières, de nombreuses espèces se sont différenciées dans les milieux ouverts d'altitude, la succulence foliaire marquée permettant une adaptation à la sécheresse.

Les *Piper* américains sont essentiellement des arbustes de sous-bois répartis aussi bien en Amazonie centrale que dans des forêts de moyenne montagne péri-amazoniennes. Les espèces pionnières (*P. auritum*, *P. aduncum*...) ou de lisière forestière (*P. hostmannianum*, *P. marginatum*, *P. hispidum*, *P. dilatatum*...) représentent probablement moins de 10 % des espèces du genre. Les lianes sont rares mais néanmoins plus nombreuses que ne le laisse supposer le récent travail de

TEBBS (1989) qui ne compte que 8 espèces pour toute l'Amérique (les cinq espèces observées en Guyane française sont ainsi oubliées). Les arbustes sont physiologiquement très diversifiés, et leur appareil végétatif est parfois réduit à un stade quasiment herbacé (*P. consanguineum*, *P. humistratum*). Les *Piper* américains et les petits genres satellites comme *Trianaepiper* et *Sarcorrhachis* présentent, sous des allures globalement homogènes, une grande diversité des modes de croissance (BLANC et ANDRAOS, 1983).

En Asie, les *Piper* restent encore plus mal connus qu'en Amérique du fait que la plupart des espèces (probablement environ les deux tiers) sont des lianes dioïques, un seul sexe étant souvent récolté. Ces lianes possèdent une tige principale fixée aux troncs d'arbres par des racines adventives et des tiges latérales florifères détachées du support. Les arbustes sont donc plus rares qu'en Amérique et ne marquent pas le paysage des sous-bois. Les espèces pionnières et de lisière sont quasiment inexistantes.

En Afrique, en dehors de *Lepianthes umbellata* qui est pantropical, le genre *Piper* ne compte que deux espèces : un arbuste (*P. capense*) et une liane (*P. guineense*). Cette dernière espèce est cependant très variable ; elle est dioïque, produit des drupes rouges et se rapproche ainsi des groupes asiatiques.

Urticaceae

Les Urticaceae sont dominées par deux genres : *Pilea* et *Elatostema* qui représentent les trois quarts des espèces. *Pilea* est essentiellement américain et présente une distribution péri-amazonienne de moyenne montagne (sur près de 400 espèces américaines, 4 seulement se rencontrent en Guyane française). Comme les *Elatostema*, centrés sur l'Asie, les *Pilea* sont surtout saxicoles, en sous-bois humides.

En Afrique, les Urticaceae sont peu nombreuses mais appartiennent à une douzaine de genres répartis dans les différentes tribus. Comme en Amérique et en Asie, les petites espèces herbacées (*Pilea*, *Elatostema*) sont surtout des plantes de sous-bois montagnards hyper-humides. Dans les forêts de basse altitude, le genre *Urera* a différencié surtout des espèces lianescentes.

Discussion

Avant d'émettre des hypothèses pour tenter d'expliquer la discrétion de ces familles de sous-bois en Afrique, une comparaison entre les trois continents, prenant en compte l'écomorphologie, doit être abordée.

Ce sont les groupes les plus fragiles qui retiendront l'attention. En sous-bois, où la vitesse de croissance est faible, il apparaît qu'une plante est d'autant plus fragile qu'elle est petite. En effet, contrairement à ce que l'on peut observer en milieux ouverts où l'énergie lumineuse est élevée, les plantes de sous-bois ont un système racinaire peu développé (BLANC, 1989). Les périodes sèches seront donc d'autant plus traumatisantes que les plantes sont petites, possèdent peu de racines et vivent sur des supports non recouverts de sol. Les petites espèces saxicoles, poussant sur les faces inclinées des rochers, peuvent donc être considérées comme les plus fragiles. C'est dans ces groupes de petites plantes saxicoles que l'on rencontre les spécialisations morphologiques et physiologiques les plus importantes : plantes dont la forme globale est un ovale incliné, monophyllie (plante réduite à une seule feuille), anisophyllie partielle ou totale dans des groupes où les feuilles opposées sont habituellement égales, plagiotropie dans des genres marqués par l'orthotropie, base de la plante tubérisée, tiges ou plantes entières monocarpiques, alternance de zones caulinaires à entre-nœuds longs et de zones à entre-nœuds sub-nuls, croissance intermittente par émission simultanée de tout un ensemble de feuilles, ce dernier phénomène étant exceptionnel chez les plantes de sous-bois (BLANC, 1989, 1992). Par ailleurs, ces petites espèces saxicoles produisent, en règle très générale, de petits fruits capsulaires (essentiellement des pyxides de 3 à 5 mm de diamètre) dont les nombreuses petites graines sont dispersées par les gouttes de pluie, par le vent (pour les individus poussant dans des sites exposés) et, probablement de façon accidentelle, par épizoochorie (sur

les pattes d'oiseaux et de mammifères). L'autochorie à faible distance reste probablement le mécanisme essentiel de dispersion car la plupart de ces espèces présentent un haut degré d'endémisme, ce qui témoigne d'une évolution sur place par dérive génétique.

Tous ces faits permettent d'émettre l'hypothèse que, pour une région donnée, plus ces petites espèces saxicoles sont nombreuses en individus et en espèces, avec une large répartition taxonomique (générique et familiale), plus cette région est soumise à un climat humide depuis une longue période, sans intervention de périodes sèches suffisamment traumatisantes pour éliminer ces plantes. En fonction de la répartition taxonomique et géographique, plusieurs échelles de temps seraient alors à considérer : trois cas peuvent être dégagés, chacun d'entre eux correspondant à l'un des trois ensembles phytogéographiques considérés.

1) Ces groupes sont très diversifiés d'un point de vue taxonomique et écomorphologique, comme c'est le cas en Asie du Sud-Est avec de nombreux genres appartenant aux familles précédemment discutées ainsi qu'aux Rubiaceae (*Argostemma* avec plus de 100 espèces, *Ophiorrhiza*), Acanthaceae (des *Justicia*, des *Eranthemum*), Pentaphragmataceae (*Pentaphragma*), Stemonaceae (*Pentastemona*), Zingiberaceae (*Camptandra*, des *Boesenbergia*, des *Globba*), Orchidaceae (des *Malaxis*, *Cryptostylis*, des *Paphiopedilum*). Une telle diversification plaide pour une période humide persistant depuis longtemps (probablement plusieurs millions d'années), au moins dans toute une série de sites suffisamment proches les uns des autres pour permettre aux plantes de recoloniser les zones d'où elles auraient disparu pendant les périodes sèches.

2) Ces groupes sont peu diversifiés d'un point de vue écomorphologique et taxonomique (niveaux générique et familial) mais on assiste à une explosion d'espèces et d'individus dans quelques genres, comme c'est le cas dans les Andes de moyenne altitude ; trois genres renferment ainsi chacun plusieurs centaines d'espèces dans les Andes : *Begonia* (Begoniaceae), *Pilea* (Urticaceae) et *Peperomia* (Peperomiaceae). Pour ce dernier genre, comme pour *Pilea*, les diaspores sont de petits achènes adhésifs. En dehors de ces groupes, peu de petites plantes saxicoles se sont diversifiées dans les autres familles à l'exception de quelques Melastomataceae, Gesneriaceae et Bromeliaceae. Parmi les Rubiaceae, l'équivalent des *Argostemma* asiatiques ne semble pas exister, même dans la tribu des Hameliae qui en serait le vicariant américain (BREMER, 1987). Globalement, toutes ces plantes montrent moins de spécialisations (formes, monophyllie, anisophyllie, etc.) que celles observées chez les espèces asiatiques, et ceci même pour les trois grands genres : *Begonia*, *Pilea* et *Peperomia*. Cette prédominance de quelques genres présentant une explosion d'espèces peu spécialisées plaide pour l'existence d'un milieu très favorable mais existant depuis une période relativement récente. Des groupes très spécialisés d'un point de vue écomorphologique n'auraient pas encore eu le temps de se mettre en place. On peut émettre l'hypothèse que dans le futur les autres familles actuellement discrètes sur ces rochers humides de sous-bois (Melastomataceae, Rubiaceae, Gesneriaceae, Araceae) pourraient se diversifier dans ces milieux aux côtés des trois grands genres ; ces derniers pourraient alors être amenés à régresser et on se retrouverait dans une situation plus équilibrée, avec diversification de nombreux genres comme en Asie du Sud-Est. La situation actuelle serait alors à relier à la jeunesse des Andes qui sont toujours en pleine surrection (BENJAMIN *et al*, 1987) ; ce phénomène initié il y a 10 à 15 millions d'années se serait accéléré depuis 3 millions d'années, créant ainsi de nouveaux biotopes où se serait effectuée la spéciation dans les *Pilea*, *Begonia* et *Peperomia*.

La pauvreté du bassin amazonien dans ces groupes de petites plantes fragiles à faible pouvoir de dispersion doit être reliée à la rareté des supports inclinés humides en permanence et aux multiples fluctuations de l'étendue forestière depuis le Quaternaire. Les refuges, au sens de PRANCE (1982), n'auraient pas été suffisamment humides et stables à long terme pour permettre à ces groupes de subsister. D'autres cas de distribution péri-amazonienne ont été discutés (voir, entre autres, GENTRY, 1982 et de GRANVILLE, 1992). En revanche, les groupes renfermant des espèces plus robustes (grandes herbes et arbustes) dont les baies sont dispersées par les animaux (surtout oiseaux et chauve-souris) et dont les « grosses » graines (supérieures à 2 ou 3 mm) germent sur le sol forestier, sont bien représentées en Amazonie : Palmiers, Araceae, Piperaceae, Rubiaceae, pour ne citer que des grandes familles.

3) Ces groupes fragiles sont diversifiés d'un point de vue écomorphologique mais les espèces sont peu nombreuses et présentent souvent des aires de répartition disjointes. C'est le cas en Afrique tropicale, notamment pour les Begoniaceae, les Gesneriaceae et les Melastomataceae (cf. *supra*). Ces faits plaident pour une diversification et une abondance autrefois plus marquées. Les espèces actuelles seraient alors relictuelles et témoigneraient de longues périodes passées humides pendant lesquelles ces groupes se seraient spécialisés. Le climat actuel, également humide et favorable à ces espèces fragiles, aurait été précédé de climats secs pendant lesquels ces groupes auraient subi de fortes régressions et n'auraient persisté que dans des sites refuges (montagnes, abords de cascades,...). La présence actuelle de ces plantes en basse altitude, dans des zones environnées de montagnes, comme c'est le cas au Cameroun, au Congo et au Gabon, laisse supposer que la période humide actuelle a été suffisamment longue pour permettre à ces espèces à faible pouvoir de dispersion de recoloniser les forêts de basse altitude.

D'une façon plus générale, se pose le problème de l'interprétation de la disjonction africaine, par rapport à l'Asie et l'Amérique, pour les plus grandes familles du sous-bois, à l'exception des Rubiaceae qui sont représentées par 1 500 à 2 000 espèces en Afrique sur environ 10 000 espèces que renferme la famille (voir, entre autres, HEPPER et KEAY, 1963, pour l'Afrique de l'Ouest et VERDCOURT, 1976, pour l'Afrique de l'Est). La présence, voire l'abondance d'autres familles moins grandes dans les sous-bois africains doit aussi être discutée. Certaines de ces familles, comme les Acanthaceae et les Commelinaceae semblent être représentées de façon comparable dans les trois continents. En revanche, les Balsaminaceae (*Impatiens*) et les Dracaenaceae (*Dracaena*) marquent les sous-bois d'Asie et d'Afrique alors que les Marantaceae (nombreux genres) les Moraceae (*Dorstenia*) et des Oxalidaceae (*Biophytum*) marquent ceux d'Amérique et d'Afrique.

Pour toutes ces familles, on remarque également, en Afrique, une grande diversification dans les milieux plus ou moins ouverts : forêts claires, savanes, zones sub-désertiques, berges des grands fleuves. Comme on l'a vu, cette diversification va de pair avec des caractères écomorphologiques xériques inhabituels dans ces familles ; c'est également le cas pour les Rubiaceae et Acanthaceae, très riches dans les milieux secs d'Afrique. Par ailleurs, les *Dracaena* ne sont qu'artificiellement séparés des *Sansevieria* (BOS, 1984) qui sont caractéristiques des milieux secs. Les *Dorstenia* et *Biophytum* ont également différencié de nombreuses espèces en milieux ouverts.

DIVERSIFICATION ET RÉGRESSION DES FLORES DE SOUS-BOIS EN AFRIQUE, ET CHANGEMENTS CLIMATIQUES

Vue la distribution pantropicale de toutes ces familles (et surtout des sous-familles, parfois même des genres comme *Begonia*, *Pilea*, *Peperomia*, *Piper*) qui sont essentiellement diversifiées dans les sous-bois de forêts denses humides sempervirentes, leur origine est probablement ancienne et précéderait la fin de la séparation Afrique-Amérique du Sud. Ces groupes auraient donc existé au Crétacé, avant l'Albien (100 millions d'années).

En effet, pour ces plantes de sous-bois, les transports à longue distance semblent peu probables, comme en témoigne la répartition souvent limitée de la plupart de ces espèces. Ainsi, l'endémisme des espèces s'oppose au caractère pantropical des taxons de rang plus élevé (genre, sous-famille, famille). Ces groupes forestiers présentant toute une gamme de caractères écomorphologiques liés au sous-bois (voir BLANC, 1989, 1992), il semble raisonnable d'admettre une origine forestière à ces groupes. L'absence très générale de pollens et d'autres restes fossiles est d'ailleurs caractéristique des plantes de sous-bois, peu lignifiées et produisant peu de pollen, souvent agglutiné et non transporté par le vent. Il convient d'ailleurs de se méfier de l'abondance de certains pollens : si les *Piper* sont pour environ 90 % des arbustes et des lianes de sous-bois (cf. *supra*), des pluies de pollens fossilisés de *Piper* peuvent indiquer un milieu ouvert, correspondant à des lisières forestières (ABSY *et al.* 1991) car les quelques espèces pionnières de lisière comme *P. aduncum* forment des peuplements denses qui produisent d'énormes quantités de pollen dispersé par le vent, contrairement aux petits *Piper* de sous-bois. Il peut en être de même pour les Palmiers dont les peuplements de *Borassus* en savane ou les inflorescences contenant des millions de fleurs chez les *Corypha* produisent probablement beaucoup plus de pollen que les nombreuses espèces de sous-bois à sexualité plus discrète ; l'abondance des pollens de palmiers à certaines époques (MOORE, 1973 ; SALARD-CHEBOLDAEF, 1981) n'est donc pas nécessairement indicatrice de forêt humide. Comme on le voit, les quelques

cas de fossilisation de pollens dans ces familles ne permettent pas de se faire une idée sur l'abondance et la diversité de ces groupes en forêt. Les interprétations peuvent alors être basées sur des données phytogéographiques et écomorphologiques.

Première période

Le fonds floristique du sous-bois, commun aux trois continents et remontant probablement au moins jusqu'à l'Albien, aurait persisté et se serait diversifié en forêts. Le bloc Afrique-Amérique du Sud ayant un climat continental chaud et sec en son centre (GUIRAUD et MAURIN, 1991), les forêts denses auraient été surtout périphériques puis se seraient développées le long de l'ouverture de l'Atlantique (voir synthèse de MALEY, sous presse). Cette période, pendant laquelle les groupes seraient restés forestiers, peut s'être poursuivie jusqu'au Miocène moyen (10 à 15 MA) où le climat plus sec aurait entraîné une mosaïque forêt-savane (BOUREAU *et al.* 1983 ; VAN ZINDEREN BAKKER et MERCER, 1986 ; HAMILTON, 1991).

Deuxième période

Une phase climatique sèche longue et généralisée en Afrique aurait entraîné une régression générale des flores herbacées et arbustives de sous-bois. Les groupes dont les graines ne peuvent germer que sur le sol forestier en raison de leurs dimensions (plus de 2 à 3 mm de longueur) auraient quasiment disparu des forêts, comme dans le cas des *Piper*, ou fortement régressé comme dans le cas des Araceae et des Palmiers. Dans le cas des *Piper*, on ne peut cependant pas exclure l'hypothèse d'une arrivée récente à partir d'une souche asiatique. Les Araceae auraient été capables pendant cette longue période sèche, de différencier des espèces en forêts claires et en savanes, grâce à de nouvelles structures morphologiques (cf. *supra*). Quant aux plantes à petites graines germant sur supports inclinés ou verticaux dépourvus de litière (Gesneriaceae, Melastomataceae, Begoniaceae et, à un moindre degré, Balsaminaceae et Peperomiaceae), elles auraient trouvé refuge aux abords de cascades ayant persisté dans des zones montagneuses restées humides même pendant les phases sèches. Ainsi, en dehors de certains *Begonia*, la plupart de ces plantes à petites graines auraient poursuivi leur évolution morphologique dans des milieux restant humides pendant une phase climatique sèche.

D'autres groupes auraient également trouvé refuge sur les berges des rivières dans les forêts galeries comme cela a pu être le cas pour des *Dracaena*, des Commelinaceae, des Marantaceae. La diversification de groupes hygrophiles dans des milieux plus ouverts et plus secs aurait débuté pendant la phase sèche du Miocène moyen (10 à 15 MA) puis se serait poursuivie jusqu'au Pliocène (2 MA) (HAMILTON, 1991 ; MALEY, sous presse). C'est pendant cette phase que se serait diversifiée l'ancienne flore sèche africaine évoquée par CHRIST en 1892.

Troisième période

Des phases climatiques sèches et humides alternées de courte durée, auraient entraîné depuis le Quaternaire des régressions et transgressions entre la forêt dense humide et des formations de type forêt claire ou savane (voir SERVANT *et al.*, 1993). Des familles bien adaptées aux milieux ouverts comme les Rubiaceae, Acanthaceae, Dracaenaceae, Commelinaceae, Poaceae, auraient pu différencier des espèces de sous-bois lors des transgressions forestières. Les groupes à faible vitesse de recolonisation comme les Melastomataceae à pyxides, les Gesneriaceae, les Begoniaceae, auraient subi des alternances de phases de spéciation par isolement suivies de phases d'extinction, à partir de refuges comme les collines et montagnes d'Afrique de l'Ouest (Mont Cameroun, Chaillu, monts de Cristal, Mayombe, Nimba, Fouta Djallon). Le cortège actuel de ces petites espèces fragiles n'est probablement qu'un pâle reflet de la spéciation qui s'est effectuée au cours des derniers millions d'années. Quant aux groupes ayant préalablement différencié des espèces en milieux ouverts (Araceae, Palmiers), celles-ci ont probablement suivi les phases de transgression et de régression.

Ainsi, les événements climatiques marqués par de longues périodes de sécheresse en Afrique ont entraîné une régression dans les familles hygrophiles en sous-bois mais aussi, parallèlement, l'apparition de types écomorphologiques profondément originaux.

BIBLIOGRAPHIE

- ABSY M.L., A. CLEEF, M. FOURNIER, L. MARTIN, M. SERVANT, A. SIFFEDINE, M. FERREIRA DA SILVA, F. SOUBIÉS, K. SUGUIO, B. TURCO et T. VAN DER HAMMEN - 1991 - Mise en évidence de quatre phases d'ouverture de la forêt dense dans le Sud-Est de l'Amazonie au cours des 60 000 dernières années. Première comparaison avec d'autres régions tropicales. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 312, sér. 2, 673-678.
- AUBRÉVILLE A. - 1955 - La disjonction africaine dans la flore forestière tropicale. *C. R. Soc. Biogéogr.*, 278, 42-49.
- AUBRÉVILLE A. - 1975 - Essais sur l'origine et l'histoire des flores tropicales africaines. Application de la théorie des origines polytopiques des Angiospermes tropicales. *Adansonia*, 15, 31-56.
- BLANC P. - 1978 - Aspects de la ramification chez les Aracées tropicales. Thèse 3^e cycle, univ. P. et M. Curie, Paris.
- BLANC P. - 1986 - Alternance de cataphylles et de feuilles assimilatrices chez les Araceae. Implications écologiques. *Bull. Mus. nat. hist. nat. Paris*, 132, 263-272.
- BLANC P. - 1989 - Biologie des plantes de sous-bois tropicaux. Thèse d'État, univ. P. et M. Curie, Paris.
- BLANC P. - 1992 - Les formes globales des plantes de sous-bois tropicaux et leur signification écologique. *Rev. Ecol. (Terre vie)*, 47, 3-49.
- BLANC P. et K. ANDRAOS - 1983 - Remarques sur la dynamique de croissance dans le genre *Piper* L. (Piperaceae) et les genres affines. *Bull. Mus. nat. hist. nat. Adansonia*, 5, 259-282.
- BOGNER J. - 1980 - Eine neue *Culcasia* Art aus Gabon. *Miscell. Papers Landbouw. Wageningen*, 19, 57-63.
- BOGNER J. et D.H. NICOLSON - 1991 - A revised classification of Araceae with dichotomous keys. *Willdenowia*, 21, 35-50.
- BOS J.J. - 1984 - *Dracaena* in West Africa. Agricultural Univ. Wageningen.
- BOUREAU E., M. CHEBOLDAEFF-SALARD, J.C. KOENIGUER et P. LOUVET - 1983 - Evolution des flores et de la végétation tertiaires en Afrique, au nord de l'équateur. *Bothalia*, 14, 355-367.
- BREMER B. - 1987 - The sister group of the paleotropical tribe Argostemmatae: a redefined neotropical tribe Hamelieae (Rubiaceae, Rubioideae). *Cladistics*, 3, 35-51.
- CHRIST H. - 1892 - La flore dite « ancienne africaine ». *Arch. Sc. phys. nat. Genève*. 3^e pér. 28, 369-374.
- CROAT T.B. - 1979 - The distribution of Araceae. In : K. Larsen et L.B. Holm-Nielsen (Eds): Tropical Botany. Academic Press, 300-308.
- DE LANGE A. et F. BOUMAN - 1991 - Seed micromorphology of the genus *Begonia* in Africa: Taxonomic and Ecological implications. *Wageningen Agric. Univ. Papers*, 91-4, 1-82.
- DRANSFIELD J. - 1978 - Growth forms of rain forest Palms. In : P.B. Tomlinson et M.H. Zimmermann (Eds) : Tropical Trees as living systems. Cambridge Univ. Press, 247-268.
- DRANSFIELD J. - 1979 - A manual of the Rattans of the Malay Peninsula. Malaysian Forest Records, 29, Forest Dept. Kuala Lumpur.
- GENTRY A.H. - 1982 - Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between central and south America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny ? *Ann. Miss. Bot. Gard.*, 69, 557-593.
- GRANVILLE J.J. de - 1992 - Un cas de distribution particulier : les espèces forestières péri-amazoniennes. *C. R. Soc. Biogéogr.*, 68, 1-33.
- GUIRAUD R. et J.C. MAURIN - 1991 - Le rifting en Afrique au Crétacé inférieur : synthèse structurale, mise en évidence de deux étapes dans la genèse des bassins, relations avec les ouvertures océaniques péri-africaines. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 162, 811-823.
- HAMILTON A.C. - 1991 - History of climate and forests in tropical Africa during the last 8 Million years. *Climatic Change*, 19, 65-78.
- HEPPER F.N. et R.W.J. KEAY - 1963 - Rubiaceae. In : J. Hutchinson et J.M. Dalziel (Eds) : Flora of West Tropical Africa. Millbank, Londres.
- HUTCHINSON J. et J.M. DALZIEL - 1954-1972 - Flora of West Tropical Africa. Second edition. Millbank, Londres.
- JACQUES-FÉLIX H. - 1976 - Le genre *Cinnobotrys* (Mélastomatacées). *Adansonia*, 16, 355-377.
- MADISON M. - 1977 - Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana*, 2, 1-13.
- MALEY J. - 1987 - Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au Quaternaire récent : nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. *Palaeoecology of Africa*, 18, 307-334.
- MALEY J. (sous presse) - The African Rain Forest: principal patterns of vegetation and climate changes from Upper Cretaceous to Quaternary. In : R. Watling, M.D. Swaine et I.J. Alexander (Eds) : West African Forests: studies in the Guineo-Congolian Domain. Royal Soc. Edinburgh.

- MABBERLEY D.J. - 1989-1990 - The plant-book. Cambridge Univ. Press.
- MOORE H.E. Jr. - 1973 - Palms in the Tropical Forest Ecosystems of Africa and South America. In : B.J. Meggers, E.S. Ayensu, W.D. Duckworth (Eds) : Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review. Smithsonian Inst. Press, 63-88.
- FRANCE G.T. - 1982 - A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in the Neotropics. *Ann. Miss. Bot. Gard.*, 69, 594-624.
- RENNER S. - 1989 - A survey of reproductive biology in neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Ann. Miss. Bot. Gard.*, 76, 496-518.
- SALARD-CHEBOLDAEFF M. - 1981 - Palynologie maestrichtienne et tertiaire du Cameroun. Résultats botaniques. *Rev. Palaeobot. Palyn.*, 32, 401-439.
- SCHNELL R. - 1970 - Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux ; 2 volumes. Gauthier-Villars, Paris.
- SERVANT M., J. MALEY, B. TURCO, M.L. ABSY, P. BRENAC, M. FOURNIER et M.P. LEDRU - 1993 - Tropical forest changes during the Late Quaternary in African and South American lowlands. *Global Planetary Change*, 7, 25-40.
- SMITH L.B., D.C. WASSHAUSEN, J. GOLDING et C.E. KAREGEANNES - 1986 - Begoniaceae. Part. I: Illustrated key, Part. II: annotated species list. Smithsonian Inst. Press. Washington.
- SOSEF M.S.M. - 1991 - New species of *Begonia* in Africa and their relevance to the study of glacial rain forest refuges. *Wageningen Agric. Univ. Papers*, 91-4, 117-151.
- TEBBS M. - 1989 - The climbing species of New World *Piper* (Piperaceae). *Willdenowia*, 19, 175-189.
- THOMASSON M. - 1994 - Essai sur l'histoire de la flore du Sud de Madagascar. *Mém. Soc. Biogéogr. (3^e série)*, 4, 169-179.
- UHL N. et J. DRANSFIELD - 1987 - Genera Palmarum. A classification of palms based on the work of Harold Moore Jr. Bailey Hortorium et International Palm Soc. Lawrence.
- VAN ZINDEREN BAKKER E.M. et J.H. MERCER - 1986 - Major late Coenozoic climatic events and Palaeoenvironmental changes in Africa viewed in a worldwide context. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.*, 56, 217-235.
- VERDCOURT B. - 1976 - Rubiaceae. In : R.H. Polhill (Ed) : Flora of tropical East Africa, 16.
- ZEVEN A.C. - 1964 - On the origin of the oil Palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Grana Palynol.*, 5, 121-123.