

Caractérisations morphologiques, spectrales et
génétiques des Eyoum (*Dialium* spp.)

MARIUS RUWET

TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE MASTER
BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORÊTS ET DES ESPACES NATURELS

ANNÉE ACADÉMIQUE 2020-2021

CO-PROMOTEURS : PR. JEAN-LOUIS DOUCET ET IR. ROBIN DOUCET

"Any reproduction of this document, by any means whatsoever, may only be made with the authorization of the author and the academic authority of Gembloux Agro-Bio Tech."

"This document is the sole responsibility of its author."

"Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de Gembloux Agro-Bio Tech."

"Le présent document n'engage que son auteur."

Caractérisations morphologiques, spectrales et
génétiques des Eyoum (*Dialium* spp.)

MARIUS RUWET

TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE MASTER
BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORÊTS ET DES ESPACES NATURELS

ANNÉE ACADÉMIQUE 2020-2021

CO-PROMOTEURS : PR. JEAN-LOUIS DOUCET ET IR. ROBIN DOUCET

REMERCIEMENTS

Ce mémoire clôture un grand chapitre de cinq années passées au sein des vieux murs gembloutois. Il n'aurait jamais vu le jour sans l'appui et le soutien de nombreuses personnes à qui j'aimerais présenter mes plus chaleureux remerciements.

Je tiens tout d'abord à remercier mes co-promoteurs, Pr. Jean-Louis Doucet et Ir. Robin Doucet, sans qui ce projet n'aurait jamais eu lieu. Merci pour votre indispensable soutien et bienveillance durant ces mois à l'étranger. Merci à tous les deux pour votre encadrement sans failles et pour avoir partagé avec moi un bout de votre passion.

Je remercie les membres de mon Jury : Olivier Hardy, Arnaud Monty, Ludivine Lassois, Grégory Mahy pour avoir pris le temps de lire ce mémoire et de l'évaluer.

Je remercie le projet AFRITIMB, financé par le FNRS-WISD et Essences à Haut Potentiel de Valorisation (EHPval) financé par le Programme de Promotion de l'Exploitation Forestière Certifiée (PPECF) pour avoir financé les collectes de terrain.

Je tiens également à remercier l'Académie de Recherche et d'Enseignement Supérieur (ARES) de la Fédération Wallonie-Bruxelles (Belgique) pour leur aide financière sans qui cette aventure n'aurait pas eu lieu.

Mes remerciements vont aussi à l'Ecole Régionale Postuniversitaire d'Aménagement et de Gestion intégrés des Forêts et Territoires tropicaux (ERAIFT) pour m'avoir offert l'opportunité de réaliser ma mission de terrain dans la magnifique Réserve Biosphérique de Luki. Je remercie particulièrement Christophe Phaka Mbungu et Joachin Mbenza Nunzi pour leur aide et leur motivation sans égale sur le terrain. Merci également à Ernestine Lonpi Tipi, Baudouin Michel, Hervé Mishidi, Jean-Pierre Maté, Tolérant Lubalega, Maman Germaine et bien d'autres ...

Un tout grand merci à l'ensemble de l'*Unité de recherche en Evolution biologique et écologie* de l'Université Libre de Bruxelles pour sa collaboration scientifique essentielle. Je remercie particulièrement le professeur Olivier Hardy pour son

aide précieuse et pour toutes les heures passées en visioconférence à m'expliquer patiemment comment lire entre les gènes, même en vacances ! Merci également à Saskia Sergeant pour les heures de manip' intense.

Je remercie le *Laboratoire de Biomasse et Technologie Vertes* de l'Université de Liège, et particulièrement la Pr. Aurore Richel, Brieuc Lecart et Isabelle van de Vreken pour m'y avoir accueilli, aiguillé et donné accès aux différents instruments utiles au présent mémoire.

Je remercie aussi grandement l'Herbarium de Meise pour m'avoir ouvert ses portes et pour m'avoir accueilli. Merci à Steven Janssens, Sofie De Smedt et Ann Bogaerts.

Un grand merci à la compagnie forestière SODEFOR pour sa générosité et son appui technique durant ces trois mois de mission. Merci à José Albano, Tania Trindade, Raphaël Barbiche et Pedro Luís Almeida.

De plus, je remercie très sincèrement le WWF-Malebo pour avoir pris le temps de m'intégrer à son équipe et de m'avoir accompagné dans cette expérience extraordinaire. Merci à Samuel Mantungila, Junior Booto, Hans, Baby, Laurent, Norchitte, Bongrain, Mpia, Atezo, et tous ceux qui ont contribué à la gestion de la base.

Ces remerciements vont également à la faculté de Gembloux Agro-Bio Tech (ULiège) pour m'avoir offert la possibilité de découvrir de nouveaux horizons tout en peaufinant ma formation.

Je tiens évidemment à exprimer ma gratitude à Franck Monthe, Florence Allaer, Yves Brostaux, Gael Bibang Bengono, Jean-Yves De Vleeschouwer et Alexandre Delplanque pour leur aide et leur écoute. Merci à vous d'avoir pris le temps pour moi et de m'avoir aiguillé dans mes recherches.

Je tiens, bien évidemment, à remercier ma famille pour ses encouragements et son aide durant ces cinq belles années d'étude. Merci à mes parents d'avoir toujours été présents à mes côtés, de m'avoir soutenu et écouté avec attention et amour. Je vous en suis profondément reconnaissant.

Enfin, je ne pourrais conclure ces remerciements sans évoquer l'importance de la team TFiste avec qui le partage du stress et de la motivation était particu-

lièrement fluide. Merci à Alex, Florine et Justin.

Je remercie bien évidemment Sarah pour ses nombreux conseils, pour sa motivation et pour ses encouragements indispensables, mais surtout pour tous ces moments partagés. Le voyage continu !

Merci à mes coloc', Marine, Océ, Léo et Dan pour votre écoute et votre aide gastronomique. Merci également à Mado et Loïc pour vos relectures orthographiques.

Merci à toutes et tous pour votre précieuse aide.

RÉSUMÉ

Contexte En Afrique centrale, l'exploitation forestière durable peut être un moyen efficace de valoriser et de protéger de vastes étendues forestières. Dû à sa forte sélectivité, l'impact sur le couvert forestier et sur la biodiversité est réduit. Toutefois, les populations de la plupart des essences commerciales se réduisent au gré des rotations successives. Ainsi, la diversification des essences exploitées permettrait de soulager les pressions exercées sur les espèces les plus prélevées. Par la qualité technologique de son bois et la structure de ses populations, les Eyoum (*Dialium spp.*) pourraient permettre cette diversification pour autant que la confusion qui règne autour de sa taxonomie soit levée.

Objectifs La présente étude a pour objectif de contribuer à l'amélioration des connaissances taxonomique du genre *Dialium*. Elle se focalise plus particulièrement sur les espèces dont le bois est exploitable, soit les espèces dotées de 3 à 5 folioles. Elle ambitionne de répondre aux questions suivantes : (i) Existente-t-il des caractéristiques morphologiques permettant de distinguer différentes populations ou morpho-espèces ? (ii) Les éventuelles différences sont-elles validées par des différences de composition chimique dans les organes végétatifs ? (iii) Quelle est la proximité phylogénétique de ces morpho-espèces ? (iv) Finalement, combien d'espèces existent-ils et quelles seraient les nouvelles espèces ou celles devant être mises en synonymie ?

Localisations Trois sites d'étude ont été sélectionnés : la Réserve Biosphérique de Luki (RDC), la forêt de Mpelu (RDC) et Precious Woods Gabon - Compagnie Equatoriale des Bois S.A. (Gabon). Par ailleurs, des planches d'herbiers disponibles au Jardin Botanique de Meise (Bruxelles) ont également été étudiées.

Méthodes Premièrement, 306 individus ont été caractérisés morphologiquement (feuilles, troncs et fruits). Les données morphologiques ont été analysées à l'aide d'arbres d'inférences conditionnels (CIT) et d'une comparaison de moyennes (One-Way Anova). Ensuite, les feuilles et les écorces ont été analysées à l'infrarouge (ATR-FTIR) afin d'en étudier les différences de composition chimique. Les données brutes ont permis la construction d'un modèle prédictif (PLS-LDA). Enfin, un séquençage nouvelle génération (NGS) du génome et du plastome ont été réalisés. Les arbres phylogénétiques ont été élaborés *via* une inférence Bayésienne.

Résultats Les CIT et la comparaison des moyennes (One-Way Anova) ont permis d'améliorer et d'augmenter les critères permettant l'identification de certains morphotypes initialement difficiles à différencier. Les modèles chimio-métriques se sont avérés particulièrement discriminants avec un taux de bonne prédiction de 96% pour les feuilles et de 98% pour les écorces. Les résultats phylogénétiques soulignent l'existence de trois clades correctement soutenus dans les deux phylogénies, formant ainsi des groupes de morphotypes génétiquement distincts. La majorité des *Dialium* 3 à 5 folioles se regroupent en un clade, appuyant donc les difficultés rencontrées lors de l'identification des espèces.

Conclusion L'étude des caractéristiques morphométriques foliaires s'est montrée particulièrement intéressante, offrant de nouveaux critères d'identification. Elle a notamment mis en exergue l'existence d'une probable nouvelle morpho-espèce. Les analyses infrarouges ont mené à l'élaboration d'un modèle prédictif hautement discriminant, permettant l'identification rapide des morphotypes. Les liens génétiques entre les différents morphotypes ont pu être éclaircis grâce aux phylogénies réalisées. Cependant, elles n'ont pas permis de confirmer complètement la taxonomie actuelle du genre. Certains aspects de la délimitation des espèces restent confus et des études supplémentaires devront être menées.

Mots-clés Forêt tropicale, Afrique centrale, exploitation forestière sélective, *Dialium*, botanique, taxonomie intégrative, phylogénétique, génétique, FTIR, infrarouge, déforestation

ABSTRACT

Context In Central Africa, sustainable logging can be an effective way to enhance and protect large areas of forest. Due to its high selectivity, the impact on forest cover and biodiversity is reduced. However, the populations of most commercial species are reduced with successive rotations. Thus, diversification of the species exploited would help relieve the pressure on the most heavily harvested species. The technological quality of its wood and the structure of its populations, the Eyoum (*Dialium spp.*) could allow this diversification if the confusion surrounding its taxonomy is eliminated.

Objectives The overall objective of this study is to contribute to the improvement of taxonomic knowledge of the genus *Dialium*. It focuses more particularly on species with exploitable wood, i.e. species with 3 to 5 leaflets. It aims to answer the following questions : (i) Are there morphological characteristics that distinguish different populations or morphospecies ? (ii) Are the possible differences validated by differences in chemical composition in the vegetative organs ? (iii) What is the phylogenetic proximity of these morpho-species ? (iv) Finally, how many species exist and what would be the new species or those to be placed in synonymy ? Locations Three study sites were selected : Luki Biosphere Reserve (DRC), Mpelu Forest (DRC) and Precious Woods Gabon - Compagnie Equatoriale des Bois S.A. (Gabon). In addition, herbarium plates available at the Botanical Garden of Meise (Brussels) were also studied.

Methods First, 306 individuals were characterized morphologically (leaves, stems and fruits). Morphological data were analyzed using conditional inference trees (CIT) and comparing means (One-Way Anova). Secondly, leaves and bark were analyzed by infrared (ATR-FTIR) to investigate differences in chemical composition. The raw data allowed the construction of a predictive model (PLS-LDA). Finally, a new generation sequencing (NGS) of the genome and the plastome were performed. Phylogenetic trees were developed by a Bayesian inference.

Results The CIT and the comparison of means (One-Way Anova) allowed to improve and increase the criteria for the identification of certain morphotypes, initially difficult to differentiate. Chemometric analyses proved to be particularly discriminating with a good prediction rate of 96% for leaves and 98% for bark. Phylogenetic results highlight the existence of three correctly supported clades in both phylogenies, forming genetically distinct morphotype groups. The majority of *Dialium* 3 to 5 leaflets cluster in one clade, thus supporting the difficulties encountered in species identification.

Conclusion The study of leaf morphometric characteristics was particularly interesting, offering new identification criteria. In particular, they highlighted the existence of a probable new morpho-specie. Infrared analyses led to the development of a highly discriminating predictive model allowing the rapid identification of morphotypes. The genetic links between the different morphotypes could be clarified thanks to the phylogenies performed. However, they did not allow to confirm completely the taxonomy of the genus. Some aspects of the species delimitation in the genus remain unclear and further studies will be required.

Keywords Tropical forests, Central Africa, selective logging, *Dialium*, botany, integrative taxonomy, phylogenetics, genetics, FTIR, infrared, deforestation

Table des matières

1	Introduction	1
1.1	La végétation d’Afrique centrale	1
1.2	Impact de l’Homme sur la flore d’Afrique centrale	1
1.3	La gestion forestière certifiée	2
1.4	La diversification pour une meilleure gestion	4
1.5	L’espèce : une notion débattue	5
1.6	Le genre <i>Dialium</i>	6
1.6.1	Pourquoi s’intéresser aux <i>Dialium</i> dans la stratégie de diversification ?	6
1.6.2	Histoire et phylogénie du genre	7
1.6.3	Caractéristiques phénotypiques et écologiques des espèces africaines	8
1.6.4	Usages	12
1.6.4.1	Qualité technologique du bois et commerce international	12
1.6.4.2	Usages traditionnels	12
1.7	Objectifs et questions de recherche	13
2	Matériels et méthodes	14
2.1	Site d’études	14
2.1.1	Réserve biosphérique de Luki - R.D. Congo	14
2.1.2	Forêt de Mpelu, territoire de Bolobo - R.D. Congo	15
2.1.3	Concession forestière de la CEB – Gabon	15
2.2	Herbarium de Meise	16
2.3	Collecte des données et récolte des échantillons	16
2.3.1	Espèces étudiées	16
2.3.2	Descriptions morphologiques	19
2.3.3	Prélèvements génétiques	22
2.3.4	Relevés environnementaux	22
2.4	Analyses morphologiques	23
2.5	Spectrométrie Infrarouge à Transformée de Fourier	24
2.5.1	Collecte des spectres	24
2.5.2	Analyses chimio-métriques	25
2.6	Analyses génétiques	26
2.6.1	Préparation des bibliothèques génomiques et séquençage	26
2.6.2	Analyses des données	26
2.7	Comparaison des méthodes	27
2.8	Bilan de la collecte de données	28
3	Résultats	30
3.1	Caractérisations morphologiques	30
3.1.1	Dendrogramme général	30
3.1.2	Arbres d’inférences conditionnels	32
3.1.3	Analyse des variables quantitatives	34
3.2	Caractérisations chimio-métriques	36

3.3	Phylogénies	38
3.3.1	Différences topologiques	38
3.3.2	Phylogénie <i>pDNA</i>	39
3.4	Comparaison des matrices générées pour les différentes analyses	42
4	Discussions	43
4.1	Caractères morphologiques discriminants	43
4.2	Caractérisation chimique des morphotypes	44
4.3	Analyses génétiques	45
4.3.1	Différenciations génétiques	46
4.3.1.1	Différences topologiques	46
4.3.1.2	Phylogénie <i>pDNA</i>	47
4.3.2	Phénomène d'introggression et tri de lignée incomplet	47
4.4	Combien d'espèces d'Eyoum ?	48
4.4.1	Une nouvelle espèce de <i>Dialium</i> ?	48
4.4.2	<i>D. gossweileri</i> , une espèce à réhabiliter ?	51
4.4.3	<i>D. angolense</i> une espèce présente en forêt dense humide ?	53
4.4.4	<i>D. aubrevillei</i> et <i>D. polyanthum</i> , une même espèce ?	55
5	Conclusion	56
6	Bibliographie	57
7	Annexes	I

Table des figures

1	Représentation de la distribution géographique des <i>Dialium</i> par sous-centre d'endémisme dans la région guinéo-congolaise.	8
2	Illustrations photographiques du genre <i>Dialium</i>	11
3	Distribution géographique de l'ensemble des individus analysés	16
4	Illustrations photographiques de la préparation des herbiers	21
5	Courbes du taux de prédiction en fonction du nombre de composantes	25
6	Nombre d'individus utilisés en fonction du type d'analyses effectuées et de la zone d'études	28
7	Dendrogramme des caractères foliaires	31
8	Pourcentage de chaque morphotype au sein des différents groupes morphologiques générés par le dendrogramme	31
9	Arbre d'inférence conditionnel pour les variables foliaires	33
10	Arbre d'inférence conditionnel pour les variables du tronc	33
11	Arbre d'inférence conditionnel pour les variables de fruit	34
12	Boîte à moustache des six caractères morphométriques les plus discriminant	36
13	Représentation, sous deux angles de vue, des scores des 3 premières variables discriminantes de la PLS-LDA pour les caractéristiques foliaires	37
14	Représentation des scores des 3 premières variables discriminantes de la PLS-LDA pour les caractéristiques des écorces	38
15	Arbres phylogénétiques (<i>pDNA</i> et <i>rDNA</i>)	41
16	Illustrations photographiques de de <i>D.cf.lopense</i> (PW-CEB).	49
17	Illustrations photographiques de de <i>D.lopense</i> (PW-CEB).	50
18	Illustrations photographiques de <i>D.pachyphyllum</i> (PW-CEB).	52
19	Illustrations photographiques de <i>MakuRouge</i> et de <i>MakuBlanc</i> (RBL).	53
20	Illustrations photographiques de de <i>D.cf.angolense</i>	54

Liste des tableaux

1	Comparaison des espèces reconnues selon African Plant Database et selon Rojo (1982)	17
2	Informations sur les individus utilisés	18
3	Indice de Dawkins	22
4	Synthèse des morphotypes étudiés	29
5	Critères morphométriques utiles à la différenciation des <i>D.lopense</i> et des <i>D.cf.lopense</i> .	35
6	Critères morphométriques utiles à la différenciation des <i>D. pachyphyllum</i> et des <i>D. angolense</i> / <i>D.cf. angolense</i>	35
7	Corrélation entre les matrices calculées dans chaque analyse	42

Abréviations

APG	Angiosperm Phylogeny Group
ATR	Attenuated Total Reflectance
BI	Inférence Bayésienne
CIT	Conditional Inference Tree
DME	Diamètre Minimum d'Exploitation
EFI	Exploitation à Faible Impact
FTIR	Fourier-Transform InfraRed spectroscopy
GFD	Gestion Forestière Durable
HG	Haut Guinéen
ILS	Incomplete Lineage Sorting
IR	Infra-Rouge
LDA	Linear Discriminant Analysis
PLS	Partial Least Squares Regression
pDNA	ADN chloroplastique
PFNL	Produits Forestiers Non-Ligneux
RBL	Réserve Biosphérique de Luki
RDC	République Démocratique du Congo
rDNA	ADN ribosomale
SE	Services Ecosystémiques
SNV	Standard Normal Variate

1 Introduction

1.1 La végétation d'Afrique centrale

Avec une superficie forestière d'environ 180 millions d'hectares (Achard et al., 2001 ; Louppe et al., 2015), l'Afrique centrale héberge le second plus grand massif de forêt dense humide après celui de l'Amazonie (de Wasseige et al., 2014 ; Tchatchou et al., 2015). Il s'étend sur 6 pays d'Afrique central : la République Démocratique du Congo (RDC), la République du Congo, le Gabon, le Cameroun, la Guinée équatoriale et la République centrafricaine (Atyi et al., 2009). À elle seule, la RDC abrite deux tiers de la superficie forestière de cette région (Tchatchou et al., 2015). Ces forêts sont parmi les écosystèmes les plus riches en biodiversité et les plus complexes sur terre (Wilson, 1993). En effet, les forêts tropicales abriteraient au minimum deux tiers de la biodiversité mondiale (Gardner et al., 2009). Elles regroupent à elles seules entre 40 000 et 53 000 espèces d'arbre dont 4 500 à 6 000 en Afrique (Slik et al., 2015). En région guinéo-congolaise le taux d'endémisme des espèces arborée est de 80% (White, 1983) et les forêts stockent en moyenne 202 tonnes de carbone à l'hectare (Lewis et al., 2009). Elles jouent un rôle primordial dans la régulation du climats (de Wasseige et al., 2012).

Ces forêts rendent de nombreux services écosystémiques (SE) localement et mondialement, contribuant au bien-être humain (Burkhard et al., 2012 ; Megevand et al., 2013). Ainsi, entre 60 et 75 millions de personnes dépendent directement des forêts d'Afrique centrale (Megevand et al., 2013 ; de Wasseige et al., 2014 ; Marquant et al., 2015). Malgré l'incontestable importance des services rendus par les forêts tropicales, une diminution de sa superficie et de ses services écosystémiques est constatée (de Wasseige et al., 2014 ; Vancutsem et al., 2021).

Bien que très importantes pour le fonctionnement planétaire, les forêts denses humides d'Afrique restent encore peu connues (Achard et al., 2002). Il est pourtant essentiel d'améliorer la compréhension de ces écosystèmes complexes afin d'assurer leur protection et la durabilité de leur gestion (Réjou-Méchain et al., 2021).

1.2 Impact de l'Homme sur la flore d'Afrique centrale

Les forêts denses humides d'Afrique centrale ont été et sont encore marquées par les activités anthropiques (van Gemerden, 2003 ; Malhi et al., 2013). Elles ne cessent de voir leur couvert végétal perdre en superficie (Whitmore, 1990 ; Orhue et al., 2007 ; Vancutsem et al., 2021).

Il existe deux modifications majeures des écosystèmes forestiers : la déforestation et la dégra-

dation (Tchatchou et al., 2015). La dégradation forestière est définie comme étant la diminution des biens et des services offerts par une forêt causée par les actions humaines ou par des modifications environnementales (Thompson et al., 2013). La FAO (2015) définit la déforestation comme étant la « conversion de la forêt à d'autres utilisations des terres ou réduction permanente du couvert forestier au-dessous du seuil minimal de 10 pour cent ».

La déforestation et la dégradation des écosystèmes forestiers tropicaux sont les conséquences d'une multitude de menaces combinées. Les principales menaces sont : l'augmentation des surfaces agricoles au détriment des espaces forestiers, la surexploitation des ressources forestières (bois d'œuvre, protéines animales, etc.), l'introduction d'espèces invasives et de pathogènes (Gardner et al., 2009 ; Thompson et al., 2013 ; Malhi et al., 2014).

La pression démographique peut expliquer en partie la déforestation, car les populations réduisent la durée jachère de leurs champs, ce qui provoque la transition paysagère sur le long-terme (Kiss, 1990 ; Wachter, 1997 ; Bahuchet et al., 2012). Par ailleurs, le développement des infrastructures (routes, chemins de fers, etc.), l'exode rurale et le développement de l'agriculture commerciale ont également une influence négative sur le couvert forestier du continent (Tchatchou et al., 2015). Les principaux moteurs de la dégradation dans le bassin du Congo sont l'augmentation des activités d'agriculture sur brûlis et la fabrication de charbon de bois à destination des centres urbains ou de l'exploitation artisanale du bois d'œuvre (Defourny et al., 2011 ; Ernst et al., 2013 ; Megevand et al., 2013 ; Thompson et al., 2013 ; Kissinger et al., 2017).

Le taux de déforestation net était de 0,09% entre 1990 et 2000 dans le bassin du Congo et a augmenté jusqu'à 0,17% entre 2000 et 2005 (Ernst et al., 2013). Malgré cette augmentation, le bassin congolais ne représente que 5,4% des pertes superficielles des forêts humides tropicales entre les années 2000 et 2005 (Hansen et al., 2008).

Au total, 9,5% des forêts tropicales humides intactes d'Afrique centrale ont disparu depuis 1990 (Vancutsem et al., 2021). Il est donc primordial de surveiller l'évolution des forêts tropicales et de veiller à la gestion raisonnée de celle-ci.

1.3 La gestion forestière certifiée

Depuis la conférence de Rio de Janeiro en 1992, la notion de « gestion forestière durable » (GFD) a vu le jour sur le plan international et tout particulièrement en Afrique centrale, provoquant l'évolution des codes forestiers nationaux. Depuis les trois dernières décennies, une augmentation de la promotion des forêts gérées durablement a pu être constatée, entraînant ainsi l'augmentation de la

superficie de forêts aménagées et certifiées (Maréchal et al., 2012 ; Nasi et al., 2012).

La GFD implique une gestion des ressources forestières sur le long-terme et pourrait avoir un impact positif sur le stockage du carbone permettant de réduire l’empreinte écologique de l’homme sur les forêts (FAO, 2019). Les principaux acteurs de la GFD sont les exploitants forestiers œuvrant dans ces concessions qui leur sont octroyées pour une période de 20 à 35 ans selon la législation des pays. Les concessions forestières d’Afrique recouvrent une superficie approximative de 50 millions d’hectares sur les 180 millions d’hectares de forêt dense humide du bassin du Congo, soit 28% (Louppe et al., 2015 ; Marquant et al., 2015). Environ 29,3 millions d’hectares concédés aux exploitants sont dotés d’un plan d’aménagement.

Avant toute activité d’exploitation, les concessions doivent réaliser un plan d’aménagement pour la rotation à venir. Dans un premier temps, il est demandé à la société de réaliser un inventaire d’aménagement suivant un plan d’échantillonnage systématique (taux d’échantillonnage 0,5 à 1,5%). Les ressources forestières ainsi que leur distribution spatiale sont étudiées. Le même travail doit être réalisé concernant la faune et les PFNL (produits forestiers non-ligneux). Il est également demandé d’étudier les caractéristiques socio-économiques de la région afin d’intégrer les besoins des populations locales dans le plan d’aménagement. Ces informations serviront notamment à déterminer : le diamètre minimum d’exploitation (DME), le taux de reconstitution des ressources et le zonage de la concession (Fargeot et al., 2004 ; Nasi et al., 2012). Cependant, certains gestionnaires décident de se diriger encore davantage vers une gestion responsable de leurs concessions en obtenant un certificat de gestion durable.

Il existe plusieurs systèmes de certification permettant de garantir aux consommateurs la durabilité de l’exploitation (Mannan et al., 2008). D’une part, un système de traçabilité et de légalité (CLTV, OLB, etc.) permet le contrôle du respect de la législation nationale et de l’origine des marchandises mises sur le marché international. D’autre part, des labels de gestion durable assurent la gestion raisonnée des forêts de production (FSC, PEFC) (Maréchal et al., 2012).

Parmi les 50 millions d’hectares gérés par les concessions forestières, environ 5 millions sont labélisés GDF (FSC, 2019). La certification FSC est la plus répandue en Afrique centrale. Son fonctionnement s’articule autour de 10 principes subdivisés en 70 critères assurant la pérennité de l’exploitation. Une exploitation de bois d’œuvre certifiée peut être un moyen efficace de valoriser et de protéger de vastes étendues forestières (Fargeot et al., 2004 ; García-Fernández et al., 2008 ; Guariguata et al., 2010 ; Dieterle et al., 2020). En effet, le système d’exploitation sélectif des concessions forestières gérées durablement, dont le taux de prélèvement est relativement faible (10-15 m³/ha) n’engendre

pas de modification floristique irréversible des peuplements (Fargeot et al., 2004) et après 20 ans les anciennes routes ne sont plus visibles (Kleinschroth et al., 2015). Par ailleurs, en comparaison aux méthodes anciennes, les méthodes d'Exploitation à Faible Impact (EFI) permettent de diminuer jusqu'à 30% les dégâts causés aux arbres (Pinard et al., 1996) ainsi que de réduire jusqu'à 50% l'impact sur la canopée (Johns et al., 1996 ; Pereira et al., 2002) (résultats nuancés dans le travail de Van Der Hout (2000)).

En outre, plusieurs études ont démontré l'efficacité des concessions forestières dans la protection de la faune (Arnhem et al., 2007 ; Clark et al., 2009).

En définitive, la gestion durable des forêts tropicales semble être un outil intéressant de valorisation des espaces forestiers tropicaux. Un espace forestier non-valorisé est sujet à une exploitation illégale et excessive des ressources naturelles. De cette façon, le maintien et la conservation de la biodiversité des forêts africaines n'est pas incompatible avec une exploitation de bois d'œuvre économiquement viable.

1.4 La diversification pour une meilleure gestion

Dans le bassin du Congo, 29,3 millions d'hectares sont gérés par des concessions dotées d'un plan d'aménagement et participent donc à une exploitation soutenue et à un maintien des fonctions sociales et environnementales des forêts. Cependant, la reconstitution des stocks durant la rotation n'est pas systématiquement assurée (Fargeot et al., 2004 ; Biwolé et al., 2019). En effet, les législations nationales tolèrent un taux de reconstitution des populations des espèces exploitées inférieur à 100% (Bayol et al., 2004). Il en découle deux conséquences majeures : les essences commerciales se raréfient et la viabilité économique des sociétés forestières est menacée.

En Afrique centrale, l'exploitation sélective du bois se concentre principalement sur quatre espèces d'arbre qui représentent 75% du volume total exploité (Tosso et al., 2020). Les concessions forestières d'Afrique font face à deux problèmes : (i) à l'incapacité de reconstituer les stocks initiaux de ces espèces et (ii) aux problèmes de régénération des espèces pionnières (Doucet et al., 2016). L'une des solutions permettant la diminution des pressions d'exploitation réside dans la diversification des essences exploitées. L'ajout de nouvelles espèces exploitables permettrait un soulagement des pressions sur les espèces déjà fortement exploitées tel que l'Azobé (*Lophira alata*), dont les populations ne cessent de décliner (Biwolé et al., 2019). De plus, la pérennité des sociétés forestières serait assurée.

L'augmentation du nombre d'espèces exploitées doit nécessairement passer par une phase d'étude approfondie sur les potentielles nouvelles espèces exploitables. Afin de permettre aux gestionnaires

d'assurer la gestion sur le long terme des populations arborées, il est nécessaire de connaître leurs dynamiques et leurs écologies, qui restent encore globalement peu connues (Doucet, 2003 ; Biwolé et al., 2012). Au vu de l'importante complexité des écosystèmes forestiers tropicaux, il est essentiel de veiller à la bonne identifications des taxon exploités. En effet, de nombreuses essences commerciales s'avèrent être des complexes d'espèces dont certaines sont nouvelles pour la science (Daïnou et al., 2016 ; Donkpegan et al., 2017 ; Bouka, 2019 ; Tosso et al., 2020)

1.5 L'espèce : une notion débattue

Depuis de nombreuses années, la notion d'espèce et sa définition ont généré de nombreuses discussions au sein du monde scientifique (Hey, 2006 ; Tosso, 2018). La notion d'espèce peut être définie de trois façons différentes :

Espèce morphologique : Historiquement, la taxonomie était uniquement construite sur base des caractéristiques morphologiques des espèces. Ainsi, les individus semblables étaient réunis sous une appellation commune. Selon Darwin (1859) : « le terme d'espèce est donné arbitrairement pour des raisons pratiques à un groupe d'individus se ressemblant ». Cette définition génère une série de confusions.

Les espèces jumelles ou espèces sœurs ("*sibling species*") sont définies par Mayr (1942) comme des espèces difficilement distinguables sur base des observations morphologiques. De nombreux auteurs considèrent la notion d'espèce cryptique comme un synonyme de "*sibling species*" (Sáez et al., 2005 ; Bickford et al., 2007). De même, un dimorphisme sexuel pourrait mener à des confusions taxonomiques (Adams et al., 1997). Ceci montre de façon condensée la relative fiabilité d'une classification uniquement basée sur des traits morphologiques.

Espèce biologique : Basée sur le principe d'isolement reproductif, la notion d'espèce biologique a été développée par Mayr (1942) et Dobzhansky (1950). Les espèces sont alors définies comme « des groupes de populations naturelles capables d'entrecroisement et qui sont reproductivement isolés d'autres groupes semblables » . Une espèce est donc reproductivement isolée et n'est pas capable d'engendrer une génération viable et fertile avec une autre espèce. Cependant, la non-fertilité d'un hybride n'est pas un critère entièrement fiable pour définir l'espèce (Jauzein, 1998).

Espèce phylogénétique : Selon Hennig (1965), la classification des espèces doit passer par l'identification des groupes monophylétiques, c'est-à-dire des groupes d'espèces ayant un ancêtre com-

mun et reprenant tous ses descendants. C'est l'étude de la séquence des nucléotides qui permet la délimitation des espèces. La taxonomie actuelle des familles de plantes à fleurs est basée sur l'Angiosperm Phylogeny Group (*APG*), qui classe les groupes monophylétiques des plantes à fleurs depuis 1998 (Tosso et al., 2018).

Le nombre d'espèces cryptiques en Afrique tropicale serait particulièrement élevé et peu connu. Les récents travaux (*Milicia* (Daïnou et al., 2016), *Afzelia* (Donkpegan et al., 2017), *Santiria* (Ikabanga et al., 2017)), réalisés grâce à l'utilisation des techniques de séquençage génétique, remettent en question les estimations actuelles de richesse spécifique. Il est pourtant essentiel d'estimer correctement celle-ci s'il existe une volonté d'établir des programmes de conservation ou de gestion durable des populations d'espèces tropicales exploitées (Bickford et al., 2007). Il est également nécessaire de pouvoir identifier les espèces sur base de critères morphologiques observables sur le terrain. Sans cela, des normes de gestion potentiellement inadaptées risqueraient d'être appliquées de façon uniforme à plusieurs espèces cryptiques dont les populations pourraient avoir des dynamiques différentes.

A l'heure actuelle, la tendance est à la « taxonomie intégrative ». Celle-ci utilise diverses sources de données dont les informations génétiques afin de délimiter et d'identifier les taxa à des niveaux différents (espèce, genre, etc.) (Wiens et al., 2002; Will et al., 2005). Dans le cas d'identifications morphologiques délicates, des analyses supplémentaires (génétiques, chimio-métriques, etc.) peuvent être réalisées et un travail de relecture des caractéristiques phénotypiques peut être fait par la suite.

1.6 Le genre *Dialium*

1.6.1 Pourquoi s'intéresser aux *Dialium* dans la stratégie de diversification ?

Premièrement, les propriétés mécaniques et chimiques du bois de *Dialium* semblent particulièrement intéressantes pour l'industrie (cf. chapitre 1.6.4.).

Par ailleurs, la structure des populations étudiées grâce aux inventaires d'aménagements faits au Gabon et au Cameroun (~1,6 millions d'ha) par Bengono et al. (2021) indique une bonne régénération sur le long terme. La majorité des espèces de *Dialium* sont considérées comme étant tolérante à l'ombrage (Kikuni, 2013) caractérisée par une structure diamétrique des populations en exponentielle décroissante (*i.e.* grande proportion d'individus de diamètre faible). Toutefois, les données de dynamique de population de ce genre sont quasi inexistantes. Picard et al. (2011) proposent d'utiliser $0,25 \text{ cm.an}^{-1}$ comme valeur d'accroissement annuel moyen pour modéliser la dynamique des populations de toutes les espèces de *Dialium*.

Du fait de la qualité technologique de son bois et de la structure des populations, les *Dialium* d'Afrique pourraient partiellement soulager les pressions exercées sur les forêts productives. En effet, le genre *Dialium* pourrait remplacer certaines espèces aux propriétés mécaniques proches et dont les populations souffrent de l'exploitation (*e.g. Lophira alata*) (Biwolé et al., 2019; Bengono et al., 2021).

Cependant, les connaissances taxonomiques du genre restant imparfaites, il est nécessaire d'étudier sa phylogénie et d'améliorer les connaissances morphologiques permettant l'identification correcte des espèces sur le terrain dans le but d'envisager une exploitation durable.

1.6.2 Histoire et phylogénie du genre

Avec environ 19 500 espèces regroupées en 770 genres et trois sous-familles (Lewis et al., 2005; LPWG, 2013), les *Leguminosae* forment la troisième plus grande famille des Angiospermes en termes de nombre d'espèces et la deuxième plus importante sur le plan économique derrière les *Poaceae*. Elle constitue ainsi l'une des familles les plus étudiées et les plus complexes du règne végétal. Anciennement classée dans les *Caesalpinioideae*, le genre *Dialium* est désormais compris dans la sous-famille des *Dialioideae* (LPWG, 2017).

L'histoire du genre *Dialium* commence en 1767, avec l'identification par Linné de sa première espèce, *Dialium indum*. Dans les années qui suivirent, deux autres espèces furent décrites par Aublet (1775) et Willdenow (1796). Il fallut ensuite attendre le 19^e siècle pour que 32 nouvelles espèces s'ajoutent à la liste, sans que les débats autour de la taxonomie du genre ne tarissent pour autant. En effet, de nombreuses classifications différentes firent leur apparition durant le 19^{ème} siècle. En 1964, Hutchinson revu la taxonomie pour reconnaître 70 espèces de *Dialium* classées selon le réceptacle. La taxonomie du genre fut une nouvelle fois revue dans le travail de Rojo (1982), dans lequel il identifia 27 espèces grâce à l'étude combinée des caractères morphologiques, cytologiques, palynologiques et phytochimiques. Bien que cette étude soit très robuste, certaines incertitudes persistent.

Enfin, une révision de la taxonomie a été réalisée grâce au séquençage du gène *matK* permettant de distinguer les *Dialioideae* des *Caesalpinioideae*. Celui-ci regroupant 17 genres et 85 espèces, 44 espèces de *Dialium* dont 22 inféodées à la région guinéo-congolaise (LPWG, 2017). Malgré ces travaux, la classification du genre reste encore très discutée par les taxonomistes et de nombreuses incertitudes demeurent. Par exemple, l'*African Plant Database* (version 3.4.0.) reconnaît le *D. hexasepalum* Harms comme étant bien une espèce à l'inverse de Rojo (1982), qui émet des doutes. D'autres espèces sont classées en synonymie par l'*African Plant Database* (*D. polyanthum* et *D. pachyphyllum*) (Bengono et al., 2021). Les espèces possédant de 3 à 5 folioles sont particulièrement concernées par ces incertitudes.

L'Annexe 1 propose une clé des espèces de la région guinéo-congolaise.

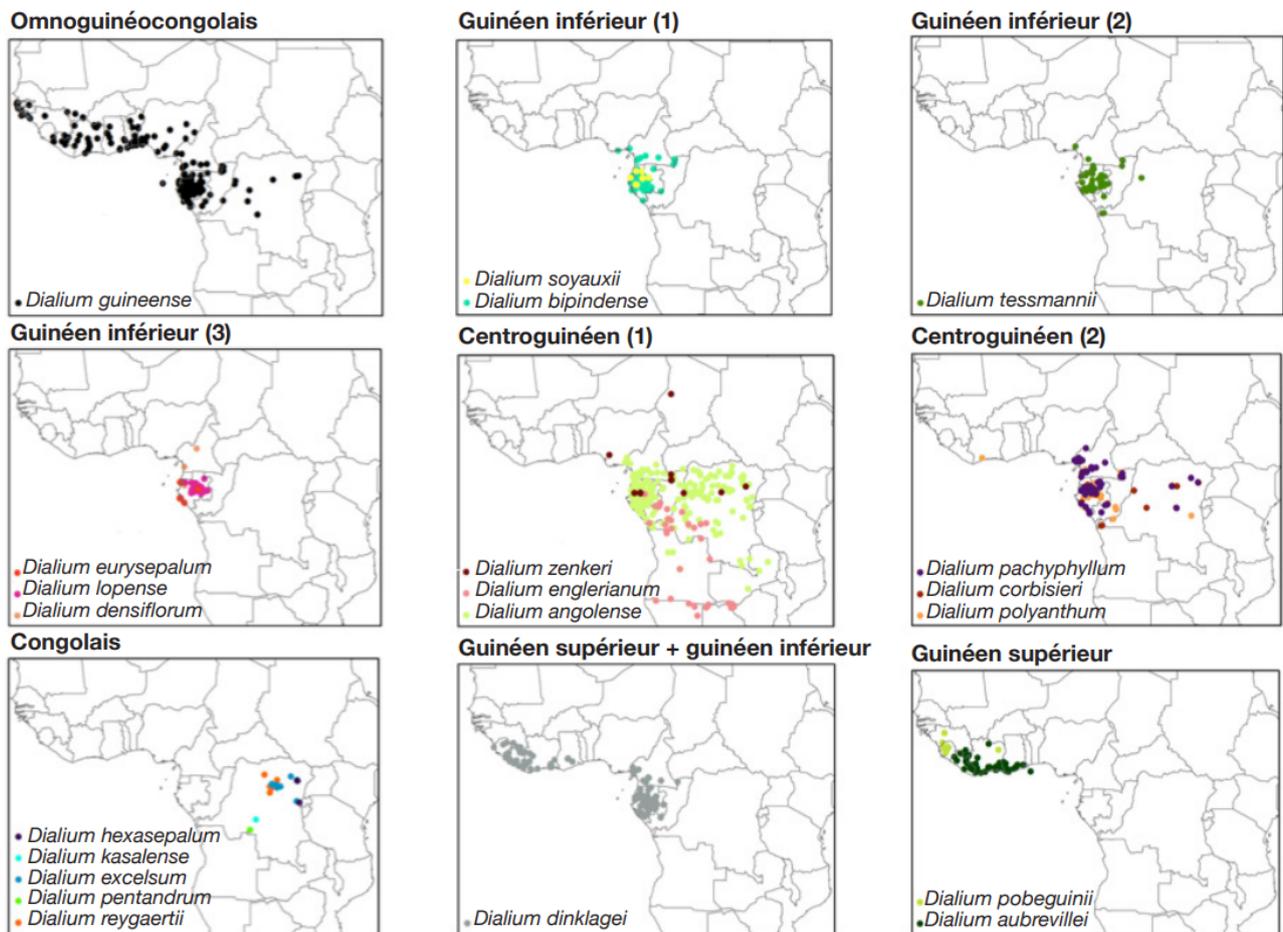


FIGURE 1 – Représentation de la distribution géographique des *Dialium* par sous-centre d'endémisme dans la région guinéo-congolaise. Les points d'occurrence proviennent des bases de données du conservatoire et jardin botanique de la ville de Genève (CJBG, 2020), du Catalogue of Life Partnership via Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2020) et de la base de données RAINBIO-Geographical distribution of *Dialium* by sub (*ArcGis version 10.4.1*). (Bengono et al., 2021)

1.6.3 Caractéristiques phénotypiques et écologiques des espèces africaines

Port : De la famille des *Fabaceae* et de la sous-famille des *Dialioideae*, les espèces du genre *Dialium* sont généralement des arbres de petite à moyenne taille. Bien souvent avec une couronne ronde et un fût droit (parfois tordu), de base cylindrique ou avec des contreforts ou empattements. L'écorce extérieure est généralement de couleur gris pâle ou parfois jaune-brun. D'une épaisseur atteignant 1 cm, l'intérieur de l'écorce est rosâtre à brunâtre et un exsudat rouge-brun peut être observé (Steyaert, 1951 ; Rojo, 1982).

Morphologie foliaire : Les feuilles du *Dialium* sont composées et imparipennées avec un rachis allant de 5 à 8 cm (rarement jusqu'à 16 cm). Les feuilles de *Dialium* sont généralement composées

de 2 à 5 paires de folioles alternes (parfois opposées), plus rarement 9 ou 21 et très rarement unifoliolées. Les pétioles ont des dimensions allant de 2 à 4 mm et sont épaissies à la base (*idem* pour les pétioles) (Steyaert, 1951 ; Rojo, 1982).

Le limbe est souvent coriace et de forme elliptique ou ovale-lancéolé. Les folioles du sommet sont généralement de forme différente. Une asymétrie peut parfois être observée à la base des folioles (Rojo, 1982).

Stipule : Les stipules ne dépassent généralement pas le centimètre. Bien souvent absentes dans les herbiers, elles ne constituent pas un caractère morphologique primordial (Rojo, 1982).

Inflorescence : Le genre *Dialium* est caractérisé par une inflorescence en panicule axillaire et/ou terminale. Les fleurs sont hermaphrodites et pédicellées. Les boutons floraux ont généralement une longueur comprise entre 3,5 et 5,5 mm et une largeur entre 2 et 3 mm. Le plus souvent de forme trulloïde pour les espèces d'Afrique, les boutons floraux sont velus. Le nombre de sépales varie entre 3 et 5. La majorité des fleurs du genre sont apétales. Selon Rojo (1982), 63% sont sans pétale, 22% ont un pétale, 11% 3 pétales et 4% 5 pétales. Les étamines sont généralement au nombre de 2, pouvant aller jusqu'à 10. L'apex de l'anthere des *Dialium* est une caractéristique très utile à l'identification. Le filament peut prendre deux formes différentes : droit ou légèrement recourbé à géciculé. Les pistils sont globalement identiques dans la plupart des espèces de *Dialium*, sessiles ou légèrement stipités. L'ovaire est couvert de poils droits et bruns, uniloculaire avec deux ovules. La grande majorité des espèces africaines possède un disque plus ou moins charnu.

Bractéoles : Les bractéoles sont relativement similaires chez toutes les espèces de *Dialium*. Elles mesurent entre 4 et 5 mm de longueur et 2-3 mm de largeur (Rojo, 1982).

Fruits : Le fruit est considéré comme étant la signature du genre (Rojo, 1982). En effet, toutes les espèces de *Dialium* possèdent un fruit semblable et facilement reconnaissable. Celui-ci est une gousse indéhiscence à pulpe sèche, globulaire ou discoïde (parfois pyriforme). Il possède un exocarpe dur et un péricarpe charnu non-fusionné à la graine (Falcão Junior et al., 2016). L'exocarpe est pratiquement systématiquement velouté, parfois à poils caduques. Fortement appréciée par les primates, un mutualisme entre bonobo et *Dialium* a pu être étudié par Beaune et al. (2013).

Graine : Le fruit contient généralement une graine, parfois deux avec un testa brun et brillant. Principalement dispersées par les grands singes (*Pan paniscus* et *Gorilla gorilla*), les graines de *Dialium* peuvent également être dispersées par les éléphants, les petits primates et les rongeurs (Haurez, 2015 ; Petre et al., 2015). En traversant le système digestif des mammifères, les graines subissent une dégradation du testa augmentant les chances de germination (Idani, 1986 ; Beaune, Bollache, et al., 2013). La mastication peut également dégrader mécaniquement la graine et faciliter la pénétration de l'eau (Assongba et al., 2013 ; Beaune, Bretagnolle, et al., 2013). Ainsi, la dormance peut être levée chimiquement (H_2SO_4) (démonstré pour le *D. guineense* (MacDonald et al., 2003)) ou mécaniquement par scarification (Beaune et al., 2013).

Ecologie : Le *Dialium* est un genre pantropical retrouvé majoritairement dans les forêts denses humides et dans une grande diversité d'habitats forestiers (Rojo, 1982 ; Doucet, 2003). Des *Dialium* peuvent être retrouvés en savane ou en forêts de broussailles (*D. angolense*, *D. englerianum* et *D. guineense*) ou en forêts galerie (*D. angolense*) (Rojo, 1982). Certaines espèces comme le *D. reygartii*, le *D. pobeguini* et le *D. zenkeri* sont retrouvées dans les forêts riveraines. Par ailleurs, la présence de *D. pachyphyllum* et *D. pentandrum* est indicateur de forêts sempervirentes âgées.

Bien que les informations concernant la phénologie du genre soient réduites, la majorité des espèces fleurissent durant la saison des pluies et durant une longue période (Aubréville, 1968). Au Gabon, les fruits sont observables entre novembre et juillet (White, 1983 ; Lemmens et al., 2012).



FIGURE 2 – (A) Fût ; (B) Tranche ; (C) Fruits ; (D) Feuille (supposé *D. pachyphyllum* [MakuRouge]) ; (E) plantule de *D. lopense* (@J-L Doucet) et (F) fleurs de *D. cf. polyanthum* (@J-L Doucet)

1.6.4 Usages

1.6.4.1 Qualité technologique du bois et commerce international

Le bois du *Dialium* est peu représenté dans le commerce international du bois d'œuvre tropical bien qu'il fasse l'objet d'un intérêt croissant, notamment pour remplacer l'azobé. Cela peut s'expliquer par les difficultés de sciage car le bois est hautement désaffutant. Des lames au carbure de tungstène sont nécessaire à la transformation des grumes (Gérard et al., 2016). De même, le manque global de connaissance du genre, commercialisé sous le nom d'Eyoum (ou Omvong au Gabon) est un frein, la différenciation des espèces sur le terrain étant généralement très complexe. Toutes les espèces dont le bois est aujourd'hui potentiellement valorisable, notamment en raison de la taille suffisante des grumes et de leur rectitude, ont des feuilles avec de 3 à 5 folioles (Bengono et al., 2021).

Pourtant, des utilisations sont déjà connues dans la littérature. De par la dureté et la durabilité (résistant aux termites, champignons, insectes et térébrants marins) de son bois, les espèces de *Dialium* peuvent être utilisées en parqueterie, menuiserie, construction de ponts et de traverses (Meunier et al., 2015 ; Gérard et al., 2016).

1.6.4.2 Usages traditionnels

Le potentiel socio-économique et nutritionnel du fruit de *Dialium* n'est pas négligeable. En effet, une étude faite par Ewedje et Tandjiekpon (2011) montre l'importance du *D. guineense* dans l'alimentation et dans l'économie des populations du Bénin, du Togo et du Nigeria. Les racines et les feuilles du *D. guineense* sont également utilisées dans le régime alimentaire des femmes enceintes en Gambie et pour leurs propriétés contre le paludisme (Madge, 1998 ; Yetein et al., 2013 ; Ayessou et al., 2014). Souvent retrouvés sur les marchés des pays sub-sahariens, la production de fruits a été estimée à 105 tonnes entre les années 1995 et 1997 au Sénégal (Dieng et al., 1999). Cependant, une domestication des espèces de *Dialium* serait nécessaire afin d'améliorer la rentabilité de la production (Orhue et al., 2007).

D'autres utilisations ont été recensées : les cendres de *D. dinklagei* sont utilisées pour porter chance durant la chasse, les écorces en artisanat (sculptures, amulettes, etc.), le bois dans la construction d'habitat, pour le charbon, bois de chauffe, pour la confection de mortiers ou encore pour ses pouvoirs spirituels (Raponda-Walker et al., 1961 ; Lokonon et al., 2013).

1.7 Objectifs et questions de recherche

Considérant son potentiel pour la production de bois d'œuvre et de molécules à haute valeur ajoutée; le genre *Dialium* fait partie des taxons prioritaires du projet EHPVAL " *Essences à Haut Potentiel de Valorisation* " financé par le PPECF (Programme de Promotion de l'Exploitation Certifiée des Forêts) mis en œuvre par Gembloux Agro-Bio Tech, en collaboration avec l'USTM (Université des Sciences et Techniques de Masuku, Gabon), le laboratoire de biologie du bois du CRAW (Centre de Recherche Agronomique Wallon), l'ATIBT (Association technique Internationale des Bois Tropicaux) et plusieurs sociétés engagées dans une gestion forestière durable : CEB-Precious Woods (Gabon), Pallisco (Cameroun), Alpicam-Grumcam (Cameroun).

La présente étude a pour objectif de contribuer à l'amélioration des connaissances taxonomique du genre *Dialium* dans une optique de diversification de la production des sociétés forestières engagées dans une démarche de durabilité. Elle se focalise plus particulièrement sur les espèces dont le bois est exploitable, soit les espèces dotées de 3 à 5 folioles. Il s'agit du complexe formé par *D. pachyphyllum*, *D. angolense*, *D. polyanthum*, *D. lopense*, *D. corbiseri*, *D. aubrevillei* et *D. gossweileri*. La systématique de ce complexe est particulièrement confuse.

Afin de répondre au mieux à cet objectif, l'étude se focalise sur les questions suivantes :

1. Existent-ils des caractéristiques morphologiques permettant de distinguer différentes populations ou morpho-espèces ?
2. Les éventuelles différences sont-elles validées par des différences de composition chimique dans les organes végétatifs ?
3. Quelle est la proximité phylogénétique de ces morpho-espèces ?
4. Finalement, combien d'espèces existent-ils ? Quelles seraient les nouvelles espèces ou celles qui devant être mises en synonymie ?

2 Matériels et méthodes

2.1 Site d'études

Trois sites d'études ont été sélectionnés sur base de la répartition des espèces étudiées (Figure 3).

2.1.1 Réserve biosphérique de Luki - R.D. Congo

La Réserve Biosphérique de Luki (RBL) est située dans la province du Congo-central au sud-ouest de la République Démocratique du Congo (5°28'–42' S, 13°4'–18' E) (Couralet et al., 2010). Elle est la partie la plus au sud de la forêt du Mayombe qui s'étend le long de l'océan Atlantique depuis la côte centrale du Gabon. Elle est connue à la fois pour sa grande diversité floristique et pour la présence d'arbre à intérêt sylvicole (Monteiro, 1962). Cette diversité floristique peut être expliquée notamment par la variabilité topographique engendrant une diversité de sols le plus souvent ferrallitiques et peu épais (>1,5 m). La roche mère de la forêt du Mayombe est principalement composée de schiste et de grès. Cependant, le métamorphisme ne s'étant pas réalisé de manière identique sur l'ensemble des roches, le soubassement géologique, et donc les sols, présentent une hétérogénéité importante (Donis, 1948; Monimeau, 1990). La RBL s'étend sur environ 33 551 hectares divisés en trois zones (zone centrale, zone tampon et zone de transition).

Les données climatiques (1959-2018) sont disponibles grâce à la station météorologique de la RBL. La température moyenne annuelle est de 23,4°C (+- 1,6) et une précipitation moyenne annuelle de 1232 mm avec une saison des pluies s'étalant d'octobre à mai. Malgré le faible taux de précipitations, peu propice aux forêts denses humides, l'influence océanique, la composition du paysage et l'effet autorégulateur de la végétation permettent le maintien d'une telle végétation (Sénéchal et al., 1989; Whitmore, 1990; Lubini, 1997).

La strate supérieure est caractérisée par un mélange d'espèces décidues et sempervirentes, tandis que les strates inférieures sont principalement composées d'espèces sempervirentes (Couralet et al., 2010). Les espèces de *Dialium* potentiellement présentes sont : *D.pachyphyllum*, *D.polyanthum*, *D.corbisieri*, *D.angolense* et *D.tessmannii* (Figure 1).

2.1.2 Forêt de Mpelu, territoire de Bolobo - R.D. Congo

La forêt de Mpelu est située dans le territoire de Bolobo, province du Mai-Ndombe en RDC (2°36.07' S, 16°28.54' E). Le paysage est une mosaïque paysagère forêt-savane. La température moyenne annuelle est de 25°C avec des précipitations annuelles oscillant entre 1500 et 1600 mm (Inogwabini et al., 2008), interrompues par deux saisons sèches (février et juillet-août) (Serckx et al., 2014).

La forêt de Mpelu est dominée par des forêts de *terra firma* (terre ferme) composées de plusieurs habitats différents : forêts secondaires âgées, forêts matures mixtes, forêts mono-dominantes vieillissantes, forêts galerie et forêts de *Marantaceae* (Serckx et al., 2014). Les espèces de *Dialium* potentiellement présentes sont : *D.corbisieri*, *D.angolense*, *D.zenkeri* et *D.guineense* (Figure 1).

2.1.3 Concession forestière de la CEB – Gabon

Precious Woods Gabon - Compagnie Equatoriale des Bois S.A. (PW-CEB) est une entreprise d'exploitation du bois basée depuis 1987 à Bambidie, Lastoursville (0°41.65' S - 12°59.01' E).

Située à l'est du territoire Gabonais, la concession PW-CEB est marquée par un climat de type AW selon la classification des climats de Köppen-Geiger (Beck et al., 2018). La température varie entre 21°C et 28°C et les moyennes annuelles des précipitations sont de 1 500 mm et 1 700 mm pour le Sud-Ouest et le Nord-Est de la concession respectivement (Precious Woods Gabon, n.d.). Deux saisons pluvieuses sont observées dans la zone, la « petite » s'étalant de février à mai et la seconde de septembre à novembre (Van Hoef, 2019). Le paysage de la concession est composé de plateaux et de collines oscillant entre 300 et 700 m d'altitude (Precious Woods Gabon, n.d.).

La majorité de la forêt gérée par PW-CEB est sempervirente avec une dominance des populations d'Okoumé (*Aucoumea klaineana*), Sorro (*Scyphocephalum mannii*) et de Béli (*Julbernardia pellegriniana*). Les espèces de *Dialium* potentiellement présentes sont : *D.guineense*, *D.tessmannii*, *D.lopense*, *D.angolense*, *D.englerianum*, *D.pachyphyllum*, *D.polyanthum* et *D.dinklagei* (Figure 1).

2.2 Herbarium de Meise

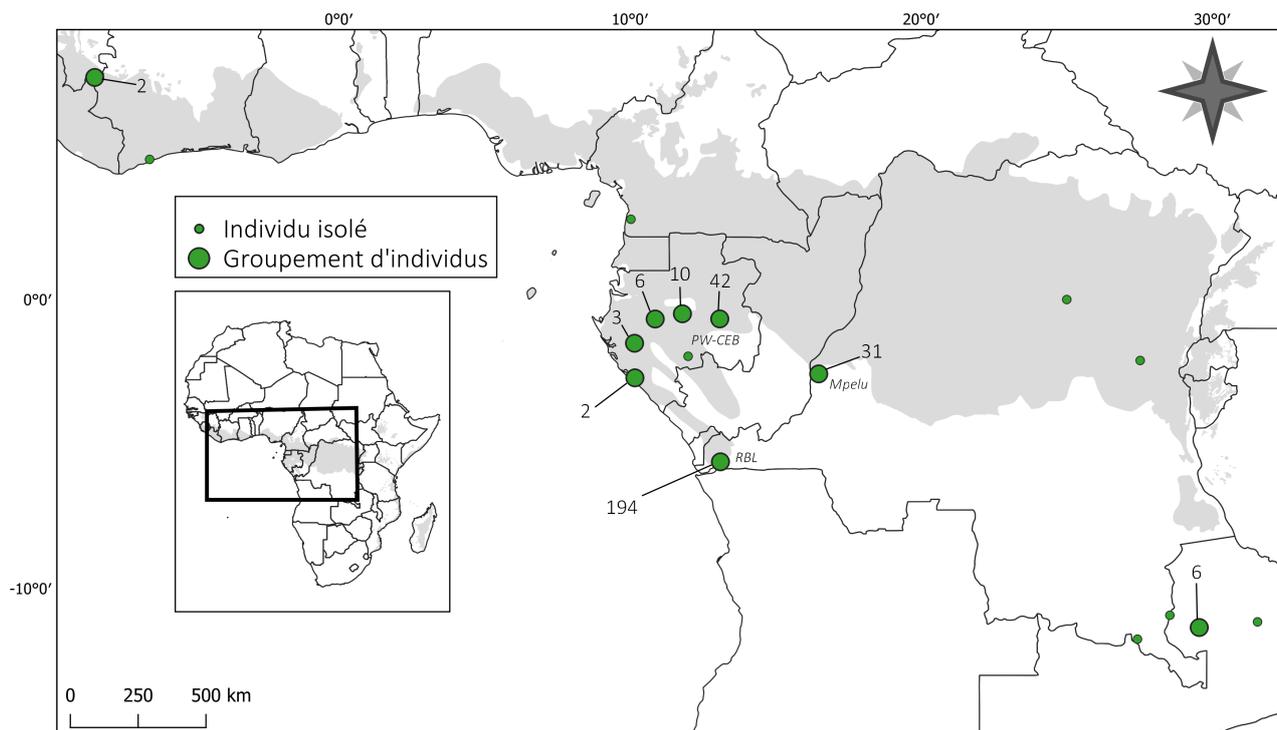


FIGURE 3 – Distribution géographique de l'ensemble des individus analysés [QGIS 3.16.3]

Par ailleurs, afin de pouvoir relier les échantillons collectés sur le terrain à des échantillons botaniques de référence, des herbiers disponibles au Jardin Botanique de Meise (Bruxelles) ont été étudiés, augmentant ainsi la diversité des lieux géographiques (y compris en Afrique de l'Ouest) et des espèces analysées. Les types des espèces visées ont été sélectionnés en priorité. L'Annexe 2 reprend l'ensemble des individus étudiés.

2.3 Collecte des données et récolte des échantillons

2.3.1 Espèces étudiées

Les espèces étudiées ont été en priorité celles dotées de 3 à 5 folioles (*Dialium pentandrum* et *D. pobeguinii* ayant des distributions et des caractéristiques florales bien spécifiques n'ont pas été incluse). Le Tableau 1 liste ces espèces et fait état des éventuelles synonymies.

Tableau 1 – Comparaison des espèces reconnues selon African Plant Database et selon Rojo (1982)

Espèce selon African Plant Database	Espèce selon Rojo (1982)
<i>D. aubrevillei</i>	<i>D. polyanthum</i>
<i>D. corbiseri</i>	<i>D. polyanthum</i>
<i>D. pachyphyllum</i>	<i>D. polyanthum</i>
<i>D. lopense</i>	-
<i>D. angolense</i>	<i>D. angolense</i>
<i>D. kasaiense</i>	<i>D. angolense</i>
<i>D. pachyphyllum</i>	<i>D. pachyphyllum</i>
<i>D. gossweileri</i>	<i>D. pachyphyllum</i>

Les échantillons ont été collectés sur le terrain ou prélevés à l'Herbarium de Meise.

Les individus collectés dans le cadre de ce travail ont été identifiés sur base de la clé de Bengono et al. (2021) (Annexe 1). Il s'est avéré qu'un morphotype ne pouvait être classé correctement, suggérant la présence d'une potentiellement nouvelle espèce. Il a été nommé *D.cf.lopense* en raison de sa proximité morphologique avec les *D.lopense*.

Les botanistes affirmaient autrefois que seul des *D.corbiseri* étaient présent à la RBL. Cependant, il a été récemment admis que les individus récoltés à la RBL n'étaient en réalité que des *D.pachyphyllum*. Toutefois, les botanistes de RDC distinguent parmi ceux-ci, les « maku » blancs et les « maku » rouges sur base de la couleur interne de la tranche. Dans la suite du document, les "maku" blancs et les "maku" rouge ont été gardé séparés afin de vérifier s'il s'agissait d'espèce différente.

Concernant les herbiers, les noms ont été attribués par les collecteurs. Il est donc possible que des erreurs de classifications aient été réalisées. Les types des espèces ont été prioritairement sélectionnés. Le Tableau 2 présente les échantillons d'herbiers collectés.

Tableau 2 – Informations sur les individus utilisés et les analyses qui leurs ont été réalisées. ✓ : Spectre sur feuille, ✓° : Spectre sur écorce, ✓ : Séquençage réussi, ✓* : Séquençage raté

ID	Nom attribué	Nom revu	Pays	Morpho.	Chim.	Génét.
Wieringa5221	lopense			✓		
Bash&Kisi5	angolense			✓		
Wieringa4617	angolense			✓		
Stijk384	angolense		Gabon	✓		
Breteler10753	angolense		Gabon	✓		
Breteler11125	angolense		Gabon	✓		
Breteler10485	angolense		Gabon	✓		
Stevart4766	angolense		Gabon	✓		
Wieringa5220	angolense		Gabon	✓		
Breteler15121	angolense		Gabon	✓		
Wieringa5582	angolense		Gabon	✓		
Wieringa2395	angolense		Gabon	✓		
Breteler14936	lopense		Gabon	✓		
Breteler15123	lopense		Gabon	✓		
Doucet403	lopense		Gabon	✓		
Wilk1524	lopense		Gabon	✓		
McPherson16244	lopense		Gabon	✓		
McPherson15801	lopense		Gabon	✓		
McPherson15800	lopense		Gabon	✓		
Leeuwen.12116	polyanthum		Cote d'Ivoire	✓		
McPherson21410	polyanthum		Guinea	✓		✓
McPherson21470	polyanthum		Guinea	✓		✓
Bidault1399	polyanthum		Gabon	✓		
Verstraete528	corbisieri		RDC	✓		✓*
Verstraete534	corbisieri		RDC	✓		
McPherson15736	pachyphyllum		Gabon	✓		✓
Wieringa2157	angolense		Cameroon	✓		
Wieringa2112	angolense		Cameroon	✓		
Harder2142	angolense		Zambia	✓		
Pope2195	angolense		Zambia	✓		
Eanshawe2678	angolense		Zambia	✓		
Brenan8047	angolense		Zambia	✓		
Richards12672	angolense		Zambia	✓		
Fanshawe3892	angolense		Zambia	✓		
White3096	angolense		Zambia	✓		
CorbisierBal1078	corbisieri	polyanthum	RDC			✓*
Gereau7553	corbisieri		RDC			✓*
CorbisierBal1642	tessmannii		RDC			✓*
Wieringa6197	tessmannii		Gabon			✓
Louis2315	pachyphyllum		RDC			✓*

ID	Nom attribué	Nom revu	Pays	Morpho.	Chim.	Génét.
Germain7324	pachyphyllum		RDC			✓*
Gilbert30	pachyphyllum		RDC			✓
vanderBurgt1490	aubevillei	pachyphyllum	-			✓*
Adam28842	aubrevillei	pachyphyllum	Liberia			✓
Zenker2360	pachyphyllum		Cameroon			✓
deBrieyJ.78	pachyphyllum		RDC			✓
Staner1400	polyanthum	pachyphyllum	RDC			✓
Donis1588	gossweileri	pachyphyllum	RDC			✓
Dubois745	polyanthum	pachyphyllum	RDC			✓
LeTestu7755	pachyphyllum		Gabon			✓*
GhesquiereT106	corbiseri	polyanthum	RDC			✓*
Evrard2575	angolense		RDC			✓*
Gillardin383	kasaiensis	angolense	RDC			✓*
Robyns1886	angolense		RDC			✓*
LouisJ.2881	excelsum		RDC			✓*
PierlotR.3270	excelsum		RDC			✓*
VanderBurgt1513	excelsum		RDC			✓
LaurentM.797	zenkeri		RDC			✓*
Zenker37700	zenkeri	densiflorum	Cameroon			✓
DoucetJ.L.6066	zenkeri		Gabon			✓
LouisA.M.321	soyauxii		Gabon			✓*
LeTestuG.1619	soyauxii		Gabon			✓

Enfin d'autres espèces ont été collectées lorsqu'elles étaient rencontrées : *D.zenkeri*, *D.excelsum*, *D.soyauxii*. Les informations génétiques disponibles sur GenBank d'un *D.schlechteri* (MN709806) et d'un *D.guineense* (MW628968) ont été utilisé lors des analyses génétiques.

2.3.2 Descriptions morphologiques

Au total, 260 individus ($\varnothing > 10\text{cm}$) ont été caractérisés morphologiquement sur le terrain et 46 individus proviennent d'herbiers. Les individus fertiles (présence de fruits ou de fleurs) ont été ciblés en priorité. La localisation de l'ensemble des individus est illustrée par la Figure 3.

Grâce à la littérature existante, des fiches techniques de terrain ont été conçues (Annexe 3). Pour des raisons de facilité, ces fiches ont été numérisées *via* l'outil ODK-Collect, permettant l'encodage électronique des données. Ainsi, pour chaque individu sélectionné, un formulaire est complété et enregistré. Toutes les observations n'étant pas systématiquement disponibles (absence de fruits, fleurs, etc.), certaines données sont manquantes. La base de données est consultable en ligne¹.

À la RBL, la hauteur de fût et celle de l'arbre ont été estimées à l'aide d'un Vertex. Les conditions de terrain n'offrant pas toujours une visibilité suffisante, certaines hauteurs de fût sont manquantes dans le jeu de données. À la CEB, les hauteurs ont été estimées visuellement ou au vertex. L'encodage

¹ Lien internet : <https://docs.google.com/spreadsheets/d/1a41qyuI36dgOFWdjlH9fjq7wCW/T9KLI5y01kTHdr5A/edit?usp=sharing>

des données métriques plus précises (taille des organes végétatifs et reproducteurs) a été fait à l'aide d'un pied à coulisse millimétrique.

Grâce à la charte de Munsell, les couleurs des différentes couches composant l'écorce ont été encodées. Initialement utilisée pour l'identification des couleurs des sols, elle a permis ici de nommer précisément les couleurs observées.

Une loupe botanique et un binoculaire ont également été utilisés, permettant l'observation de caractères non-distinguables à l'œil nu (pilosité, caractères floraux, etc.).

Pour l'ensemble des individus échantillonnés à la RBL et la plupart de ceux collectés à CEB-PW, une photographie de la tranche, de la feuille et des fruits a été réalisée quand ceux-ci étaient disponibles. Cela permet de conserver une trace des caractères éphémères tels que la couleur des feuilles, de l'écoulement ou encore des fruits, qui ont tendance à changer lors du séchage. De même, d'éventuelles vérifications a posteriori peuvent être faites (Fish, 2004).

Afin d'enrichir les herbaria de Belgique et de la RDC et de permettre des analyses a posteriori, au minimum trois exemplaires (herbiers) ont été réalisés par individu récolté à la RBL, dont un est destiné à l'herbarium de Luki. Le recours à un grimpeur expérimenté a été nécessaire afin de prélever les rameaux fertiles qui ont été utilisés pour la confection d'herbiers. Cependant, lorsque l'ascension était inenvisageable, des rameaux fertiles tombés au sol étaient prélevés. Ils étaient ensuite disposés dans une presse de terrain et séchés durant 3 jours dans un four à bois (Figure ??) (Fish, 2004).



FIGURE 4 – (A) préparation des herbiers sous-presses; (B) four à bois pour le séchage des herbiers; (C) récolte des rameaux fertiles

2.3.3 Prélèvements génétiques

Dans un premier temps, 46 échantillons foliaires provenant de l'herbarium de Meise ont été prélevés.

Dans un second temps, pour chaque individu analysé morphologiquement, un échantillon foliaire ($\sim 4 \text{ cm}^2$) a été prélevé et disposé dans une enveloppe papier elle-même déposée dans un sachet hermétique contenant du gel de silice. Ce dispositif permet de garantir une atmosphère propice à la conservation du matériel génétique. Les feuilles matures et non sénescentes sont à favoriser car elles contiennent une plus grande proportion d'ADN plastidique par cellule (Dodsworth, 2015), facilitant ainsi le séquençage. Dans le cas où, pour des raisons techniques, le matériel foliaire n'a pas pu être emporté, un échantillon de cambium a été prélevé. Il est nécessaire de récolter une languette de $\sim 3 \text{ cm}^2$ au minimum.

Au total, 95 échantillons ont été utilisés pour les analyses génétiques. Ils ont été choisis en fonction de leur morphotype et du lieu de récolte (Annexe 2).

2.3.4 Relevés environnementaux

Tout d'abord, la référence géographique et l'altitude a été relevée pour chaque individu utilisé dans cette étude grâce à un GPS « Garmin 64s ».

Par après, l'indice de Dawkins (1958), permettant d'estimer le statut social des individus, a été noté. Celui-ci se base sur la position de la couronne dans la canopée et la quantité de lumière directe et indirecte perçue par le houppier. Ainsi, les arbres sont classés en 5 catégories (Moravie et al., 1999) :

Tableau 3 – Explication de l'indice de Dawkins

Classes	Explications
<i>DAW1</i>	Arbre de sous-bois, totalement ombragé verticalement et latéralement par d'autres couronnes
<i>DAW2</i>	Arbre de sous-bois supérieur, totalement ombragé verticalement, légèrement exposé latéralement à de la lumière directe
<i>DAW3</i>	Arbre de la canopée inférieure, partiellement exposé verticalement
<i>DAW4</i>	Arbre de la canopée supérieure, couronne totalement exposée verticalement avec d'autres couronnes adjacentes latéralement
<i>DAW5</i>	Arbre émergeant, couronne entièrement exposée à la lumière, libre de toute compétition à la lumière dans un cône de 90° autour de la base de la couronne

Enfin, le type de sol (« terre ferme » ou « bord de rivière ou zone marécageuse ») et le type de

forêt (mature ou secondaire) dans lequel l'individu se trouvait a été mentionné.

2.4 Analyses morphologiques

Dans le but de différencier les types morphologiques, plusieurs analyses statistiques ont été réalisées sur le logiciel informatique *RStudio Version 1.2.5019*.

Dans un premier temps, une analyse en dendrogramme a été réalisée. Pour ce faire, une matrice de dissimilarité de Gower a été calculée et plusieurs méthodes ont été testées (Ward.D2, single, complete, average). Seule la méthode possédant le coefficient de corrélation le plus élevé et donc maximisant la différence entre les groupes a été retenue (Desgraupes, 2013 ; Allaer, 2017). Le coefficient de corrélation « C » est calculé entre les groupes formés par la méthode de clustering et la distance entre les individus de la matrice de Gower. Cette analyse permettra de comparer les groupes formés par le cluster et les morphotypes observés sur le terrain.

Par la suite, un modèle prédictif a été réalisé dans l'objectif de construire un arbre d'inférence conditionnel (*CIT*). L'intérêt ici est de prédire une variable expliquée sur base des variables explicatives. Il a donc été demandé de prédire le type morphologique des individus sur base de traits morphologiques récoltés. Ainsi, le jeu de données initial est d'abord divisé en deux sous-populations significativement différentes ($\alpha=0,05$) qui seront à leurs tours divisées en sous-populations. Afin de contrecarrer l'effet négatif des '*multiple comparisons problem*' dû aux inférences, la correction de Bonferroni est systématiquement appliquée. L'arbre s'arrête lorsqu'il ne trouve plus de variable permettant de séparer significativement les populations (Cheng et al., 2017). Le nombre d'individus échantillonnés possédant l'ensemble des mesures réunies étant rare, cette analyse a été réalisée sur les caractères foliaires, caractères du tronc et des fruits séparément.

Étant donné que les arbres d'inférences conditionnelles s'arrêtent lorsque que ceux-ci ne parviennent plus à séparer les groupes, certaines variables intéressantes ne sont pas reprises dans les *CIT* et doivent être analysées individuellement. Pour des raisons de clarté et d'intérêt, seul les *Dialium* 3 à 5 folioles ont été étudiés dans cette analyse. Pour ce faire, la normalité des populations a d'abord été testée en appliquant le test de Shapiro-Wilk (Royston, 1982). Lorsque la normalité de la population est vérifiée, une analyse des variances unidirectionnelles de type ANOVA ('*One-Way ANOVA*') a été réalisée (Chambers et al., 1992 ; Sokal et al., 1995 ; Azandi et al., 2021). Dans le cas contraire, une analyse non-paramétrique de Krustal-Wallis a été effectuée (Hollander et al., 2015 ; Azandi et al., 2021). Une comparaison des moyennes (*tests post-hoc*) a également été ajoutée afin de connaître les groupes significativement différents et représentée à l'aide de boîtes à moustaches (Figure 12). Plus

d'informations peuvent être consultées en Annexe 4, dans lesquelles sont reprises les comparaisons multiples des moyennes faites grâce au '*Fisher Least Significant Difference*' (Fisher, 1935).

2.5 Spectrométrie Infrarouge à Transformée de Fourier

La spectrométrie infrarouge (*IR*) se base sur l'observation et la mesure des vibrations moléculaires. Ainsi, l'énergie émise par l'infrarouge à une certaine longueur d'onde provoque une réaction unique en fonction des liaisons chimiques des molécules. L'observation de ces réactions permet la construction d'un spectre globale et ainsi, de créer l'empreinte moléculaire du matériel étudié (Curk et al., 1994; Rodriguez et al., 2000; Kim et al., 2004; Lu et al., 2008).

Dans cette étude, les mesures infrarouges ont été réalisées à l'aide de la spectroscopie Infrarouge à Transformée de Fourier (*FTIR*) (VERTEX 70v), couplée à une '*Attenuated Total Reflection*' (*ATR*). Cette technique analytique a pour avantage d'être rapide, non-invasive et elle offre une bonne résolution (Carballo-Meilan et al., 2014). De nombreuses études ont utilisé cette méthode dans le but de différencier plusieurs espèces (Kim et al., 2004; Ribeiro da Luz, 2006; Lu et al., 2008; Rana et al., 2008; Traoré et al., 2018).

2.5.1 Collecte des spectres

Les échantillons ont été broyés et tamisés (<1 mm) manuellement afin d'obtenir une granulométrie homogène, essentielle au bon fonctionnement de la *FTIR* (Reig et al., 2002). Tous les échantillons ont ensuite été séchés. Le séchage a été réalisé dans une étuve durant 43 heures à 35 °C, température à laquelle les composites secondaires ne se dégradent pas (M'Hiri, 2018). Une durée de séchage aussi longue permet d'assurer l'homogénéité de l'humidité des échantillons.

Une fois le séchage réalisé, trois répétitions de mesures spectrales ont été faites sur 75 individus afin d'améliorer la fiabilité des données et de limiter le biais lié à l'homogénéité des échantillons (Annexe 2). La composition chimique varie en fonction du matériel végétal analysé. Ainsi, les mesures spectrales ont été effectuée sur du matériel foliaire de 46 individus et sur les écorces de 29 autres individus. Chaque spectre a été créé sur base de 32 scans avec une résolution de 4 cm⁻¹, dans une gamme spectrale allant de 400 à 4000 cm⁻¹.

2.5.2 Analyses chimio-métriques

Une fois que les spectres ont été obtenus, des analyses chimio-métriques, *i.e.* statistiques, ont été réalisées à l'aide du logiciel *RStudio Version 1.2.5019*.

Afin de pouvoir traiter les spectres infrarouges, plusieurs pré-traitements ont été appliqués. Seuls les prétraitements donnant les meilleurs résultats ont été sélectionnés pour chacun des jeux de données, à savoir une ‘*Standard Normal Variate*’ (*SNV*) pour les feuilles et les écorces, suivie d’une dérivée première réalisée sur une fenêtre de 7 longueurs d’onde (Barnes et al., 1989) pour les spectres foliaires uniquement. La dérivée première a été réalisée à l’aide de l’algorithme Stavisky-Golay permettant donc de lisser la courbe et d’enlever les bruits inutiles de celle-ci. Cet algorithme fonctionne sur un certain intervalle de données sur lequel la dérivée sera réalisée ; au plus cet intervalle est grand, au plus la courbe va être lissée. Un intervalle de 7 nombres d’ondes a été sélectionné dans cette étude offrant les meilleurs résultats. Les valeurs extrêmes du jeu de données ont ensuite été retirées.

Afin d’étudier le potentiel discriminant de la FTIR, la *Partial Least Square – Linear Discriminant Analysis* (*PLS-LDA*) a été employée. Cette analyse est réalisée en deux temps : (i) Le modèle PLS permet la création de Variable Latentes (LVs), ou des combinaisons de variables², deux à deux orthogonales et expliquant le maximum de variance entre les variables à expliquer (Boulesteix, 2005), (ii) la LDA crée ensuite des fonctions de classement permettant de prédire les modalités de la variable à expliquer. Ainsi, un modèle prédictif basé sur un tirage aléatoire de 80% du jeu de données initial a été créé et les 20% restant ont servi à confirmer la robustesse du modèle. Ce tirage a été itéré 100 fois afin d’obtenir un pourcentage de prédiction correcte moyen. La sélection du nombre de LVs a été réalisée en observant l’optimum de prédication selon la Figure 5, soit les 28 premières LVs pour les spectres foliaires et les 22 premières pour les spectres d’écorce. Ces analyses ont été réalisées sur les feuilles et sur les écorces, à l’aide du package ‘*plsgenomics*’ (Boulesteix et al., 2018).

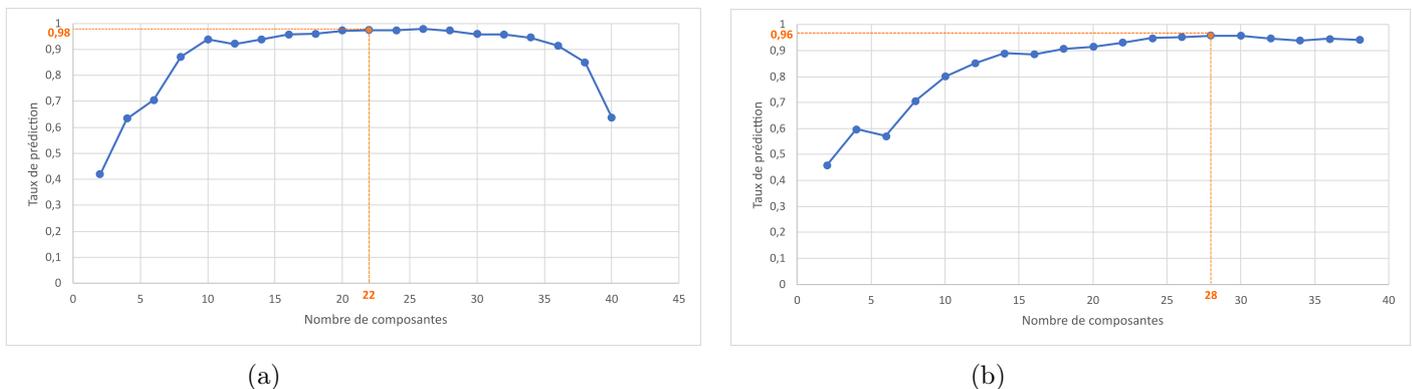


FIGURE 5 – (a) Taux de prédiction de la PLS-LDA en fonction du nombre de composante utilisée pour les analyses sur les feuilles et (b) sur les écorces

² Nombre d’ondes

2.6 Analyses génétiques

2.6.1 Préparation des bibliothèques génomiques et séquençage

Les analyses génétiques ont été réalisées sur 95 individus (Annexe 2). L'ADN a été extrait à partir de matériel foliaire ou cambial sec ainsi que sur des herbiers provenant du Jardin Botanique de Meise (Bruxelles).

Pour les échantillons provenant des herbiers (ADN ancien), l'extraction a été effectuée en suivant le protocole de Cappellini (2011) version 1.15. L'extraction d'ADN récent a, quant à elle, été réalisée en suivant les instructions du protocole *NucleoSpin 96 Plant II* (Macherey-Nagel). Ensuite, une quantification et une vérification de la qualité sur électrophorèse, suivies d'une sonication (si nécessaire), ont été effectuées grâce au Qubit 2.0 Fluorometer (Life Technologies, Invitrogen, Foster City, USA). Les fragments de taille supérieure à 1000 bp ont été sectionnés par sonication au Bioruptor Pico (Diagenode SA., Liège, Belgium) afin d'obtenir une moyenne de 400 bp.

Par la suite, les bibliothèques génomiques ont été préparées en suivant le protocole *NEBNext Ultra II DNA Library Prep Kit* (New England Biolabs). Les détails des manipulations sont consultables en Annexe 5. Une fois les bibliothèques acquises et une amplification sur support solide 'flow cell' réalisée, le séquençage en paire du génome a pu être effectué. Celui-ci a été réalisé avec un instrument *Illumina NovaSeq* à la plateforme GIGA (Liège, Belgique) pour produire 2 x 150 bp « *paired-end reads* » (*i.e.* séquençage du fragment génomique depuis chaque extrémité sur 150 bp). Le chapitre suivant explique la méthodologie du traitement des données brutes .

2.6.2 Analyses des données

Tous les prétraitements des données brutes issues du séquençage ont été effectués à l'aide du logiciel *GENEIOUS Prime 2021.2.2*.

Les séquences ont été mappées sur le génome de référence du *D.guineense* (MW628968) (Lee et al., 2021). Une vérification de la qualité du séquençage a été réalisée en comparant le gène *RbcL* obtenu avec ceux disponibles sur la plateforme NCBI-BLAST. Au total, 25 échantillon avec des concentrations en ADN très faibles après extraction, suggérant que les bibliothèques finalement obtenues ont été contaminées, n'ont plus été considérés pour le reste des analyses. Sur les 25 individus n'ayant pas pu être séquencés correctement, 84% proviennent des herbiers (Annexe 2). Par la suite, les séquences ont été alignées à l'aide de l'outil MAFFT (Katoh et al., 2013) et un consensus a été calculé. Ce dernier

a ensuite subi un nettoyage manuel visant à exclure les zones possédant un grand nombre de bases indéterminées ou ambiguës. Ainsi, l’alignement des plastomes, d’une longueur initiale d’environ 160 000 bp a été réduit à 120 296 bp. De même, une séquence consensus de 7 598 bp basée sur l’ADN ribosomale (*rDNA*) d’une dizaine d’individus a été réalisée. Celle-ci a servi de base pour l’alignement du reste des *Dialium*.

Enfin, l’utilisation de l’Inférence Bayésienne (*BI*) a permis la construction des arbres phylogénétiques. Pour ce faire, l’outil *MrBayes 3.2.6* (Ronquist et al., 2012) avec un model GTR (détails des paramètres en Annexe 6) a été utilisé. *Distemonanthus benthamianus* (MN604403) a été utilisé comme ‘*out-group*’. La certitude de chaque nœud de l’arbre phylogénétique créé est appréciée par une valeur allant de 0 à 1 (*Bayesian Bootstrap*) (Rubin, 1981).

2.7 Comparaison des méthodes

Pour terminer, une analyse comparative des matrices obtenues pour chaque analyse a été effectuée. Pour ce faire, six matrices de dissimilarité ont été calculées afin de permettre leur comparaison.

Une première matrice de dissimilarité a été établie en calculant la moyenne des dissimilarités partielles entre tous les individus en reprenant l’ensemble des caractéristiques foliaires *via* le package ‘*cluster*’ (Maechler et al., 2021). Le calcul de la distance entre les individus a été réalisé à l’aide de la formule de Gower (Gower, 2008) particulièrement utilisée pour les bases de données contenant les variables quantitatives et qualitatives (D’Orazio, 2013).

Deuxièmement, à l’aide des coordonnées GPS récoltées sur le terrain ou disponibles dans les herbiers, une matrice de distance géographique a été réalisée. Pour ce faire, le package ‘*raster*’ implémenté dans *RStudio Version 1.2.5019* a permis de calculer la distance géographique séparant chaque individu considéré.

Troisièmement, deux matrices de dissimilarité génétique ont été construites. Celles-ci ont été créées grâce à l’outil *MrBayes 3.2.6* (Ronquist et al., 2012) de *GENEIOUS Prime 2021.2.2*. Une matrice correspond à la dissimilarité observée dans le plastome (n=39) et l’autre dans le *rDNA* (n=37). Le même type de matrice a été calculé en ne considérant que le plastome des *D.pachyphyllum*, *MakuRouge* et *MakuBlanc*.

Enfin, une matrice de dissimilarité réalisée sur les analyses chimio-métriques a été faite. Celle-ci est également construite à l’aide de la formule de Gower (Gower, 2008).

Afin de mesurer le lien entre les matrices obtenues, le test de Mantel (Mantel, 1967) a été

effectué entre chaque matrice grâce au package ‘*vegan*’ (Oksanen et al., 2019). Celui-ci permet de calculer la corrélation inter-matrice et ainsi, d’avoir une vue d’ensemble sur la dissimilarité entre tous les individus considérés. Le coefficient de corrélation r est obtenu *via* le test de Pearson. Celui-ci oscille entre -1 (corrélation hautement négative) et 1 (corrélation hautement positive). Une corrélation inexistante entre deux matrices possèdera un r équivalent à 0. De plus, le coefficient de corrélation est accompagné d’une *p-valeur* ($\alpha=0,05$) permettant de confirmer ou non sa fiabilité statistique.

2.8 Bilan de la collecte de données

Cette étude a permis la caractérisation morphologique de 306 individus. Les analyses spectrales ont été réalisées sur 57 individus pour les feuilles et sur 15 individus pour les écorces. Le séquençage de l’ADN a été mené sur 97 individus majoritairement provenant des herbiers. La synthèse des données reprises dans cette étude sont représentées à la Figure 6.

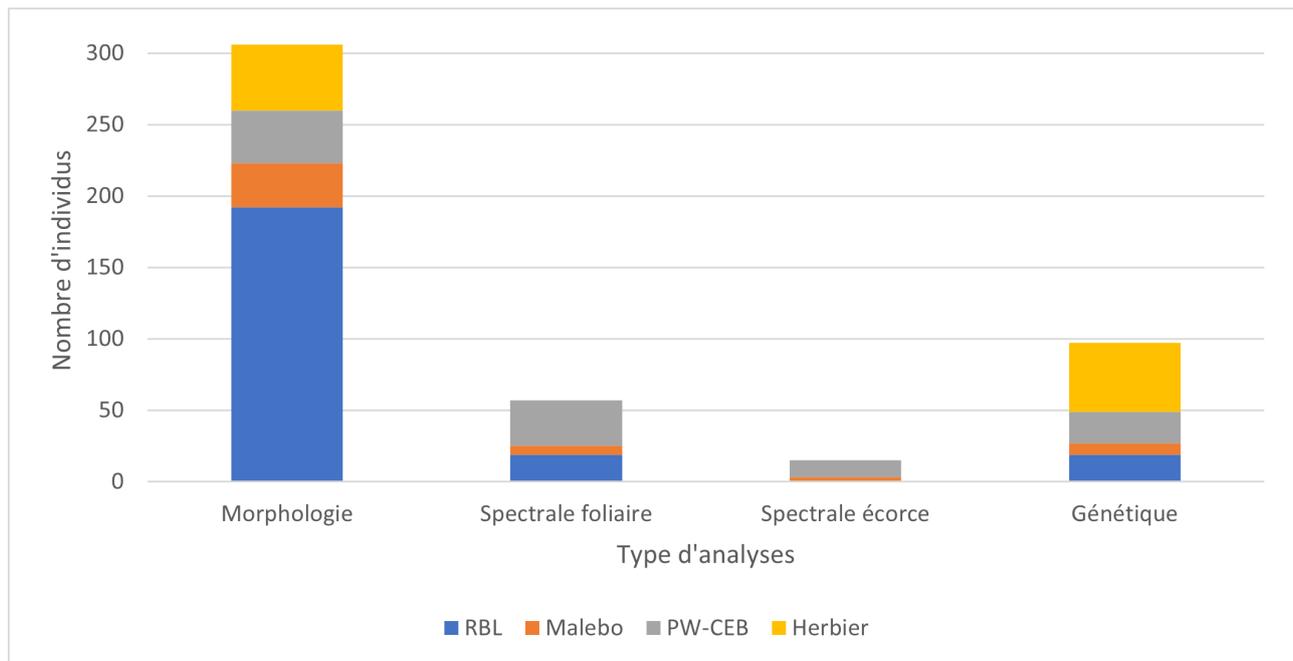


FIGURE 6 – Nombre d’individus utilisés en fonction du type d’analyses effectuées et de la zone d’études

Tableau 4 – Synthèse des morphotypes étudiés. Certains individus ayant été utilisés dans plusieurs analyses, la somme des colonnes ci-dessous ne correspond pas au nombre total d'individus échantillonnés.

	Morphotype	Commentaires éventuels	Morph.	Chim.	Genet.	Nombre de folioles
1	<i>D.pachyphyllum</i>	-	36	14	22	Complexe 3 à 5 folioles
2	<i>MakuRouge</i>	Potentiel <u>nouveau</u> morphotype identifié à la RBL sur base la couleur de la face interne de la tranche	136	7	6	
3	<i>MakuBlanc</i>	Potentiel <u>nouveau</u> morphotype identifié à la RBL sur base la couleur de la face interne de la tranche	22	4	4	
4	<i>D.corbisieri</i>	Uniquement disponible en herbier	2	-	2	
5	<i>D.angolense</i>	Uniquement disponible en herbier	22	0	7	
6	<i>D.cf.angolense</i>	-	6	6	5	
7	<i>D.polyanthum</i>	Uniquement disponible en herbier	6	-	9	
8	<i>D.lopense</i>	-	15	4	7	
9	<i>D.cf.lopense</i>	Potentiel <u>nouveau</u> morphotype identifié à PW-CEB sur base des caractéristiques foliaires	16	16	12	
10	<i>D.zenkeri</i>	-	11	4	7	Plus de 5 folioles
11	<i>D.excelsum</i>	-	34	8	11	
12	<i>D.soyauxii</i>	Uniquement disponible en herbier	-	-	2	

3 Résultats

3.1 Caractérisations morphologiques

3.1.1 Dendrogramme général

Seules les caractéristiques foliaires ont été conservées pour cette première partie d'analyse. Les observations foliaires ont pu être faites sur 207 individus de 11 morphotypes différents. La méthode d'agrégation pour la construction du cluster '*average*', possédant la corrélation la plus élevée ($c=0,99$) a été retenue pour le calcul du dendrogramme (Figure 7). Celui-ci a été coupé à une hauteur de $\sim 0,25$, permettant la création de 11 groupes. Chaque individu étant assigné à un groupe morphologique, il a été possible d'étudier la répartition des individus dans chaque groupe et ainsi, de comparer les morphotypes définis sur la base de critères visuellement observables (Figure 8) et *via* le cluster. Le dendrogramme identifie la présence de 4 groupes distincts (*MakuRouge* / *MakuBlanc* / *D.polyanthum* / *D.corbisieri* / *D.cf.angolense* / *D.angolense* / *D.pachyphyllum*, *D.lopense* / *D.cf.lopense*, *D.zenkeri* et *D.excelsum*), ce qui appuie les difficultés d'identification rencontrées sur le terrain.

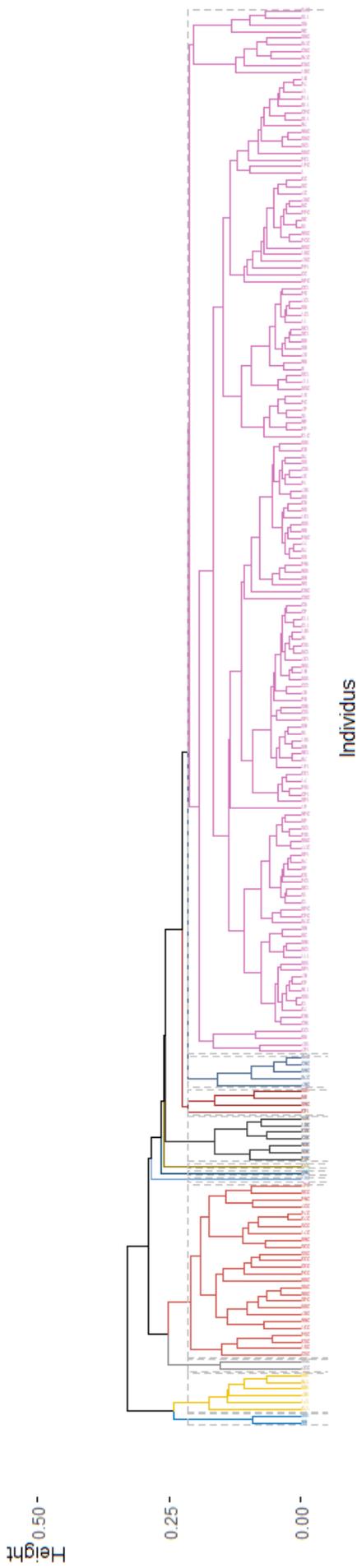


FIGURE 7 – Dendrogramme construit sur base des caractéristiques foliaires de 306 individus de 10 morphotypes de *Dialium*. L'arbre a été coupé à une hauteur $\sim 0,25$ permettant l'identification de 10 groupes morphologiques. La matrice de dissimilarité de Gower a permis la construction de ce dendrogramme.

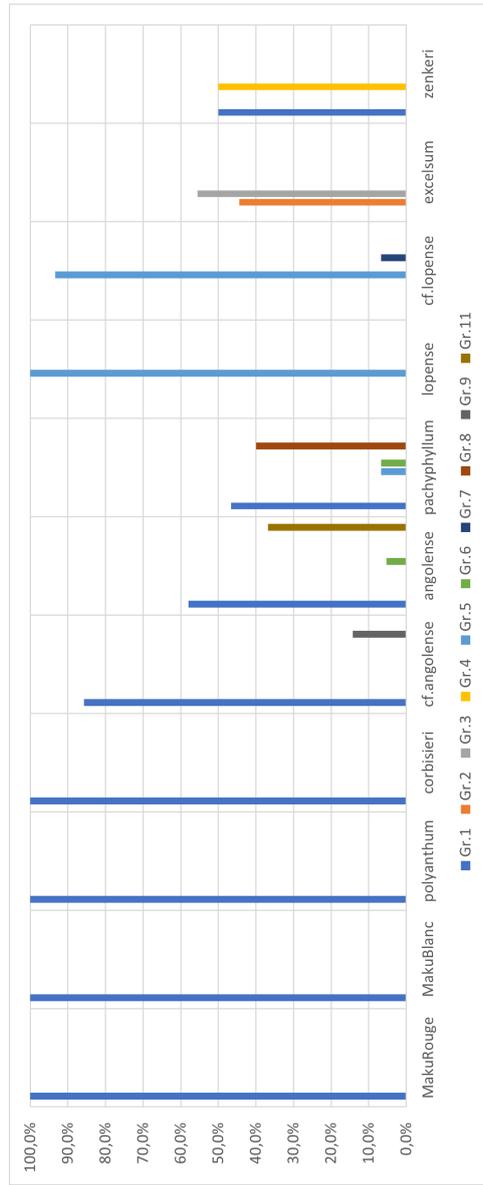


FIGURE 8 – Pourcentage de chaque morphotype au sein des différents groupes morphologiques générés par le dendrogramme

3.1.2 Arbres d'inférences conditionnels

Dans un premier temps, un arbre d'inférence conditionnel a été créé (Figure 9) en ne considérant que les caractères foliaires (34 variables). Celui-ci reprend les 11 morphotypes observés sur le terrain et présents dans les herbiers, pour un total de 207 individus. Une première séparation a lieu en observant le type de nervation. En effet, le groupe composé des *D.lopense* et des *D.cf.lopense* possède une nervation à mailles serrées et saillantes, contrairement aux autres morphotypes aux mailles discrètes. Par ailleurs, l'acumen des folioles du *D.cf.lopense* (n=15) est systématiquement aigu, effilé ou rétus. La majorité (n=8, 75%) des *D.lopense* n'a pas d'acumen ou un acumen obtus.

Les *D.excelsum* et *D.zenkeri* se séparent sur base du nombre de folioles (n=11, 100%).

Par la suite, le complexe *D.pachyphyllum*, *D.angolense*, *D.polyanthum*, *MakuRouge* et *MakuBlanc* se distingue plus difficilement. Toutefois, les *D.angolense* ont généralement une longueur de rachis inférieure ou égale à 29 mm. Ce critère ne permet pas de différencier le reste des *D.pachyphyllum* et des *D.polyanthum* mais bien des *MakuRouge* et *MakuBlanc* qui possèdent généralement un rachis de taille supérieure à 29 mm.

Les analyses des caractères morphologiques du tronc fournissent peu d'informations discriminantes sur les morphotypes (Figure 10). Cependant, deux groupes relativement distincts peuvent être observés, d'une part le groupe composé des *D.excelsum* avec les *D.zenkeri* au tronc lisse et d'autre part, le complexe des 3 à 5 folioles au tronc plus varié (écailles ou plaques irrégulières, lenticellées ou circulaires). De même, pourvus d'une écorce plus fine, les *D.excelsum* se démarquent des *D.zenkeri*.

Les caractères morphologiques du tronc permettent principalement de faire la distinction entre les *MakuRouge* et le reste du complexe sur base de la couleur de la face interne de la tranche, respectivement, blanc-crème ou orange-pâle et blanc.

Le dernier arbre présenté (Figure 11) a été construit sur base des caractéristiques des fruits de 9 morphotypes pour un total de 156 individus. Les *D.zenkeri* possèdent uniquement des gousses de forme ellipsoïde ou globuleuse. À l'inverse, les *MakuBlanc*, les *MakuRouge*, les *D.polyanthum*, les *D.lopense* et les *D.cf.lopense* semblent être caractérisés par des fruits de forme discoïde, discoïde/globulaire ou pyriforme. Les *D.cf.angolense* ont des fruits systématiquement discoïde et brun.

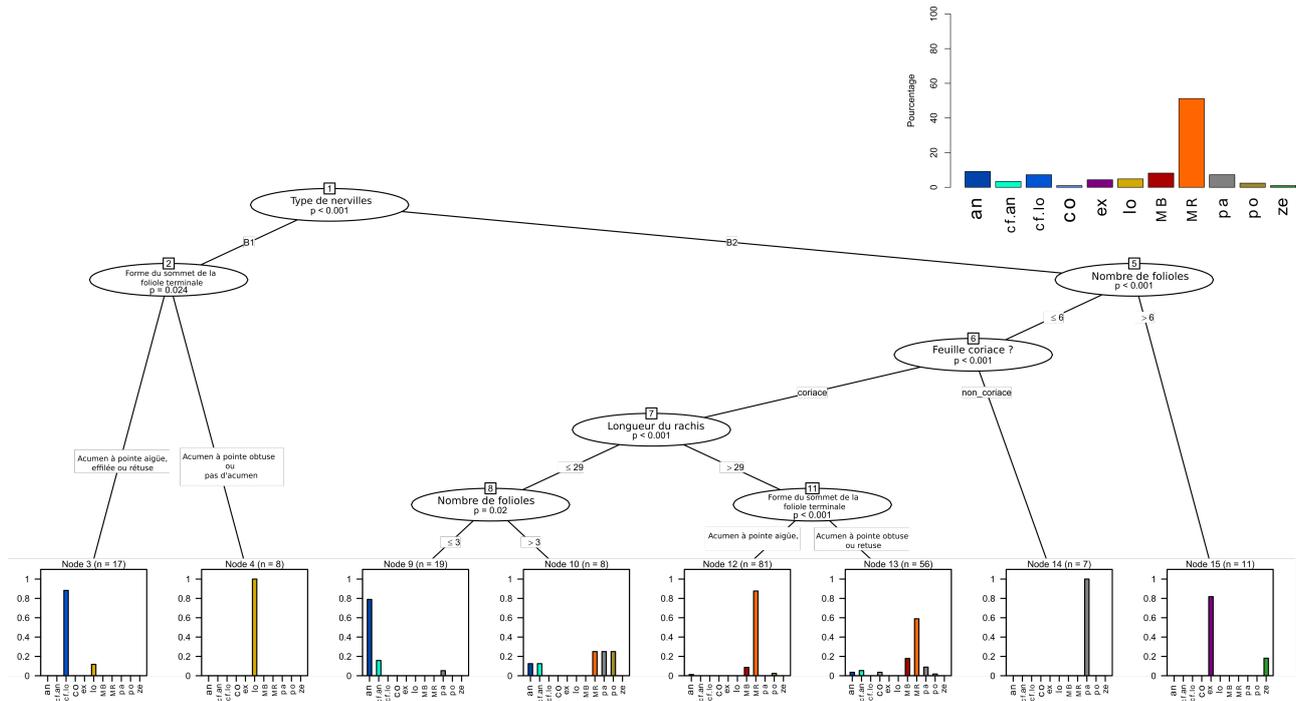


FIGURE 9 – (A) Arbre d'inférence conditionnel pour les 34 variables foliaires de 207 individus pour 10 morphotypes. Les mesures morphométriques sont en millimètres. (B) Histogramme du pourcentage par espèce dans le jeu de données des caractéristiques foliaires. an=*D.angolense* ; cf.lo=*D.cf.lopense* ; co=*D.corbisieri* ; ex=*D.excelsum* ; lo=*D.lopense* ; MB=*MakuBlanc* ; MR=*MakuRouge* ; pa=*D.pachyphyllum* ; po=*D.polyanthum* ; ze=*D.zenkeri*

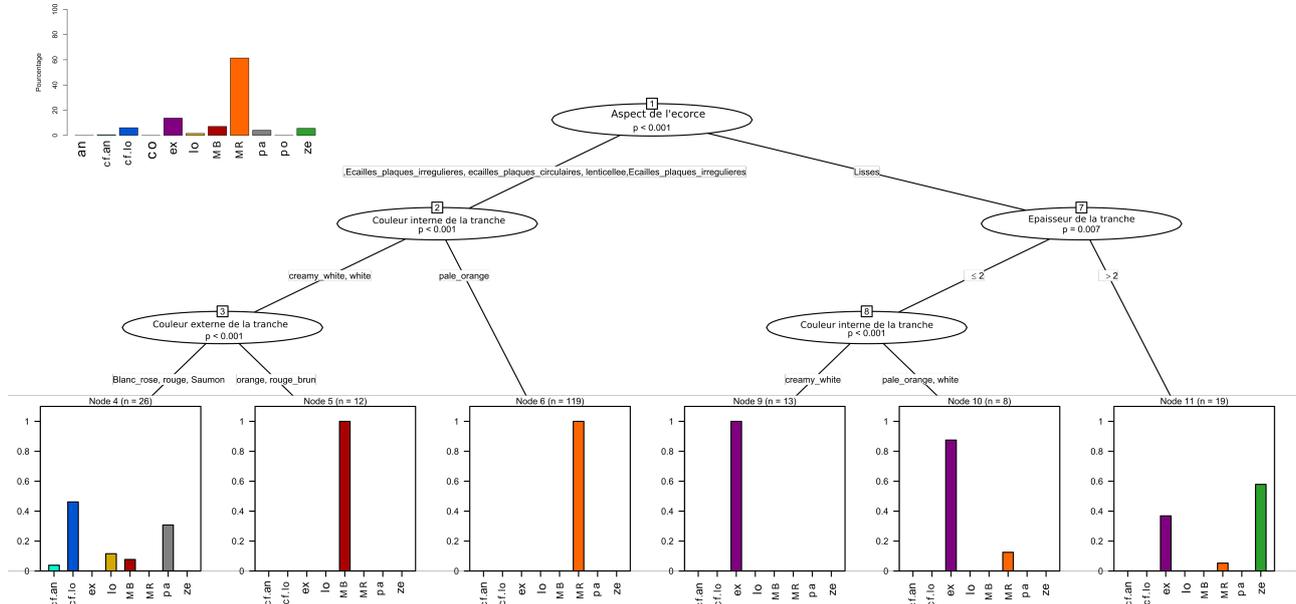


FIGURE 10 – (A) Arbre d'inférence conditionnel pour les 9 variables du tronc de 197 individus pour 8 morphotypes. (B) Histogramme du pourcentage par espèce dans le jeu de données des caractéristiques foliaires. an=*D.angolense* ; cf.lo=*D.cf.lopense* ; co=*D.corbisieri* ; ex=*D.excelsum* ; lo=*D.lopense* ; MB=*MakuBlanc* ; MR=*MakuRouge* ; pa=*D.pachyphyllum* ; po=*D.polyanthum* ; ze=*D.zenkeri*

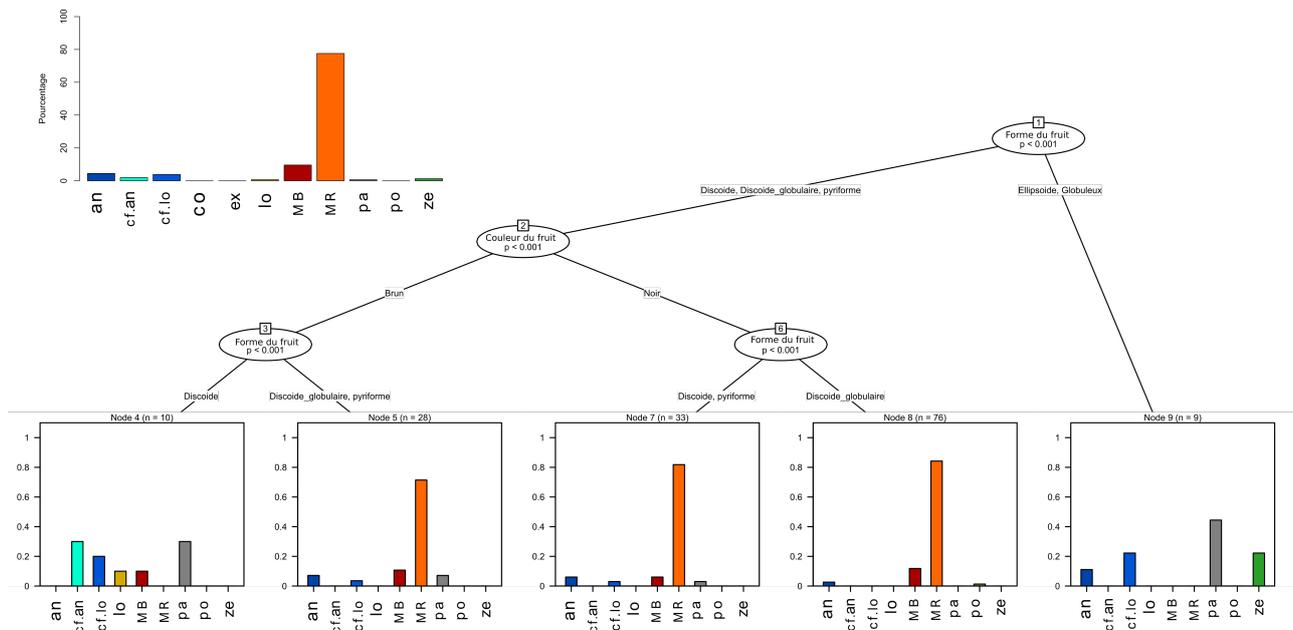


FIGURE 11 – (A) Arbre d’inférence conditionnel pour les 6 variables de fruit de 156 individus pour 7 morphotypes. (B) Histogramme du pourcentage par espèce dans le jeu de données des caractéristiques foliaires. an=*D. angolense* ; cf.lo=*D. cf. lopense* ; co=*D. corbisieri* ; ex=*D. excelsum* ; lo=*D. lopense* ; MB=*MakuBlanc* ; MR=*MakuRouge* ; pa=*D. pachyphyllum* ; po=*D. polyanthum* ; ze=*D. zenkeri*

3.1.3 Analyse des variables quantitatives

L’analyse des variables quantitatives permet d’affiner les critères de différenciation entre les morphotypes étudiés. Étant donné que les *Dialium* possédant plus de 5 folioles sont relativement bien discriminés dans les *CIT* présentés ci-dessus, seul le groupe 3 à 5 folioles sera considéré pour ces analyses (Figure 12). De même, les analyses précédentes distinguent correctement les *D. lopense* et les *D. cf. lopense* des autres morphotypes. Les comparaisons des moyennes présentées à la Figure 12 ont donc été réalisées d’une part entre les *D. lopense* et les *D. cf. lopense* et d’autre part sur le reste des *Dialium*.

Les *D. lopense* et *D. cf. lopense*, formant initialement un complexe, peuvent être distingués en comparant le ratio de la largeur sur la longueur des folioles basales. Ce ratio est plus important chez les *D. lopense* que chez les *D. cf. lopense* ($p=0,0064$). De même, la largeur de la foliole terminale et le ratio du pétiole sur le rachis sont des caractéristiques morphologiques qui permettent la distinction des deux morphotypes avec une p -valeur respective de 0,015 et 0,01. Enfin, le ratio longueur de la foliole terminale sur celle du petiolule est également significativement différente ($p=0,029$). Les différents critères morphométriques utiles à la différenciation de ces deux espèces sont repris dans le Tableau 5

Tableau 5 – Critères morphométriques utiles à la différenciation des *D.lopense* et des *D.cf.lopense*

	<i>D.lopense</i>	<i>D.cf.lopense</i>
Largeur foliole terminale	51,93 +-10,07 mm	39,4+-4,1 mm
Ration l/L foliole basale	0,54+-0,03	0,45+-0,04
Ratio pétiole/rachis	0,3157+-0,01	0,6273 +- 0,05
Ration long. foliole terminale sur le petiolule	0,0569+-0,01	0,0741 +- 0,01

Les *D.pachyphyllum* et les *D.angolense* peuvent être différenciés sur base de deux critères : la longueur du rachis ($p=0,0039$) et le ratio pétiole/rachis ($p=0,00018$). Etant donné qu'aucune différence significative ont été observée entre les *D.angolense* et les *D.cf.angolense*, ces critères sont valables également pour les *D.cf.angolense*. Les différents critères morphométriques utiles à la différenciation de ces deux espèces sont repris dans le Tableau 7.

Tableau 6 – Critères morphométriques utiles à la différenciation des *D. pachyphyllum* et des *D. angolense* / *D.cf. angolense*

	<i>D.pachyphyllum</i>	<i>D. angolense/D.cf.angolense</i>
Longueur du rachis	45,06+-7,44 mm	22 +- 7,5 mm
Ratio pétiole/rachis	0,4145+-0,02	1,13 +- 0,55

Quant aux *D.corbisieri*, ils se distinguent des *D.pachyphyllum* par leur longueur de rachis plus importante ($p=0,041$). Il est également possible de noter une différence entre les *D.corbisieri* et les *D.angolense* en considérant la longueur du rachis ($p=0,026$), la longueur, la largeur de la foliole terminale ($p=0,048$; $p=0,026$) et le ratio longueur de la feuille terminale sur celle du petiolule ($p=0,027$).

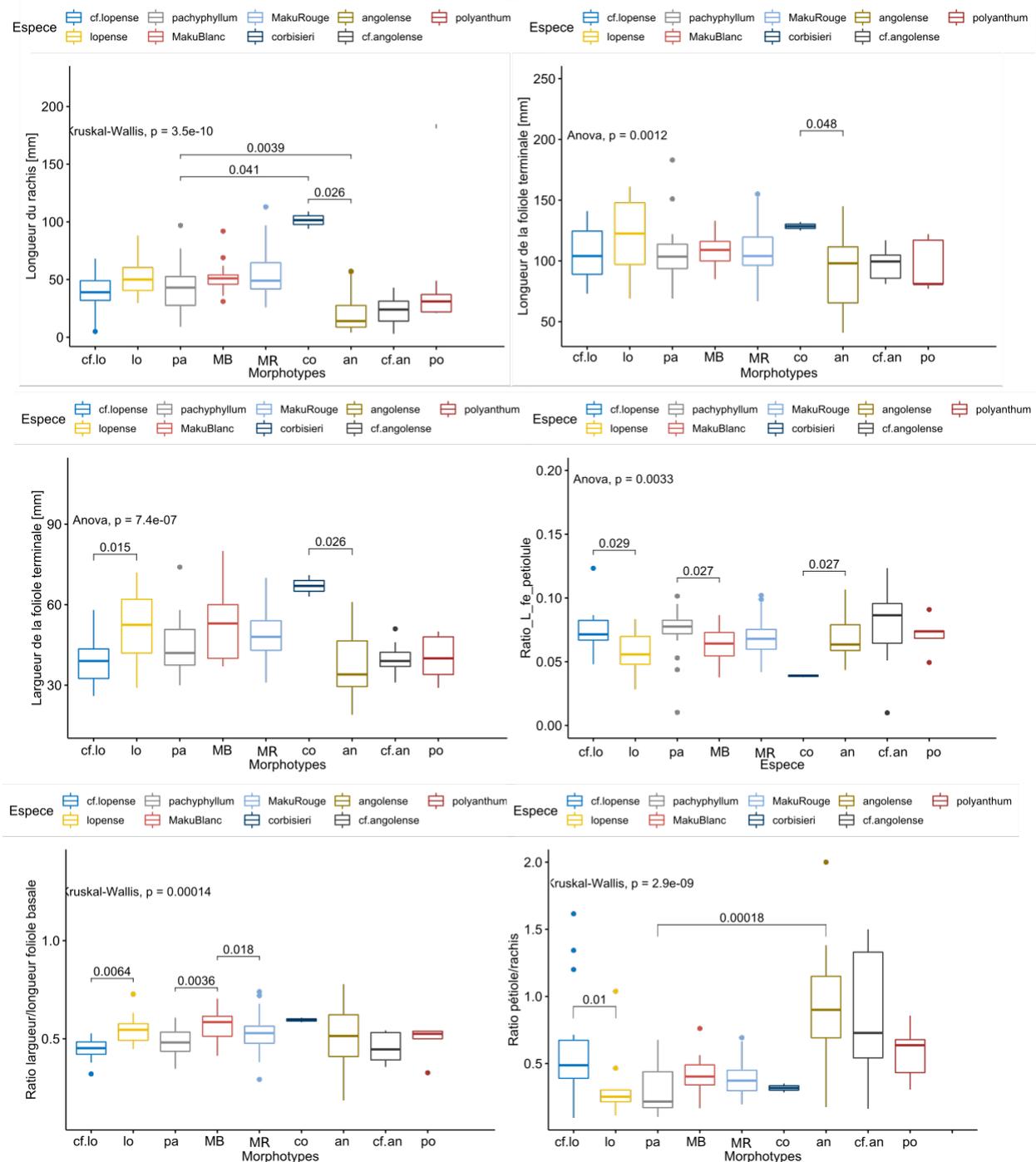


FIGURE 12 – Boîte à moustache des six caractères morphométriques les plus discriminant. an=*D. angolense*; cf.lo=*D.cf.lopense*; co=*D.corbisieri*; ex=*D.excelsum*; lo=*D.lopense*; MB=*MakuBlanc*; MR=*MakuRouge*; pa=*D.pachyphyllum*; po=*D.polyanthum*; ze=*D.zenkeri*

3.2 Caractérisations chimio-métriques

Une représentation factorielle du modèle le plus performant est présentée ci-dessous, d'une part, pour les spectres infrarouges caractérisant le matériel foliaire (Figure 13) et d'autre part, pour les écorces (Figure 14).

Le modèle *PLS-LDA* réalisé possède un taux de prédiction moyen de 95,8% pour les spectres foliaires et de 97,5% pour les écorces. En ne considérant que les spectres foliaires des *Dialium* 3 à 5 folioles, la moyenne de la prédiction chute à 93,3%.

Les analyses des spectres foliaires permettent l'identification de quatre groupes bien distincts (Figure 13). Tout d'abord, les *D.zenkeri*, les *D.excelsum*, les *D.cf.loponse* et les *D.loponse* sont entièrement séparés des autres morphotypes. Enfin, les morphotypes de *Dialium* 3 à 5 folioles sont plus étroitement associées entre elles. Toutefois, elles se scindent en deux sous-groupes : d'une part, les *D.pachyphyllum* avec les *D.cf.angolense* et d'autre part, les *MakuRouge* avec les *MakuBlanc*.

Concernant l'analyse des spectres provenant des écorces, tous les morphotypes étudiés sont correctement séparés (Figure 14). Contrairement aux analyses des spectres foliaires, les *D.pachyphyllum* semblent se démarquer des *D.cf.angolense*. Il en est de même pour les *D.cf.loponse* des *D.loponse*.

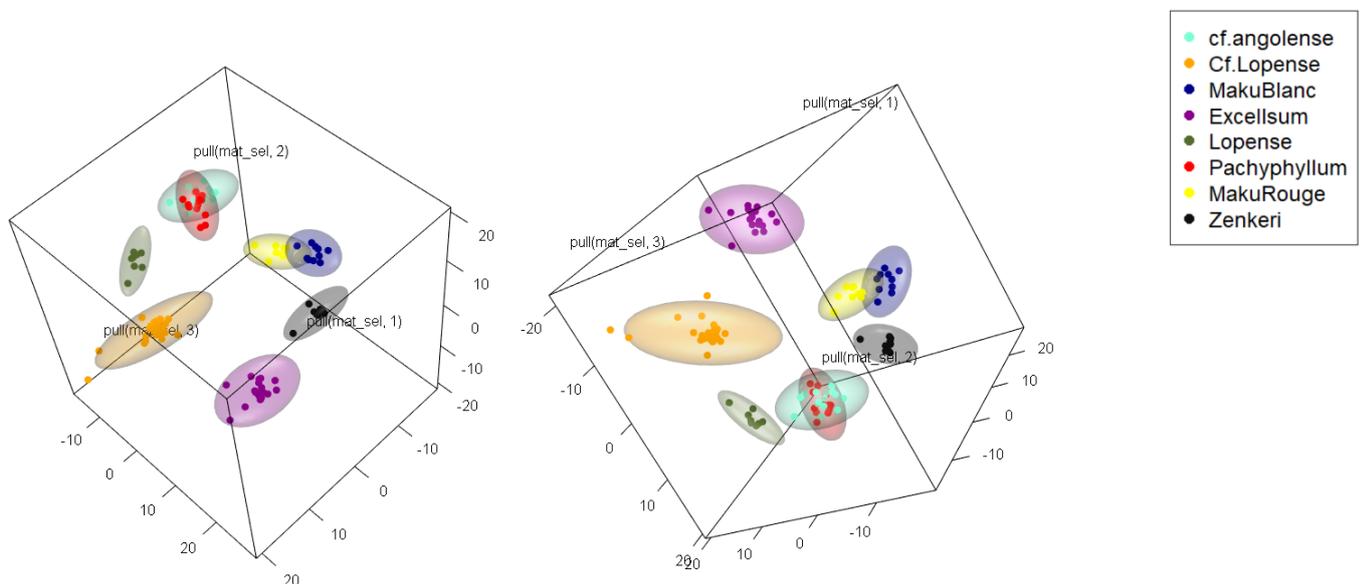


FIGURE 13 – Représentation, sous deux angles de vue, des scores des 3 premières variables discriminantes de la *PLS-LDA* pour les caractéristiques foliaires. Les ellipses de confiance sont calculées avec un coefficient de certitude de 95%

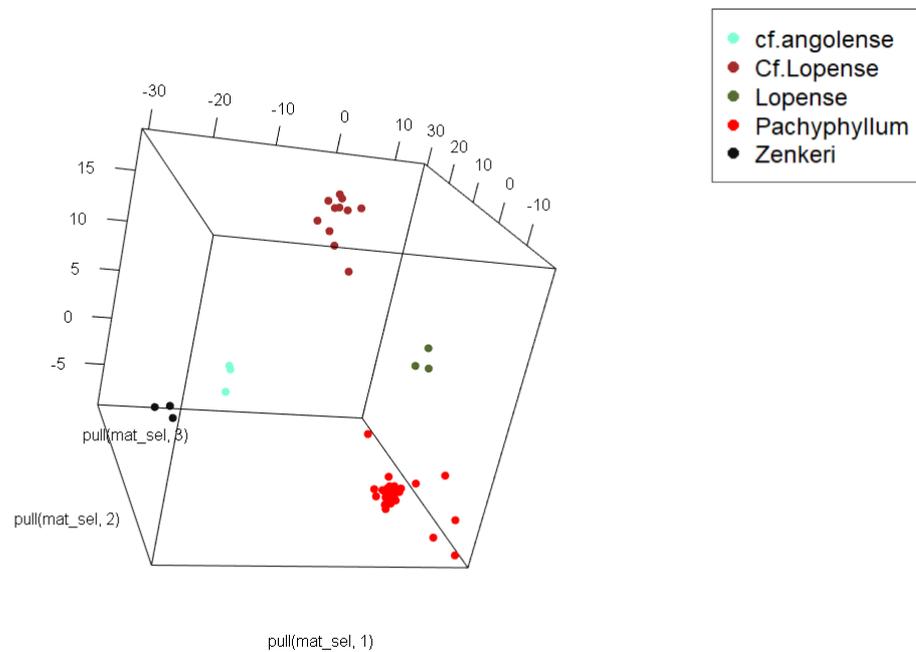


FIGURE 14 – Représentation des scores des 3 premières variables discriminantes de la PLS-LDA pour les caractéristiques des écorces.

3.3 Phylogénies

Au total, 66 *Dialium* ont été utilisés pour la construction de l'arbre phylogénétique à partir du ribosome (*rDNA*) et 68 individus pour l'arbre basé sur le plastome (*pDNA*). Deux individus ont été retirés de la phylogénie *rDNA* car le mapping n'était pas suffisamment bon. Afin de structurer l'interprétation des résultats, cette partie sera divisée en deux volets. D'une part, la phylogénie *pDNA* sera présentée et d'autre part, une comparaison topologique, *i.e.* de la structure générale des deux phylogénies sera réalisée.

La Figure 15 reprend les deux arbres phylogénétiques (*rDNA* et *pDNA*) réalisés dans cette étude. Une couleur unique a été attribuée à chaque morphotype. Par ailleurs, les groupes d'individus présents dans les deux phylogénies ont été reliés par un bandeau de couleur et numérotés. De même, les clades (*i.e.* groupes monophylétiques) discutés dans les chapitres suivants ont été explicitement colorés et numérotés.

3.3.1 Différences topologiques

Cinq grands groupes d'individus sont obtenus au sein des deux arbres phylogénétiques créés et sont présentés à la Figure 15. Une concordance évidente peut être observée entre les trois premiers groupes d'individus et les trois premiers clades (Figure 15).

Par ailleurs, le groupe 4 est composé à 85% de *MakuRouge* et de *MakuBlanc*, provenant tous de la RBL (RDC). Curieusement, deux *D.excelsum* font également partie de ce groupe génétique. Enfin, le groupe 5 est composé de quatre *D.pachyphyllum* issus, chacun, de la forêt de Mpelu (RDC).

3.3.2 Phylogénie *pDNA*

Le Clade 1 est composé de *D.excelsum* (n=4, 100%) qui se distinguent nettement des autres morphotypes dans les deux phylogénies. Cependant, tous les *D.excelsum* ne sont pas groupés, deux d'entre eux sont en effet retrouvés ailleurs dans l'arbre. Par ailleurs, le *D.schlechteri* (MN709806) est génétiquement proche de ce groupe.

Le Clade 2 représente un groupe monophylétique reprenant l'ensemble des *D.zenkeri* étudiés. De même, les *D.soyauxii* du Gabon et le *D.guineense* semblent génétiquement proches des *D.zenkeri*.

Par après, le Clade 3 regroupe deux *D.polyanthum* (66,6%) de Guinée et un *D.pachyphyllum* (initialement attribué aux *D.aubrevillei*) du Libéria. Quant aux *D.polyanthum* du Gabon, il ne semble pas avoir de lien génétique notable avec les autres individus de la même espèce.

L'ensemble des *D.pachyphyllum*, des *MakuBlanc*, des *MakuRouge*, des *D.angolense* et des *D.cf.lopense* sont repris dans le Clade 4. Dans ce dernier, les morphotypes forment des groupes polyphylétiques. En effet, un groupe monophylétique composé de la majorité mais pas de l'entièreté des *D.angolense* est formé. Les *D.cf.lopense* se divisent en deux groupes monophylétiques.

Enfin, le Clade 5 reprend la majorité (60%) des *D.lopense*.

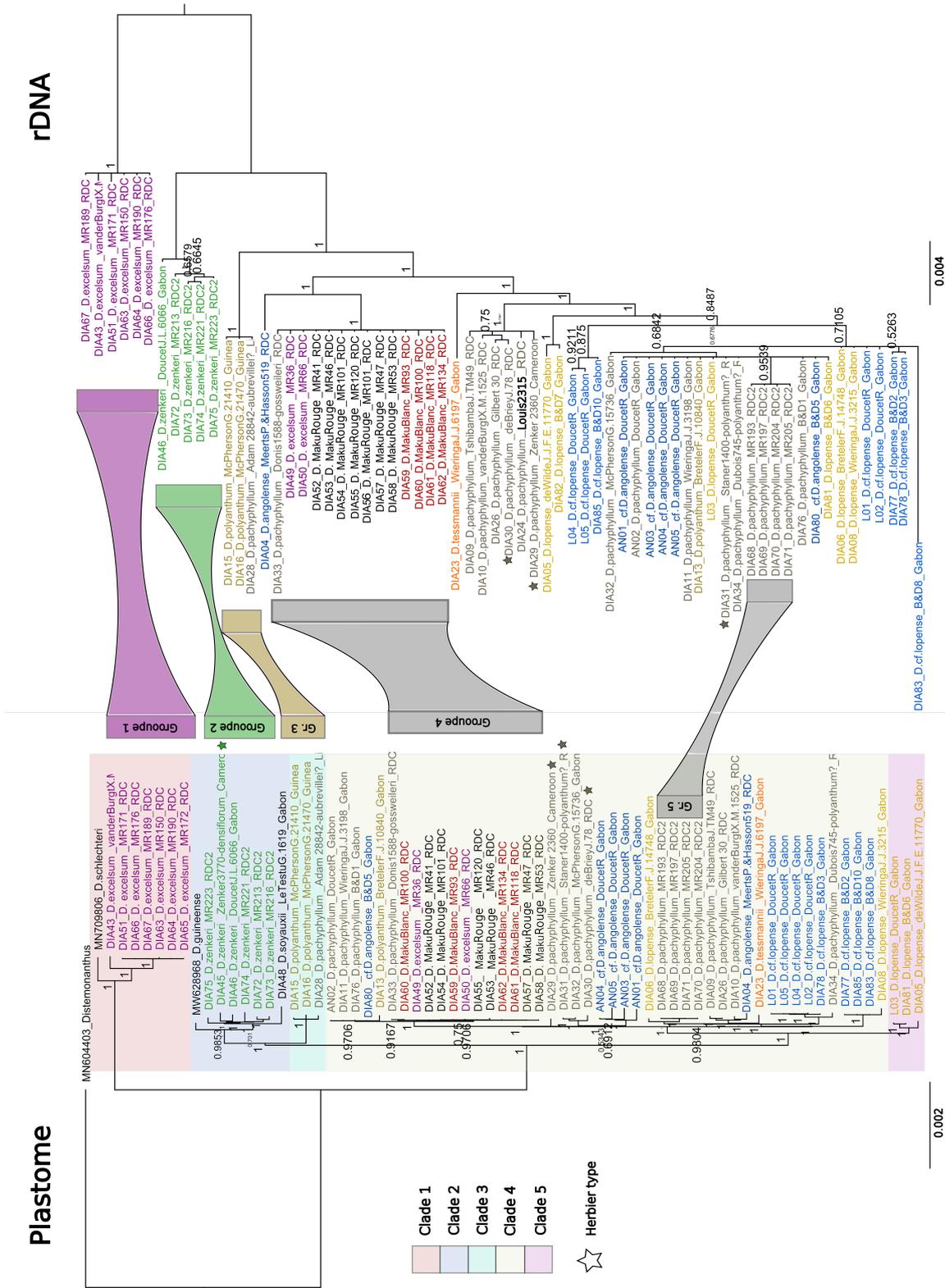


FIGURE 15 – Arbres phylogénétiques. À droite, l’arbre phylogénétique construit sur base du plastome (120000 bp) ; à gauche, l’arbre phylogénétique obtenu sur base de l’ADN ribosomale (7700 bp). Les deux arbres ont été construits à l’aide du logiciel *GENEIOUS Prime 2021.2.2* et de l’outil *MrBayes 3.2.6* (Ronquist et al., 2012). Chaque morphotype possède une couleur unique. Les individus de référence sont marqués par une étoile

3.4 Comparaison des matrices générées pour les différentes analyses

La comparaison des matrices de dissimilarité montre une corrélation forte entre la matrice établie sur base de l'ADN chloroplastique et celle construite sur base de l'ADN ribosomale ($r=0,92$; $p=0,001$). Une très légère corrélation entre les matrices génétiques ($rDNA$ et $pDNA$) et les caractères foliaires peut être observée, avec respectivement $r=0,54$ ($p=0,001$) et $r=0,43$ ($p=0,001$).

L'étude de la corrélation entre la matrice de dissimilarité chimique et la matrice plastidique offre un $r=0,5692$ et une p -valeur=0,001. Les analyses génétiques et chimiques semblent donc être légèrement corrélées.

Aucune corrélation n'a pu être établie entre la matrice de distance géographique et les matrices génétiques. Toutefois, en isolant le plastome des *D.pachyphyllum*, des *MakuRouge* et *MakuBlanc*, une haute corrélation a pu être démontrée avec la géographie ($r=0,93$; $p=0,016$).

Tableau 7 – Corrélation entre les matrices calculées dans chaque analyse. Le coefficient de corrélation r est obtenu *via* le test de Pearson. Celui-ci oscille entre -1 (corrélation hautement négative) et 1 (corrélation hautement positive). Une corrélation inexistante entre deux matrices possèdera un r équivalent à 0. De plus, le coefficient de corrélation est accompagné d'une p -valeur ($\alpha=0,05$) permettant de confirmer ou non sa fiabilité statistique.

	$rDNA$ (n=37)	$pDNA$ (n=39)	$pDNA$ pour <i>D.pachyphyllum</i> , <i>MakuRouge</i> et <i>Maku-</i> <i>Blanc</i> (n=14)	Caract. foliaires (n=39)	Coordonnées géogra- phiques	Chimio- métrie (n=25)
$rDNA$ (n=37)						
$pDNA$ (n=39)	$r=0,92$ $p=0,001$					
$pDNA$ pour <i>D.pachyphyllum</i> , <i>MakuRouge</i> et <i>Maku-</i> <i>Blanc</i> (n=14)	-	-				
Caract. foliaires (n=39)	$r=0,542$ $p=0,001$	$r=0,4251$ $p=0,001$	$r=-0,1769$ $p=0,79$			
Coordonnées géographiques	$r=0,074$ $p=0,267$	$r=-0,0071$ $p=0,407$	$r=0,926$ $p=0,016$	$r=0,170$ $p=0,052$		
Chimio-métrie (n=25)	-	$r=0,569$ $p=0,001$	-	-	-	

4 Discussions

4.1 Caractères morphologiques discriminants

Les observations morphologiques réalisées dans cette étude ont permis d'apporter des précisions et d'augmenter le nombre de critères quant à l'identification de certaines espèces du genre *Dialium*. La majorité des critères utilisés dans cette étude sont observables durant toute l'année, offrant un avantage majeur pour les travaux de terrain et de prospection forestière.

Tout d'abord, une première séparation simple et attendue a été soulignée par notre étude. Les caractères foliaires et du tronc permettent aisément de différencier les *Dialium* 3 à 5 folioles des *Dialium* composés de plus de 5 folioles. Les espèces étudiées du premier groupe ont des écorces écailleuses alors que dans le second le tronc est lisse. Au sein même de ce second groupe, des précisions ont pu être apportées. Les caractères du tronc, tels que l'épaisseur de la tranche, offrent un critère discriminant pour le *D.zenkeri*. Toutefois, ce genre de mesure peut être corrélé à la hauteur ou au diamètre de l'individu mesuré (Pimont et al., 2014; Bauer et al., 2020). Ainsi, un test de corrélation de variable a été effectué afin de vérifier l'éventuelle existence de biais. Des *p-valeurs* non-significatives ont été obtenues, rejetant donc l'hypothèse d'une quelconque corrélation problématique.

Les nouveaux morphotypes initialement établis et observés à la RBL n'ont pas pu être confirmé par les analyses morphologiques de notre étude. Seule la couleur interne de la tranche (caractère utilisé pour la différenciation du morphotype) différencie les *MakuBlanc* des *MakuRouge*. Malgré un échantillonnage important des deux morphotypes, avec 22 *MakuBlanc* et 136 *MakuRouge*, aucune différence foliaire n'a pu être démontrée. Ce groupe semble donc homogène et devrait être assimilé à une seule espèce, à moins que l'observation d'organes reproducteurs (pas de fleurs observées) ne le contredise. Ce groupe paraît par ailleurs homogène d'un point de vue génétique (cf. Figure 15).

Cette étude a également permis d'apporter plusieurs critères dans la différenciation des *D. angolense* /*D.cf.angolense* par rapport au *D.pachyphyllum*. Les mesures morphométriques des feuilles ont permis de souligner une série de variables significativement différentes entre les deux morphotypes. La couleur de la face interne et externe de la tranche semble également être un critère intéressant de différenciation. Cependant, le faible nombre de *D.cf.angolense* échantillonnés ne permet pas de tirer de conclusions à ce propos. De même, un biais lié au jugement personnel de l'observateur doit être pris en compte dans l'interprétation des résultats.

Par ailleurs, les *D.cf.lopense* montrent de nombreuses différences morphométriques et visuelles

par rapport aux *D.lopense*. En plus des caractères mesurés dans cette étude, les *D.cf.lopense* possèdent une nervation tertiaire plus marquée permettant sa classification rapide. Ces analyses morphologiques ont donc permis de confirmer la présence d’une nouvelle morpho-espèce.

Il semblerait que les fruits des *Dialium* ne possèdent pas de différence significative entre les morpho-groupes étudiés dans ce travail. Les fruits des *D.zenkeri* semblent tout de même se distinguer par leur forme systématiquement ellipsoïdale ou globuleuse. Ces résultats sont cependant à nuancer au vu de la taille de l’échantillonnage. Toutefois, plusieurs études utilisent les caractères morphologiques des fruits pour l’identification de certaines espèces (Rojo, 1982 ; Bengono et al., 2021).

Il aurait été intéressant d’augmenter le nombre et la diversité des échantillons utilisés dans cette analyse. En effet, les analyses morphologiques ont été réalisées sur environ 306 individus dont une grande majorité de *MakuRouge*. Certains morphotypes, comme le *D.corbisieri* ou les *D.polyanthum*, sont peu représentés dans le jeu de données. De même, considérer davantage de planches botaniques, en consultant d’autres herbaria, aurait permis d’inclure un plus grand nombre d’espèces (*e.g. D.gossweileri*). Augmenter l’échantillonnage considéré aurait également offert une plus large diversité de lieux étudiés.

Une étude morphologique sur base des planches botaniques scannées des herbaria pourrait être envisagée. En effet, le nombre conséquent de planches botaniques disponibles en ligne offre la possibilité de comparer les morphotypes du genre (1437 planches de *Dialium* rien que pour la collection de l’herbarium de Meise). Bien souvent accompagnées d’une échelle, des mesures morphométriques peuvent facilement être obtenues à partir de logiciels, tel que ‘Fiji- IMAGEJ’ (Schindelin et al., 2012 ; Schneider et al., 2012). Toutefois, la fiabilité de telles mesures devra, avant tout, être étudiée en les comparant à des mesures classiques.

Notons également que les caractères floraux et la description des plantules auraient pu apporter de précieuses informations quant à la classification des morpho-espèces (Seeland et al., 2017). Les différences florales pourraient traduire un système de pollinisation variable qui serait également intéressant à étudier (Van Der Niet et al., 2014). Les connaissances palynologiques du genre, déjà détaillées par Rojo (1982), pourraient également être approfondies.

4.2 Caractérisation chimique des morphotypes

Les analyses FTIR réalisées dans notre étude ont permis de mettre en évidence les différences chimiques entre certains morphotypes étudiés.

³ Les groupes, i.e. morphotypes, recherchés par l’analyse sont préalablement définis.

La PLS-LDA étant une analyse semi-supervisée³, il existe une influence engendrée par la création à priori des groupes recherchés. En effet, pour effectuer une PLS-LDA, il est nécessaire de mentionner l'appartenance de chaque individu à son morphotype. Afin d'éviter de biaiser l'analyse en attribuant un numéro unique à chaque morphotype et donc en les hiérarchisant (*e.g.* *D.pachyphyllum*=1, *D.angolense*=2, *MakuBlanc*=3, etc.), une matrice binaire a été créée évitant ainsi le 'two-class problems' (Huang et al., 2003; Tang et al., 2014).

Cette analyse a permis de démontrer l'existence d'une différence spectrale entre plusieurs morpho-espèces. La composition chimique des *D.cf.lopense* permet de les distinguer des *D.lopense*, appuyant une fois de plus la présence d'un nouveau morphotype. Par contre, *D.cf.angolense* se différencie peu de *D. pachyphyllum*. Les *MakuBlanc* et les *MakuRouge* sont regroupés mais bien distinct du reste des morphotypes.

Dans le cas où les analyses morphologiques ne permettent pas de classifier avec certitude un individu, une analyse FTIR devrait pouvoir identifier avec un haut degré de fiabilité le taxon associé.

L'intérêt des analyses dans l'infra-rouge pour le genre *Dialium* a donc pu être démontré. En augmentant le nombre de répétitions et en les comparant à des résultats génétiques plus précis, la FTIR pourrait offrir un moyen rapide et économiquement plus intéressant que le séquençage.

Bien que les analyses spectrales aient montrées des différences notables entre les morphotypes étudiés, une étude plus précise de la composition chimique des feuilles et des écorces pourrait être menée. Celle-ci permettrait d'obtenir de nouvelles informations utiles à la caractérisation du genre. De même, il ne faut pas omettre l'éventuel biais engendré par des périodes de récolte légèrement différentes des échantillons. En effet, bien que le séchage ait été réalisé de manière totalement homogène, l'évolution des composés chimiques du matériel analysé en fonction du cycle phénologique ou des variations environnementales est fort probable (Euring et al., 2012; Buitrago et al., 2016). L'échantillonnage ayant été effectué sur une période d'environ cinq mois, cette éventualité ne doit pas être exclue. Par ailleurs, l'étude de Durak et al. (2020) souligne l'importance de la méthodologie de préparation des échantillons. Par exemple, il a été démontré que le type de séchage peut influencer les données observables sur les spectres FTIR. Cette étude révèle également le manque de connaissance concernant l'influence de la méthodologie sur les résultats obtenus.

4.3 Analyses génétiques

A l'inverse du genre *Entandrophragma* (Monthe et al., 2019) ou *Guibourtia* (Tosso, 2018), le genre *Dialium* ne possède pas une phylogénie claire et facilement interprétable, du moins en considérant les

noms attribués par les collecteurs sur le terrain. Ceci est particulièrement vrai pour le morpho-groupe 3 à 5 folioles. Les analyses de l'ADN plastidique et ribosomale ne permettent pas totalement d'appuyer les différences observées d'un point de vue morphologique. Cependant, plusieurs hypothèses peuvent être évoquées pour expliquer ces résultats.

4.3.1 Différenciations génétiques

4.3.1.1 Différences topologiques

La comparaison de la phylogénie *rDNA* et *pDNA* permet tout de même certaines observations concluantes. En effet, un clade se retrouvant dans les deux phylogénies, peut a priori être considéré comme une espèce ou un groupe d'espèces bien distinct.

Premièrement, les *D. excelsum* forment un groupe divergent, tel que suggéré par les deux phylogénies (Groupe 1 ; Bootstrap = 1).

Les *D. zenkeri* constituent un groupe monophylétique bien soutenu (Groupe 2 ; Bootstrap = 0,99).

Tel qu'observé dans d'autres études, les individus provenant du Haut-Guinéen (HG ; Groupe 3) sont également génétiquement isolés (Gomez et al., 2009 ; Koffi, 2010 ; Boom et al., 2021). De nombreux haplotypes endémiques ont été découverts dans l'HG (Ley et al., 2014). Cet endémisme s'explique probablement par la formation du '*Dahomey Gap*' (DG), ayant entraîné une divergence particulière entre populations conspécifiques de part et d'autre de celui-ci (Hardy et al., 2013). Ainsi, tous les individus provenant de l'Afrique de l'Ouest (Guinée et Libéria), repris dans notre étude, forment un groupe génétique distinct (Groupe 3 ; Bootstrap = 1). Selon Rojo (1982), *D. aubrevillei* serait synonyme de *D. polyanthum*. Des échantillons de cette espèce en provenance du Bas Guinéen n'ayant pu être analysés, il est impossible de préciser si *D. aubrevillei* devrait être réhabilitée ou non.

Enfin, deux autres groupes (Gr. 4 et Gr. 5) sont également retrouvés dans les deux phylogénies. Il semblerait qu'un lien géographique justifie cette différenciation. Le groupe 4 est composé de trois morphotypes dont tous les individus proviennent de la RBL (RDC). Un tel regroupement au niveau des plastomes laisse penser à un phénomène de captures chloroplastiques (cf. chapitre 4.3.2.) entre espèces géographiquement proches. Cependant, la correspondance de ce groupe avec l'ADN ribosomal suggère plutôt qu'il n'existe qu'une seule espèce et donc que les morphotypes "*MakuBlanc*" et "*MakuRouge*" correspondent des variations intra-spécifiques au sein du groupe. Celui-ci comprenant le *D. gossweileri*,

reclassé par Rojo (1982) en *D.pachyphyllum*, il est donc possible que cette espèce doive être réhabilitée. Ce groupe se distingue en effet du groupe 5 uniquement composé de *D.pachyphyllum* provenant de la forêt de Mpelu (RDC).

4.3.1.2 Phylogénie *pDNA*

Comme mentionné plus haut dans les résultats, les trois premiers groupes d'individus obtenus par les deux arbres phylogénétiques concordent parfaitement. Nos analyses ont donc permis de mettre en évidence la présence de trois clades d'espèces génétiquement distincts (clades 1, 2 et 3).

Le quatrième clade suggère qu'il existe un lien entre la proximité géographique des *D. pachyphyllum* et leur parenté plastidique. En effet, les *D.pachyphyllum* utilisés dans notre étude proviennent de six zones différentes réparties dans quatre pays : RDC (RBL [*MakuRouge* et *MakuBlanc*], forêt de Mpelu, Centre et Est de la RDC), Cameroun, Gabon et Libéria. L'arbre phylogénétique fourni par l'analyse du plastome identifie six groupes paraphylétiques de *D.pachyphyllum*. Seuls trois individus (DIA30, DIA31 et DIA32) ne sont pas correctement classés. Hormis l'interprétation visuelle de l'arbre phylogénétique, l'analyse des matrices de dissimilarité par le test de Mantel ($r = 0,93$; $p = 0,016$) confirme la corrélation entre la proximité géographique et le plastome des individus de *D.pachyphyllum*. Notons également que le morphotype « *MakuBlanc* » observé dans la Réserve Biosphérique de Luki n'est pas génétiquement isolé du reste de la population des *MakuRouge* de cette région. L'ensemble de ces observations confirment la possible réhabilitation de *D.gossweileri*.

Par ailleurs, les deux premiers clades sont uniquement composés d'individus dont les feuilles sont composées de plus de 5 folioles. Il existe donc un lien fort entre la génétique et le nombre de folioles.

4.3.2 Phénomène d'introggression et tri de lignée incomplet

Cette étude a permis de mettre en évidence le manque de congruence entre la taxonomie et les phylogénies pour les espèces dont les feuilles sont composées de 3 à 5 folioles. De nombreuses pistes de réflexion peuvent être explorées.

Premièrement, les noms d'espèces considérés sont attribués par les collecteurs. Il est donc possible, vu la ressemblance entre les morphotypes, que des erreurs aient été commises. Le fait que la plupart des types prélevés en herbier n'aient pas amplifié complexifie l'interprétation.

En outre, l'absence de résultats monophylétiques pourrait être expliquée par une '*incomplete*

lineage sorting' (*ILS*), *i.e.* le plastome observé ne semble pas correspondre à la taxonomie établie sur base des caractères morphologiques. Ce phénomène peut être dû à une radiation trop récente des espèces et/ou à une taille de population particulièrement large (Boom et al., 2021). Cependant, ceci semble peu probable au vu du recouvrement important du séquençage effectué sur le plastome (~120 000 bp) et sur l'ADN nucléaire (~7 600 bp). A l'inverse, l'information fournie par les gènes n'est pas systématiquement identique. En effet, ceux-ci n'ont pas évolué de la même manière au sein du genre. Ainsi, il est possible que l'observation d'une combinaison de gènes provoque des contradictions entraînant une phylogénie confuse.

Par ailleurs, l'introgession ou '*introgressive hybridization*' est un phénomène relativement commun impliquant le transfert de gènes d'une espèce à une autre (Eaton et al., 2015). L'apparition de similitudes dans le plastome pourrait donc s'expliquer par des flux menant à des captures chloroplastiques entre les espèces de *Dialium* 3 à 5 folioles.

De nombreuses études réalisées sur les espèces d'*Heracleum* soulignent la non-correspondance entre la génétique et la taxonomie. Ceci pourrait être dû à l'utilisation de marqueurs génétiques inappropriés (Daemi-Saeidabad et al., 2020) ou à une radiation spécifique trop récente que pour laisser une signature phylogénétique sur des marqueurs évoluant lentement (*rDNA*) ou facilement introgressés (*pDNA*). Une approche de génétique des populations avec des marqueurs suffisamment variables (microsatellites) ou très nombreux (SNP, *single nucleotide polymorphysm*) pourrait s'avérer utile pour vérifier la corrélation entre la différenciation morphologique et la différenciation génétique. Ces répétitions au sein du génome suivent la loi de l'hérédité de Mendel et sont particulièrement abondantes. Leur longueur varie généralement d'une espèce à l'autre et d'un individu à l'autre. Elles permettent donc de connaître les liens génétiques entre espèces et entre individus et ont déjà prouvé leur efficacité (Monthe et al., 2018).

4.4 Combien d'espèces d'Eyoum ?

4.4.1 Une nouvelle espèce de *Dialium* ?

Les individus nommés "*D.cf.lopense*" dans ce travail se distinguent nettement des autres taxons étudiés, tant du point de vue morphologique que chimique. D'un point de vue génétique leur position est moins claire. Les figures 16 et 17 montrent les différences entre cette morpho-espèce et *D.lopense*.

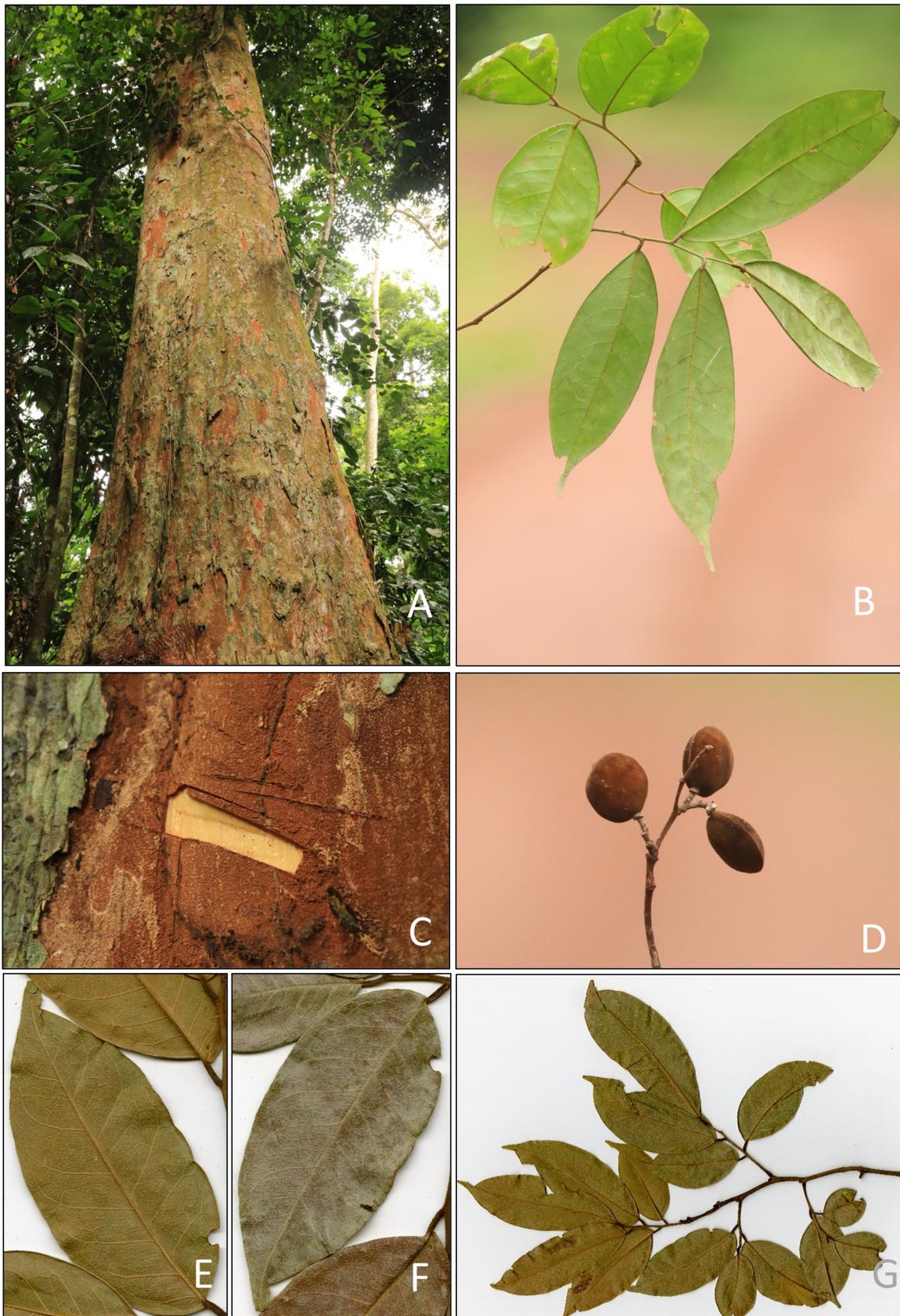


FIGURE 16 – Illustrations photographiques de de *D.cf.lopense* (PW-CEB). (A) Fût, (B) Feuille, (C) Tranche, (D) Fruits, (E) et (F) Face inférieur et face supérieur d'une foliole et (G) Herbier

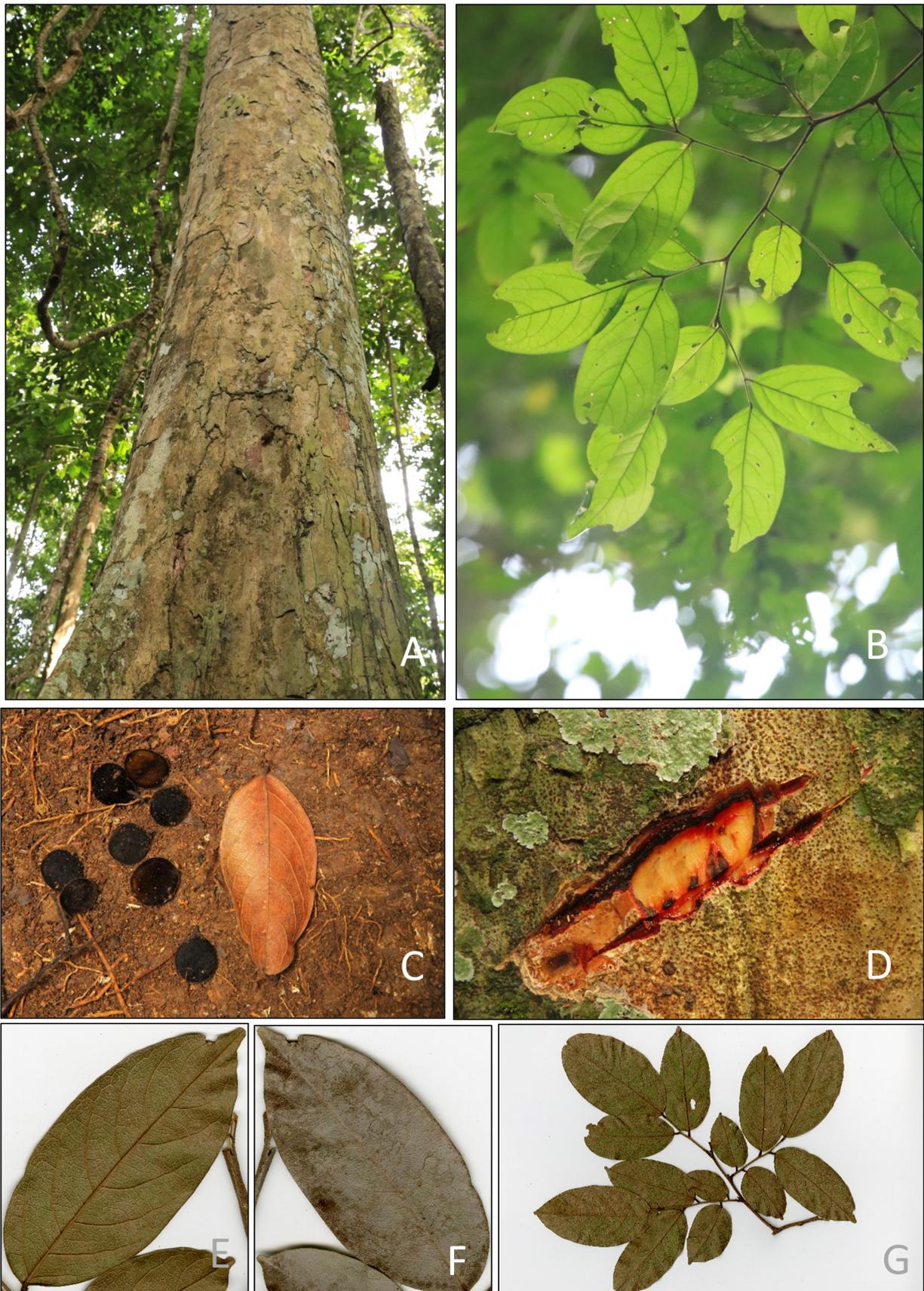


FIGURE 17 – Illustrations photographiques de de *D.lopense* (PW-CEB). (A) Fût, (B) Feuille, (C) Fruits et (D) Tranche, (E) et (F) Face inférieure et face supérieure d'une foliole et (G) Herbarier

4.4.2 *D. gossweileri*, une espèce à réhabiliter ?

En début d'étude, l'hypothèse de l'existence d'un nouveau morphotype nommée « *MakuBlanc* » a été faite. Cependant, toutes les analyses effectuées dans ce travail suggèrent qu'il s'agit de la même espèce que les « *MakuRouges* » assimilés au *D.pachyphyllum*. En effet, les analyses morphologiques n'ont pas permis d'apporter de nouveaux critères de différenciation. Les analyses chimio-métriques ne font aucune différence entre les deux morphotypes. Il en est de même pour les analyses génétiques qui les regroupent. La principale différence observée entre les deux 'morphotypes' faisait référence à la couleur interne de leur tranche, critère difficilement objectivable. Il n'est pas impossible que ce critère soit influencé par la quantité et la couleur de l'exsudat, elle-même influencée par la position sociologique de l'individu dans le peuplement. En effet, l'influence du climat sur le flux de sève a déjà été prouvée (Cienciala et al., 2000), l'accès à la lumière pourrait, lui aussi, avoir une incidence. Cependant, les deux populations échantillonnées à la RBL semblent avoir les mêmes proportions d'individus pour les mêmes classes de Dawkins (Annexe 7).

Le groupe de la RBL comprenant l'individus initialement *D.gossweileri*, il est donc possible que cette espèce doive être réhabilitée, Rojo (1982) considérant que la seule la pilosité des filaments des étamines n'est pas un critère suffisant pour séparer cette espèce de *D.pachyphyllum*.

La figure 18 montrent un individu collecté dans à la PW-CEB et assimilés à *D.pachyphyllum* et la Figure 19 montre les *MakuRouge* et *MakuBlanc* de la RBL.



FIGURE 18 – Illustrations photographiques de *D. pachyphyllum* (PW-CEB). (A) Fût, (B) Feuille, (C) Fruits et (D) Tranche, (E) et (F) Face inférieure et face supérieure d'une foliole et (G) Herbar



FIGURE 19 – Illustrations photographiques de *D. pachyphyllum* (PW-CEB). (A) Fût de *MakuBlanc*, (B) Tranche de *MakuRouge*, (C) Tranche de *MakuBlanc*, (D) Feuille de *MakuRouge*, (E) Fruits de *MakuRouge* et (F) Herbarier de *MakuRouge*

4.4.3 *D. angolense* une espèce présente en forêt dense humide ?

D'après Rojo (1982), *D. angolense* serait absent de notre zone d'étude car elle se limiterait aux galeries forestières des milieux ouverts. Les individus identifiés comme étant des *D. cf. angolense* dans cette étude l'ont été sur base des caractéristiques des feuilles trifoliolées. Néanmoins, l'analyse génétique n'a pas permis de les séparer des *D. pachyphyllum*. Des incertitudes demeurent donc quant à l'identification certaine de l'espèce. La figure 20 illustre un individu attribué à *D. cf. angolense*.

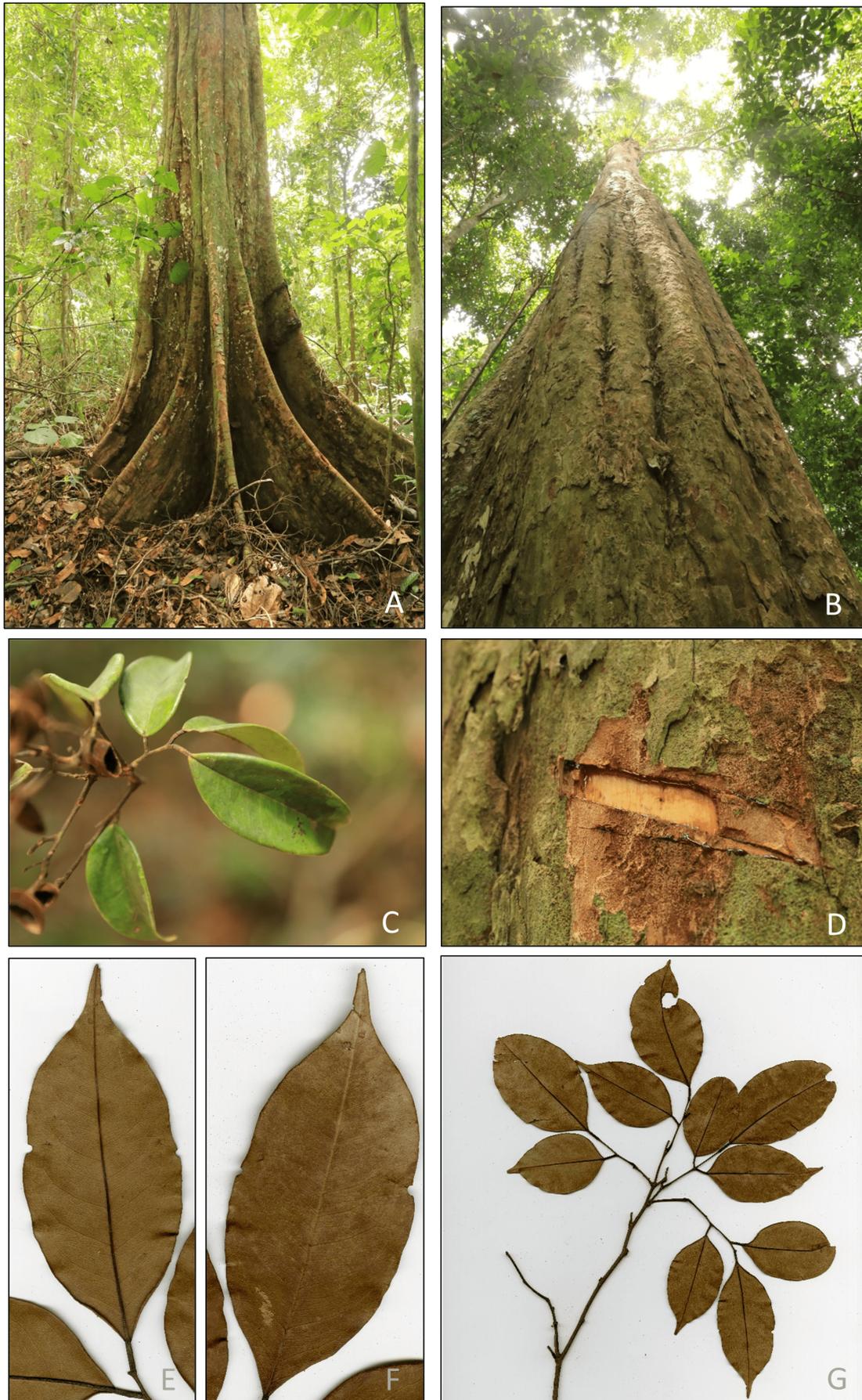


FIGURE 20 – Illustrations photographiques de de *D.cf. angolense*. (A) et (B) Fût, (C) Feuille, (D) Tranche, (E) et (F) Face inférieure et face supérieure d'une foliole et (G) Herbier

Cette étude souligne le manque d'informations relatives à l'écologie du genre. Il serait intéressant d'approfondir les connaissances sur ce sujet afin de déterminer plus précisément les niches écologiques de chaque morpho-espèce. Il serait également pertinent d'étudier la plasticité morphologique des *Dialium*. En effet, des variations phénotypiques peuvent survenir au sein d'une même espèce dont les populations subissent des stress environnementaux différents (Guo et al., 2007).

4.4.4 *D. aubrevillei* et *D. polyanthum*, une même espèce ?

L'étude génétique a permis de différencier les individus dotés de 5 folioles d'Afrique de l'Ouest. Selon Rojo (1982), *D. aubrevillei* et *D. polyanthum* sont une seule et même espèce. Dans cette étude, un seul individu attribué à *D. polyanthum* provenant du Gabon a été analysé. Il n'a pas été classé dans le mêmes groupes que les individus de *D. aubrevillei* et *D. polyanthum* d'Afrique de l'Ouest. Des analyses intégrant davantage d'individus sont donc nécessaires.

5 Conclusion

Cette étude avait pour objectif principal d'améliorer les connaissances taxonomiques du genre *Dialium* en Afrique. Afin de répondre à cet objectif, elle s'est d'abord focalisée sur la recherche de caractères phénotypiques (morphologiques et chimiques) permettant la caractérisation et l'identification des différentes espèces du genre. Ensuite, une étude phylogénétique a été menée afin de mieux cerner la délimitation génétique des espèces et des populations étudiées. Ce travail s'est principalement intéressé au complexe d'espèces formé par les *Dialium* 3 à 5 folioles dont la systématique est particulièrement confuse.

Le présent document a été scindé en trois volets impliquant trois types d'analyses complémentaires. D'une part, les analyses morphologiques ont permis d'éclaircir la délimitation des espèces au sein du genre. Ainsi, de nombreux critères, principalement morphométriques, se sont avérés intéressants et permettent notamment de mettre en exergue l'existence d'un nouveau morphotype, le *D.cf.lopense*. Cependant, une description plus aboutie des *D.cf.lopense* devra être menée afin de confirmer la présence de cette nouvelle morpho-espèce et d'en étudier les causes de spéciation. Les résultats de cette analyse ont été obtenus sur base de caractères observables durant toute l'année, offrant ainsi un outil pratique d'identification pour les acteurs de terrain. Par après, l'étude des spectres infra-rouges (*FTIR*) à travers l'élaboration d'un modèle prédictif particulièrement discriminant (taux de prédiction de 96% pour les feuilles et 98% pour les écorces) a été effectuée. Cette analyse offre ainsi un moyen supplémentaire d'identification efficace et relativement économique des morphotypes. Enfin, les phylogénies (*rDNA* et *pDNA*), réalisées *via* un séquençage nouvelle génération (*NGS*), ont permises de mieux cerner la réalité génétique du genre mais aussi d'émettre de nombreuses hypothèses qui devront faire l'objet d'études plus approfondies. À travers ces trois volets, les connaissances taxonomiques du genre *Dialium* ont pu être largement améliorées.

Certains aspects de la systématique de ce genre restent toutefois encore flous et des études supplémentaires sur un plus grand nombre d'échantillons devront être effectuées. Une approche en génétique des populations pourrait mener à de meilleurs résultats permettant, peut-être, d'apporter une série d'informations supplémentaires. De même, l'observation des caractéristiques florales devra être menée et une révision taxonomique sur base des critères morphologiques pourrait être faite. Bien que très intéressantes, les analyses infra-rouges pourront être améliorées en augmentant le nombre de répétitions et la caractérisation de la composition chimique des espèces pourrait apporter de précieuses informations supplémentaires.

6 Bibliographie

- Achard F., Eva H. Mayaux P., 2001. Tropical forest mapping from coarse spatial resolution satellite data : production and accuracy assessment issues. *Int. J. Remote Sens.* 22(14), 2741–2762, DOI :10.1080/01431160010014251.
- Achard F., Eva H.D., Stibig H.J., Mayaux P., Gallego J., Richards T. Malingreau J.P., 2002. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science* (80-.). 297(5583), 999–1002, DOI :10.1126/science.1070656.
- Adams D.C. Funk D.J., 1997. Morphometric inferences on sibling species and sexual dimorphism in *Neochlamisus bebbianae* leaf beetles : Multivariate applications of the thin-plate spline. *Syst. Biol.* 46(1), 180–194, DOI : 10.1093/sysbio/46.1.180.
- Allaer F., 2017. Differentiation D ' Especies Cryptiques Dans Le Genre.
- Arnhem E., Dupain J., Vercauteren Drubbel R., Devos C. Vercauteren M., 2007. Selective logging, habitat quality and home range use by sympatric gorillas and chimpanzees : A case study from an active logging concession in Southeast Cameroon. *Folia Primatol.* 79(1), 1–14, DOI : 10.1159/000107664.
- Assongba Y.F., Djego J.G. Sinsin B., 2013. Capacite de germination de *Dialium guineense* Willd (Fabaceae) une espece agroforestiere. *J. Appl. Biosci.* 62, 4566–4581.
- Atyi R.E., Devers D., Wasseige C. de Maisels F., 2009. Etat des forêts d'Afrique Centrale : synthèse sous-régionale. *Les forêts du Bassin du Congo Etat des forêts 2008* 17–44.
- Aublet F., 1775. *Histoire des plantes de la guiane française*, Londres : P. F. Didot jeune.
- Aubréville A., 1968. Flore du Gabon Légumineuse-Ceasalpinioïdées, In L. de phanérogamie Muséum national d'histoire naturelle (Ed.), N°15.
- Ayessou N.C., Ndiaye C., Cissé M., Gueye M., Sakho M. Dornier M., 2014. Nutrient composition and nutritional potential of wild fruit *Dialium guineense*. *J. Food Compos. Anal.* 34(2), 186–191, DOI :10.1016/j.jfca.2014.01.002.
- Azandi L.N., Droissart V., Sonké B., Simo-Droissart M., D'haijère T., Farminhão J.N.M., Verlynde S., Kaymak E. Stévert T., 2021. A near comprehensive phylogenetic framework gives new insights toward a natural classification of the African genus *Cyrtorchis* (Angraecinae, Orchidaceae) . *Taxon* 70(4), 720–746, DOI :10.1002/tax.12511.

- Bahuchet S. Betsch J.-M., 2012. L'agriculture itinérante sur brûlis , une menace sur la forêt tropicale humide ? 0–32, DOI :10.4000/ethnoecologie.768.
- Barnes R.J., Dhanoa M.S. Lister S.J., 1989. Standard normal variate transformation and de-trending of near-infrared diffuse reflectance spectra. *Appl. Spectrosc.* 43(5), 772–777, DOI :10.1366/0003702894202201.
- Bauer R., Billard A., Longuetaud F., Mothe F., Colin F., Bauer R., Billard A., Longuetaud F., Mothe F. Bouvet A., 2020. Étude et modélisation des volumes des écorces To cite this version : HAL Id : hal-03038296.
- Bayol N. Borie J.-M., 2004. Itinéraires techniques d'aménagement des forêts de production en Afrique centrale. *Bois Forets Des Trop.* 281(3), 35–49.
- Beaune D., Bollache L. Fruth B., 2013. Artificial Germination Activation of *Dialium corbisieri* by Imitation of Ecological Process. *Am. J. Primatol.* 281(August 2015), 394–403, DOI :10.1080/10549811.2013.780199.
- Beaune D., Bretagnolle F., Bollache L., Hohmann G., Surbeck M., Bourson C. Fruth B., 2013. The Bonobo-*Dialium* Positive Interactions : Seed Dispersal Mutualism. *Am. J. Primatol.* 75(4), 394–403, DOI :10.1002/ajp.22121.
- Beck H.E., Zimmermann N.E., McVicar T.R., Vergopolan N., Berg A. Wood E.F., 2018. Present and future köppen-geiger climate classification maps at 1-km resolution. *Sci. Data* 5, 1–13, DOI :10.1038/sdata.2018.214.
- Bengono G.B., Souza A., Tosso F., Doucet R., Richel A. Doucet J., 2021. Les *Dialium* de la région guinéo-congolaise (synthèse bibliographique) 25(3), 172–191.
- Bickford D., Lohman D.J., Sodhi N.S., Ng P.K.L., Meier R., Winker K., Ingram K.K. Das I., 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends Ecol. Evol.* 22(3), 148–155, DOI :10.1016/j.tree.2006.11.004.
- Biwolé A.B., Bourland N., Daïnou K. Doucet J., 2012. Une Espèce Ligneuse Africaine De Grande Importance : Synthèse Bibliographique Et Perspectives Pour Des Recherches Futures. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 16(2), 217–228.
- Biwolé A.B., Ouédraogo D.-Y., Betti J.L., Picard N., Rossi V., Delion S., Lagoute P., Gourlet-Fleury S., Lejeune P. Doucet J.-L., 2019. Dynamique des populations d'azobé, *Lophira alata* Banks ex C. F. Gaertn., et implications pour sa gestion durable au Cameroun. *Bois Forets Des Trop.* 342(November), DOI :10.19182/bft2019.342.a31670.

- Boom A.F., Migliore J., Kaymak E., Meerts P. Hardy O.J., 2021. Plastid introgression and evolution of African miombo woodlands : New insights from the plastome-based phylogeny of *Brachystegia* trees. *J. Biogeogr.* 48(4), 933–946, DOI :10.1111/jbi.14051.
- Bouka G.U.D., 2019. Structuration de la biodiversité des forêts africaines et changements climatiques : une étude à travers le genre *Khaya* (Meliaceae) (April), 2018–2020, DOI :10.19182/bft2018.339.a31718.
- Boulesteix A.-L., 2005. PLS Dimension Reduction for Classification with Microarray Data. *Stat. Appl. Genet. Mol. Biol.* 3(1), 1–30, DOI :10.2202/1544-6115.1075.
- Boulesteix A.-L., Durif G., Lambert-lacroix S. Peyre J., 2018. Package ‘ *plsgenomics* ’ (1).
- Buitrago M.F., Groen T.A., Hecker C.A. Skidmore A.K., 2016. Changes in thermal infrared spectra of plants caused by temperature and water stress. *ISPRS J. Photogramm. Remote Sens.* 111, 22–31, DOI :10.1016/j.isprsjprs.2015.11.003.
- Burkhard B., De Groot R., Costanza R., Seppelt R., Jørgensen S.E. Potschin M., 2012. Solutions for sustaining natural capital and ecosystem services. *Ecol. Indic.* 21, 1–6, DOI :10.1016/j.ecolind.2012.03.008.
- Cappellini E., 2011. Ancient seeds aDNA extraction protocol 7–8.
- Carballo-Meilan A., Goodman A.M., Baron M.G. Gonzalez-Rodriguez J., 2014. A specific case in the classification of woods by FTIR and chemometric : Discrimination of Fagales from Malpighiales. *Cellulose* 21(1), 261–273, DOI :10.1007/s10570-013-0093-2.
- Chambers J.M. Hastie T.J., 1992. *Statistical Models in S*, Angewandte Chemie International Edition, 6(11), 951–952., 608.
- Cheng F.W., Gao X., Bao L., Mitchell D.C., Wood C., Sliwinski M.J., Smiciklas-Wright H., Still C.D., Rolston D.D.K. Jensen G.L., 2017. Obesity as a risk factor for developing functional limitation among older adults : A conditional inference tree analysis. *Obesity* 25(7), 1263–1269, DOI :10.1002/oby.21861.
- Cienciala E., Kučera J. Malmer A., 2000. Tree sap flow and stand transpiration of two *Acacia mangium* plantations in Sabah, Borneo. *J. Hydrol.* 236(1–2), 109–120, DOI :10.1016/S0022-1694(00)00291-2.
- Clark C.J., Poulsen J.R., Malonga R. Elkan P.W., 2009. Logging concessions can extend the conservation estate for central African tropical forests. *Conserv. Biol.* 23(5), 1281–1293, DOI :10.1111/j.1523-1739.2009.01243.x.

- Couralet C., Sterck F.J., Sass-Klaassen U., Van Acker J. Beeckman H., 2010. Species-specific growth responses to climate variations in understory trees of a central african rain forest. *Biotropica* 42(4), 503–511, DOI :10.1111/j.1744-7429.2009.00613.x.
- Curk M.C., Peledan F. Hubert J.C., 1994. Fourier transform infrared (FTIR) spectroscopy for identifying *Lactobacillus* species. *FEMS Microbiol. Lett.* 123(3), 241–248, DOI :10.1111/j.1574-6968.1994.tb07231.x.
- D’Orazio M., 2013. Distances with Mixed-Type Variables, some Modified Gower’s Coefficients. *J. Chem. Inf. Model.* 53(9), 1689–1699.
- Daemi-Saeidabad M., Shojaeiyan A., Vivian-Smith A., Stenøien H.K. Falahati-Anbaran M., 2020. The taxonomic significance of ddRADseq based microsatellite markers in the closely related species of *Heracleum* (Apiaceae). *PLoS One* 15(5), 1–13, DOI :10.1371/journal.pone.0232471.
- Dainou K., Blanc-Jolivet C., Degen B., Kimani P., Ndiade-Bourobou D., Donkpegan A.S.L., Tosso F., Kaymak E., Bourland N., Doucet J.L. Hardy O.J., 2016. Revealing hidden species diversity in closely related species using nuclear SNPs, SSRs and DNA sequences - a case study in the tree genus *Milicia*. *BMC Evol. Biol.* 16(1), 1–15, DOI :10.1186/s12862-016-0831-9.
- Dawkins H.C., 1958. The management of natural tropical high-forests with special reference to Uganda, Imperial Forestry Institute Paper, Imperial Forestry Institute, University of Oxford, 1–155.
- de Wasseige C., De Marcke P., Bayol N., Hiol Hiol F., Mayaux P., Desclée B., Nasi R., Billand A., Defourny P. Eba’a Atyi R., 2012. Les forêts du bassin du Congo - Etat des Forêts 2010, Office des publications de l’Union Européenne. Luxembourg., 276.
- de Wasseige C., Flynn J., Louppe D., Hiol Hiol F. Mayaux P., 2014. Les forêts du bassin du Congo - Etat des Forêts 2013. ÉDITION, W. ed., 328.
- Defourny P., Delhage C. Lubamba J.-P.K., 2011. Analyse quantitative des causes de la deforestation et de la dégradation des forets en RDC.
- Desgraupes B., 2013. Clustering Indices. *CRAN Packag.* (April), 1–10.
- Dieng C. Diahm B., 1999. Diagnostic de la Filière des Produits Forestiers de Cueillette et Perspectives de Développement, International Ressources Group, Washington : Programme Agriculture-Gestion des ressources naturelles ; Wula Nafaa-USAID, 21.
- Dieterle G. Karsenty A., 2020. “Wood Security” : the importance of incentives and economic valorisation in conserving and expanding forests. *Int. For. Rev.* 22(1), 81–92, DOI :10.1505/1465548208295

23916.

- Dobzhansky T., 1950. Evolution in the tropics. Smith's, C.H. ed., American Scientist, 209–221.
- Dodsworth S., 2015. Genome skimming for next-generation biodiversity analysis. Trends Plant Sci. 20(9), 525–527, DOI :10.1016/j.tplants.2015.06.012.
- Donis C., 1948. Essai d'économie forestière au Mayombe, Institut National pour l'Etude Agronomique du Congo belge (INEAC), Brussels, Belgium.
- Donkpegan L. Armel S., 2017. savanicoles d ' Afrique tropicale 4, 77–78.
- Doucet J.-L., 2003. L'alliance délicate de la gestion forestière et de la biodiversité dans les forêts du centre du Gabon. Thèse Dr. Fac. Univ. des Sci. Agron.
- Doucet J.L., Daïnou K., Ligot G., Ouédraogo D.Y., Bourland N., Ward S.E., Tekam P., Lagoute P. Fayolle A., 2016. Enrichment of Central African logged forests with high-value tree species : testing a new approach to regenerating degraded forests. Int. J. Biodivers. Sci. Ecosyst. Serv. Manag. 12(1–2), 83–95, DOI :10.1080/21513732.2016.1168868.
- Durak T. Depciuch J., 2020. Effect of plant sample preparation and measuring methods on ATR-FTIR spectra results. Environ. Exp. Bot. 169(October 2019), 103915, DOI :10.1016/j.envexpbot.2019.103915.
- Eaton D.A.R., Hipp A.L., González-Rodríguez A. Cavender-Bares J., 2015. Historical introgression among the American live oaks and the comparative nature of tests for introgression. Evolution (N. Y). 69(10), 2587–2601, DOI :10.1111/evo.12758.
- Ernst C., Mayaux P., Verhegghen A., Bodart C., Christophe M. Defourny P., 2013. National forest cover change in Congo Basin : Deforestation, reforestation, degradation and regeneration for the years 1990, 2000 and 2005. Glob. Chang. Biol. 19(4), 1173–1187, DOI :10.1111/gcb.12092.
- Euring D., Löffke C., Teichmann T. Polle A., 2012. Nitrogen fertilization has differential effects on N allocation and lignin in two Populus species with contrasting ecology. Trees - Struct. Funct. 26(6), 1933–1942, DOI :10.1007/s00468-012-0761-0.
- Ewedje E.-E.B. Tandjiekpon A., 2011. Dialium guineense, tamarinier noir. Fruits Conservati.
- Falcão Junior M.J.D.A., Pinto R.B. Mansano V.D.F., 2016. A taxonomic revision of the genus Dialium (Leguminosae : Daliinae) in the netotropics. Phytotaxa 283(2), 123–142, DOI :10.11646/phytotaxa.283.2.2.
- FAO, 2015. Document de travail de l'évaluation des ressources forestières. Termes et Définitions. Doc.

Trav. FRA 180, 1–37.

- FAO, 2019. Faire des concessions forestières sous les tropiques un instrument pour atteindre les Objectifs de 2030 : Directives volontaires, Faire des concessions forestières sous les tropiques un instrument pour atteindre les Objectifs de 2030 : Directives volontaires.
- Fargeot C., Forni É. Nasi R., 2004. Réflexions sur l'aménagement des forêts de production dans le bassin du Congo. *Bois For. des Trop.* 281(3), 16.
- Fish L., 2004. La préparation des échantillons d'herbier, Jardin Botanique National de Belgique, 92.
- Fisher R.A., 1935. *The Design of Experiments*, Hafner Press. FSC, 2019. *Facts Figures*.
- García-Fernández C., Ruiz-Pérez M. Wunder S., 2008. Is multiple-use forest management widely implementable in the tropics? *For. Ecol. Manage.* 256(7), 1468–1476, DOI :10.1016/j.foreco.2008.04.029.
- Gardner T.A., Barlow J., Chazdon R., Ewers R.M., Harvey C.A., Peres C.A. Sodhi N.S., 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecol. Lett.* 12(6), 561–582, DOI :10.1111/j.1461-0248.2009.01294.x.
- Gérard J., Guibal D., Paradis S. Cerre J.-C., 2016. *Atlas des bois tropicaux* 999.
- Gomez C., Dussert S., Hamon P., Hamon S., Kochko A. De Poncet V., 2009. Current genetic differentiation of *coffea canephora* pierre ex a. Froehn in the guineo-Congolian african zone : Cumulative impact of ancient climatic changes and recent human activities. *BMC Evol. Biol.* 9(1), 1–19, DOI :10.1186/1471-2148-9-167.
- Gower J.C., 2008. A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. *Society* 27(4), 857–871.
- Guariguata M.R., García-Fernández C., Sheil D., Nasi R., Herrero-Jáuregui C., Cronkleton P. Ingram V., 2010. Compatibility of timber and non-timber forest product management in natural tropical forests : Perspectives, challenges, and opportunities. *For. Ecol. Manage.* 259(3), 237–245, DOI :10.1016/j.foreco.2009.11.013.
- Guo W., Li B., Zhang X. Wang R., 2007. Architectural plasticity and growth responses of *Hippophae rhamnoides* and *Caragana intermedia* seedlings to simulated water stress DOI :10.1016/j.jaridenv.2006.10.003.
- Hansen M.C., Stehman S. V., Potapov P. V., Loveland T.R., Townshend J.R.G., DeFries R.S., Pittman K.W., Arunarwati B., Stolle F., Steininger M.K., Carroll M. DiMiceli C., 2008. Humid tropical forest clearing from 2000 to 2005 quantified by using multitemporal and multiresolution remotely

- sensed data. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 105(27), 9439–9444, DOI :10.1073/pnas.0804042105.
- Hardy O.J., Born C., Budde K., Daïnou K., Dauby G., Duminil J.Ô., Ewédjé E.E.B.K., Gomez C., Heuertz M., Koffi G.K., Lowe A.J., Micheneau C., Ndiade-Bourobou D., Piñeiro R. Poncet V., 2013. Comparative phylogeography of African rain forest trees : A review of genetic signatures of vegetation history in the Guineo-Congolian region. *Comptes Rendus - Geosci.* 345(7–8), 284–296, DOI :10.1016/j.crte.2013.05.001.
- Haurez B., 2015. ROLE DU GORILLE DES PLAINES DE L'OUEST (GORILLA GORILLA GORILLA) DANS LA RÉGÉNÉRATION DES FORETS DENSES HUMIDES ET INTERACTION AVEC L'EXPLOITATION SÉLECTIVE DE BOIS D'ŒUVRE Barbara.
- Hennig W., 1965. *Phylogenetic Systematics* Hennig1965. *Annu. Rev. Entomol.* 10(1), 97–117.
- Hey J., 2006. On the failure of modern species concepts. *Trends Ecol. Evol.* 21(8), 447–450, DOI :10.1016/j.tree.2006.05.011.
- Hollander M., Wolfe D.A. Chicken E., 2015. *Nonparametric statistical methods, Nonparametric Statistical Methods*, 1–819.
- Huang X. Pan W., 2003. Linear regression and two-class classification with gene expression data 19(16), 2072–2078, DOI :10.1093/bioinformatics/btg283.
- Hutchinson J., 1964. *The genera of flowering plants. Dicotyledones, vol. 1.*, Oxford : Clarendon Press.
- Idani G., 1986. Seed Dispersal by Pygmy Chimpanzees (*Pan paniscus*) : A Preliminary Report 27(October), 441–447.
- Ikabanga D.U., Stévant T., koffi K.G., Monthé F.K., Nzigoudoubindou E.C., Dauby G., Souza A., M'Batchi B. Hardy O.J., 2017. Combining morphology and population genetic analysis uncover species delimitation in the widespread African tree genus *Santiria* (Burseraeae). *Phytotaxa* 321(2), 166–180, DOI :10.11646/phytotaxa.321.2.2.
- Inogwabini B.-I., Bewa M., Longwango M., Abokome M. Vuvu M., 2008. *The Bonobos, The Bonobos.*
- Jauzein P., 1998. Opinion sur l'espèce végétale, sa taxinomie et sa nomenclature. *Sauve qui peut !, Le Courr. l'environnement l'Inra*, 10.
- Johns J.S., Barreto P. Uhl C., 1996. Logging damage during planned and unplanned logging operations in the eastern Amazon. *For. Ecol. Manage.* 89(1–3), 59–77, DOI :10.1016/S0378-1127(96)03869-8.
- Katoh K. Standley D.M., 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7 : Im-

- provements in performance and usability. *Mol. Biol. Evol.* 30(4), 772–780, DOI :10.1093/molbev/mst010.
- Kikuni M.D., 2013. Quantification des processus de la dynamique forestière : Accroissement diamétrique, recrutement et mortalité des arbres dans la réserve forestière de Yoko (Ubundu, R.D. Congo).
- Kim S.W., Ban S.H., Chung H., Cho S., Chung H.J., Choi P.S., Yoo O.J. Liu J.R., 2004. Taxonomic discrimination of flowering plants by multivariate analysis of Fourier transform infrared spectroscopy data. *Plant Cell Rep.* 23(4), 246–250, DOI :10.1007/s00299-004-0811-1.
- Kiss A., 1990. Living with wildlife : wildlife resource management with local participation in Africa, World Bank Technical Paper.
- Kissinger G., Herold M. De Sy V., 2017. Drivers of Deforestation and Forest Degradation in Bhutan. A Synth. Rep. REDD+ Policymakers (March), 146.
- Kleinschroth F., Gourlet-Fleury S., Sist P., Mortier F. Healey J.R., 2015. Legacy of logging roads in the Congo Basin : How persistent are the scars in forest cover ? *Ecosphere* 6(4), 1–17, DOI :10.1890/ES14-00488.1.
- Koffi G.K., 2010. Etude de la variabilité génétique et de la phylogéographie de *Santiria trimera* (Burseraceae) - implications pour une conservation durable des forêts humides d’Afrique.
- Lee C., Choi I.S., Cardoso D., de Lima H.C., de Queiroz L.P., Wojciechowski M.F., Jansen R.K. Ruhlman T.A., 2021. The chicken or the egg ? Plastome evolution and an independent loss of the inverted repeat in papilionoid legumes. *Plant J.* 1–15, DOI :10.1111/tpj.15351.
- Lemmens R.H.M.J., Louppe D. Oteng-Amoako A.A., 2012. PROTA (Plant Resources of Tropical Africa / Ressources végétales de l’Afrique tropicale), Wageningen, Pays Bas, 327–332.
- Lewis G., Schrire B., MacKinder M. Lock B., 2005. Legumes of the World. *Edinburgh J. Bot.* 62(3), 195–196, DOI :10.1017/s0960428606190198.
- Lewis S.L., Lopez-Gonzalez G., Sonké B., Affum-Baffoe K., Baker T.R., Ojo L.O., Phillips O.L., Reitsma J.M., White L., Comiskey J.A., Djuikouo K M.N., Ewango C.E.N., Feldpausch T.R., Hamilton A.C., Gloor M., Hart T., Hladik A., Lloyd J., Lovett J.C., Makana J.R., Malhi Y., Mbago F.M., Ndangalasi H.J., Peacock J., Peh K.S.H., Sheil D., Sunderland T., Swaine M.D., Taplin J., Taylor D., Thomas S.C., Votere R. Wöll H., 2009. Increasing carbon storage in intact African tropical forests. *Nature* 457(7232), 1003–1006, DOI :10.1038/nature07771.

- Ley A.C., Dauby G., Köhler J., Wypior C., Röser M. Hardy O.J., 2014. Comparative phylogeography of eight herbs and lianas (Marantaceae) in central African rainforests. *Front. Genet.* 5(NOV), 1–14, DOI :10.3389/fgene.2014.00403.
- Lokonon B.E., Bonou W.N., Kassa B., Azihou A.F., Assogbadjo A.E. Kakai R.G., 2013. STRUCTURAL AND ETHNOBOTANICAL CHARACTERIZATION OF VELVET TAMARIND (*Dialium guineense* WILLD), A MULTIPURPOSE TREE SPECIES. *Agron. Africaine* 25(2), 121–131.
- Louppe D. Mille G., 2015. *Mémento du forestier tropical*, Quæ, Cirad, 1198.
- LPWG, 2013. Legume phylogeny and classification in the 21st century : Progress, prospects and lessons for other species-rich clades. *Taxon* 62(2), 217–248, DOI :10.12705/622.8.
- LPWG, 2017. A new subfamily classification of the leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon* 66(1), 44–77, DOI :10.12705/661.3.
- Lu H.F., Shen J.B., Lin X.Y. Fu J.L., 2008. Relevance of Fourier transform infrared spectroscopy and leaf anatomy for species classification in *Camellia* (Theaceae). *Taxon* 57(4), 1274–1288, DOI :10.1002/tax.574018.
- Lubini A., 1997. La végétation de la réserve de biosphère de Luki. *Jard. Bot. Natl. Belgique*. [https://explore.lib.uliege.be/discovery/openurl?institution=32ULGI&NSTvid=32ULGI&NST:ULIEGEdate=1997&ft_al_fmt=info:ofi%2Ffmt:kev:mtx:book&ft.pub=Jardinbotanique nationale de Belgique&last=Lubinirft;d=info:oclcnum%2F37815697rft;d=urn:ISBN:97890,\(23/06/2021\)](https://explore.lib.uliege.be/discovery/openurl?institution=32ULGI&NSTvid=32ULGI&NST:ULIEGEdate=1997&ft_al_fmt=info:ofi%2Ffmt:kev:mtx:book&ft.pub=Jardinbotanique nationale de Belgique&last=Lubinirft;d=info:oclcnum%2F37815697rft;d=urn:ISBN:97890,(23/06/2021)).
- M'Hiri N., 2018. Étude comparative de l'effet des méthodes d'extraction sur les phénols et l'activité antioxydante des extraits des écorces de l'orange "Maltaise demi sanguine" et exploration de l'effet inhibiteur de la corrosion de l'acier au carbone Nouha 37.
- MacDonald I. Omoruy O., 2003. Association of Official Seed Analysts Society of Commercial Seed Technologists (SCST) Effect of Seed Pre-treatment on Germination of Two Surface Types of *Dialium guineense* Author (s) : Idu MacDonald and Oghogho Omoruyi Published by : Association of Off 25(1), 41–44.
- Madge C., 1998. Therapeutic landscapes of the Jola, The Gambia, West Africa 4(4), 293–311.
- Maechler M., Rousseeuw P., Struyf A., Hubert M., Studer M. Roudier P., 2021. Package 'cluster.'
- Malhi Y., Adu-Bredu S., Asare R.A., Lewis S.L. Mayaux P., 2013. African rainforests : Past, present and future. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 368(1625), DOI :10.1098/rstb.2012.0312.

- Malhi Y., Gardner T.A., Goldsmith G.R., Silman M.R. Zelazowski P., 2014. Tropical forests in the anthropocene. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 39, 125–159, DOI :10.1146/annurev-environ-030713-155141.
- Mannan S., Kitayama K., Lee Y., Chung A., Radin A. Lagan P., 2008. RIL for biodiversity and carbon conservation. *ITTO Trop. For. Updat.* 18(2), 7–9.
- Mantel N., 1967. The Detection of Disease Clustering and a Generalized Regression Approach. *Cancer Res.* 27(February), 209–220.
- Maréchal C., Nasi R. Bastin D., 2012. Wildlife management in central Africa's timber concessions : Towards a pragmatic approach of censuses. *Bois Forests des Trop.* 66(311), 75–84, DOI :10.19182/bft2012.311.a20513.
- Marquant B., Mosnier A., Bodin B., Dessard H., Feintrenie L., Molto Q., Gond V. Bayol N., 2015. Importance des forêts d'Afrique Centrale. *Les Forêts Du Bassin Du Congo* 17–35.
- Mayr E., 1942. *Systematics and the Origin of Species*, Columbia Univ. Press, New York.
- Megevand C., Mosnier A., Hourticq J., Sanders K., Doetinchem N. Streck C., 2013. Deforestation Trends in the Congo Basin, *Deforestation Trends in the Congo Basin*.
- Meunier Q., Doucet J.-L. Moumbogou C., 2015. *Arbres Utiles du Gabon*, 172.
- Monimeau A., 1990. Etude des solutions du sol sous forêt dense équatoriale Bilan d'un an de collecte B Dimonika (Mayombe, Congo) Mars 1989 - Mars 1990, 39.
- Monteiro R.F.R., 1962. Le massif forestier du Mayumbe angolais.
- Monthe F.K., Duminil J., Kasongo Yakusu E., Beeckman H., Bourland N., Doucet J.L., Sosef M.S.M. Hardy O.J., 2018. The African timber tree *Entandrophragma congoense* (Pierre ex De Wild.) A.Chev. is morphologically and genetically distinct from *Entandrophragma angolense* (Welw.) C.DC. *Tree Genet. Genomes* 14(5), DOI :10.1007/s11295-018-1277-6.
- Monthe F.K., Migliore J., Duminil J., Bouka G., Demenou B.B., Doumenge C., Blanc-Jolivet C., Ekué M.R.M. Hardy O.J., 2019. Phylogenetic relationships in two African Cedreloideae tree genera (Meliaceae) reveal multiple rain/dry forest transitions. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 37(July 2018), 1–10, DOI :10.1016/j.ppees.2019.01.002.
- Moravie M.A., Durand M. Houllier F., 1999. Ecological meaning and predictive ability of social status, vigour and competition indices in a tropical rain forest (India). *For. Ecol. Manage.* 117(1–3), 221–240, DOI :10.1016/S0378-1127(98)00480-0.

- Nasi R., Billand A. van Vliet N., 2012. Managing for timber and biodiversity in the Congo Basin. *For. Ecol. Manage.* 268, 103–111, DOI :10.1016/j.foreco.2011.04.005.
- Oksanen A.J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., Mcglinn D., Minchin P.R., Hara R.B.O., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H. Szoecs E., 2019. *Vegan. Encycl. Food Agric. Ethics* 2395–2396, DOI :10.1007/978-94-024-1179-9_01576.
- Orhue E., Osaigbovo A. Nosakhare O., 2007. Growth of *Dialium Guineense* Willd Seedlings and Changes in Some Chemical Properties in Soil Amended with Brewery Effluent.
- Pereira R., Zweede J., Asner G.P. Keller M., 2002. Forest canopy damage and recovery in reduced-impact and conventional selective logging in eastern Para, Brazil. *For. Ecol. Manage.* 168(1–3), 77–89, DOI :10.1016/S0378-1127(01)00732-0.
- Petre C.A., Tagg N., Beudels-Jamar R., Haurez B., Salah M., Spetschinsky V., Willie J. Doucet J.L., 2015. Quantity and spatial distribution of seeds dispersed by a western lowland gorilla population in south-east Cameroon. *J. Trop. Ecol.* 31(3), 201–212, DOI :10.1017/S0266467415000073.
- Picard N. Gourlet-Fleury S., 2011. Optimisation des hypothèses et paramètres d'aménagement. Projet d'aménagement des petits permis forestiers gabonais (PAPPPFG). Rapport technique de mission, avril-juin 2011, Libreville, Gabon.
- Pimont F., Dupuy J., Rigolot E. Duché Y., 2014. Les effets du passage d'un feu dans un peuplement arboré. Synthèse des connaissances et applications pour le gestionnaire forestier méditerranéen. *Forêt Méditerranéenne XXXV*(1), 17–30.
- Pinard M.A. Putz F.E., 1996. Retaining Forest Biomass by Reducing Logging Damage. *Biotropica* 28(3), 278, DOI :10.2307/2389193.
- Precious Woods Gabon, n.d. Résumé public du Plan d' Aménagement Compagnie Equatoriale des Bois, Precious Wood.
- Rana R., Müller G., Naumann A. Polle A., 2008. FTIR spectroscopy in combination with principal component analysis or cluster analysis as a tool to distinguish beech (*Fagus sylvatica* L.) trees grown at different sites. *Holzforschung* 62(5), 530–538, DOI :10.1515/HF.2008.104.
- Raponda-Walker Sillans R., 1961. Les plantes utiles du Gabon.
- Reig F.B., Adelantado J.V.G. Moya Moreno M.C.M., 2002. FTIR quantitative analysis of calcium carbonate (calcite) and silica (quartz) mixtures using the constant ratio method. Application to geological samples. *Talanta* 58(4), 811–821, DOI :10.1016/S0039-9140(02)00372-7.

- Réjou-Méchain M., Mortier F., Bastin J.F., Cornu G., Barbier N., Bayol N., Bénédet F., Bry X., Dauby G., Deblauwe V., Doucet J.L., Doumenge C., Fayolle A., Garcia C., Kibambe Lubamba J.P., Loumeto J.J., Ngomanda A., Ploton P., Sonké B., Trottier C., Vimal R., Yongo O., Péliissier R., Gourlet-Fleury S., 2021. Unveiling African rainforest composition and vulnerability to global change. *Nature* 593(7857), 90–94, DOI :10.1038/s41586-021-03483-6.
- Ribeiro da Luz B., 2006. Attenuated total reflectance spectroscopy of plant leaves : A tool for ecological and botanical studies. *New Phytol.* 172(2), 305–318, DOI :10.1111/j.1469-8137.2006.01823.x.
- Rodriguez M.P.Q. Directol P., 2000. *Clinic : al Microbiology Newsletter* 22(8), 57–61.
- Rojo J.P., 1982. Studies in the genus *Dialium* (Cassieae-Caesalpinioideae). PhD Thesis, Univ. Cambridge (November).
- Ronquist F., Teslenko M., Van Der Mark P., Ayres D.L., Darling A., Höhna S., Larget B., Liu L., Suchard M.A. Huelsenbeck J.P., 2012. Mrbayes 3.2 : Efficient bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Syst. Biol.* 61(3), 539–542, DOI :10.1093/sysbio/sys029.
- Royston J.P., 1982. An Extension of Shapiro and Wilk ' s W Test for Normality to Large Samples
Author (s) : J . P . Royston Source : Applied Statistics , Vol . 31 , No . 2 (1982), pp . 115-124
Published by : Blackwell Publishing for the Royal Statistical Society Stable UR. *Appl. Stat.* 31(2), 115–124. Rubin D., 1981. The bayesian Bootstrap. *Ann. Stat.*
- Sáez A.G. Lozano E., 2005. Body doubles. *Nature* 433(7022), 111, DOI :10.1038/433111a.
- Schindelin J., Arganda-Carreras I., Frise E., Kaynig V., Longair M., Pietzsch T., Preibisch S., Rueden C., Saalfeld S., Schmid B., Tinevez J.Y., White D.J., Hartenstein V., Eliceiri K., Tomancak P. Cardona A., 2012. Fiji : An open-source platform for biological-image analysis. *Nat. Methods* 9(7), 676–682, DOI :10.1038/nmeth.2019.
- Schneider C.A., Rasband W.S. Eliceiri K.W., 2012. NIH Image to ImageJ : 25 years of image analysis. *Nat. Methods* 9(7), 671–675, DOI :10.1038/nmeth.2089.
- Seeland M., Rzanny M., Alaqraa N., Wäldchen J. Mäder P., 2017. Plant species classification using flower images—A comparative study of local feature representations. *PLoS One* 12(3), e0175101, DOI :10.1371/journal.pone.0175101.
- Sénéchal J., Kabala M. Fournier F., 1989. *Revue des connaissances sur le Mayombe*, 343.
- Serckx A., Huynen M.C., Bastin J.F., Hambuckers A., Beudels-Jamar R.C., Vimond M., Raynaud E. Kühl H.S., 2014. Nest grouping patterns of bonobos (*Pan paniscus*) in relation to fruit availability

in a forest-savannah mosaic. *PLoS One* 9(4), DOI :10.1371/journal.pone.0093742.

Slik J.W.F., Arroyo-Rodríguez V., Aiba S.I., Alvarez-Loayza P., Alves L.F., Ashton P., Balvanera P., Bastian M.L., Bellingham P.J., Van Den Berg E., Bernacci L., Da Conceição Bispo P., Blanc L., Böhning-Gaese K., Boeckx P., Bongers F., Boyle B., Bradford M., Brearley F.Q., Hockemba M.B.N., Bunyavejchewin S., Matos D.C.L., Castillo-Santiago M., Catharino E.L.M., Chai S.L., Chen Y., Colwell R.K., Robin C.L., Clark C., Clark D.B., Clark D.A., Culmsee H., Damas K., Dattaraja H.S., Dauby G., Davidar P., DeWalt S.J., Doucet J.L., Duque A., Durigan G., Eichhorn K.A.O., Eisenlohr P. V., Eler E., Ewango C., Farwig N., Feeley K.J., Ferreira L., Field R., De Oliveira Filho A.T., Fletcher C., Forshed O., Franco G., Fredriksson G., Gillespie T., Gillet J.F., Amarnath G., Griffith D.M., Grogan J., Gunatilleke N., Harris D., Harrison R., Hector A., Homeier J., Imai N., Itoh A., Jansen P.A., Joly C.A., De Jong B.H.J., Kartawinata K., Kearsley E., Kelly D.L., Kenfack D., Kessler M., Kitayama K., Kooyman R., Larney E., Laumonier Y., Laurance S., Laurance W.F., Lawes M.J., Do Amaral I.L., Letche S.G., Lindsell J., Lu X., Mansor A., Marjokorpi A., Martin E.H., Meilby H., Melo F.P.L., Metcalfe D.J., Medjibe V.P., Metzger J.P., Millet J., Mohandass D., Montero J.C., De Morisson Valeriano M., Mugerwa B., Nagamasu H., Nilus R., Ochoa-Gaona S., Onrizal, Page N., Parolin P., Parren M., Parthasarathy N., Paudel E., Permana A., Piedade M.T.F., Pitman N.C.A., Poorter L., Poulsen A.D., Poulsen J., Powers J., Prasad R.C., Puyravaud J.P., Razafimahaimodison J.C., Reitsma J., Dos Santos J.R., Spiro-nello W.R., Romero-Saltos H., Rovero F., Rozak A.H., Ruokolainen K., Rutishauser E., Saiter F., Saner P., Santos B.A., Santos F., Sarker S.K., Satdichanh M., Schmitt C.B., Schöngart J., Schulze M., Suganuma M.S., Sheil D., Da Silva Pinheiro E., Sist P., Stevart T., Sukumar R., Sun I.F., Sunderand T., Suresh H.S., Suzuki E., Tabarelli M., Tang J., Targhetta N., Theilade I., Thomas D.W., Tchouto P., Hurtado J., Valencia R., Van Valkenburg J.L.C.H., Van Do T., Vasquez R., Verbeeck H., Adekunle V., Vieira S.A., Webb C.O., Whitfeld T., Wich S.A., Williams J., Wittmann F., Wöll H., Yang X., Yao C.Y.A., Yap S.L., Yoneda T., Zahawi R.A., Zakaria R., Zang R., De Assis R.L., Luize B.G. Venticinque E.M., 2015. An estimate of the number of tropical tree species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 112(24), 7472–7477, DOI :10.1073/pnas.1423147112.

Sokal R.R. Rohlf F.J., 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research.*, Systematic Zoology, 391–393.

Steyaert R.L., 1951. Contribution à l'étude du genre *Dialium*, *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis*, Bulletin de La Société Royale de Botanique de Belgique / Bulletin van de Koninklijke Belgische Botanische Vereniging, 29–45.

- Tang L., Peng S., Bi Y., Shan P. Hu X., 2014. A New Method Combining LDA and PLS for Dimension Reduction 9(5), DOI :10.1371/journal.pone.0096944.
- Tchatchou B., Sonwa D.J., Ifo S. Tiani A.M., 2015. Déforestation et dégradation des forêts dans le Bassin du Congo : État des lieux, causes actuelles et perspectives, Déforestation et dégradation des forêts dans le Bassin du Congo : État des lieux, causes actuelles et perspectives.
- Thompson I.D., Guariguata M.R., Kimiko O., Bahamondez C., Nasi R., Heymell V. Sabogal C., 2013. An Operational Framework for Defining and Monitoring Forest Degradation 18(2).
- Tosso F., 2018. Évolution et adaptation fonctionnelle des arbres tropicaux : le cas du genre *Guibourtia* Benn. Bois Forests Des Trop. 337, 79, DOI :10.19182/bft2018.337.a31632.
- Tosso F., Daïnou K., Sonké B., Levicek C., Bracke C., Forni É., Jobbé-Duval B., Ligot G., Tchuanté Tite V., Gourlet-Fleury S. Doucet J.-L., 2020. Sentiers de suivi de la croissance, de la mortalité et de la phénologie des arbres tropicaux : guide méthodologique. Agron. Gembloux SENTIERS 124.
- Tosso F., Hardy O.J., Doucet J.L., Daïnou K., Kaymak E. Migliore J., 2018. Evolution in the Amphiatlantic tropical genus *Guibourtia* (Fabaceae, Detarioideae), combining NGS phylogeny and morphology. Mol. Phylogenet. Evol. 120(December 2017), 83–93, DOI :10.1016/j.ympev.2017.11.026.
- Traoré M., Kaal J. Martínez Cortizas A., 2018. Differentiation between pine woods according to species and growing location using FTIR-ATR. Wood Sci. Technol. 52(2), 487–504, DOI :10.1007/s00226-017-0967-9.
- Van Der Hout P., 2000. Testing the applicability of reduced impact logging in greenheart forest in Guyana. Int. For. Rev. 2(1), 24–32.
- Van Der Niet T., Peakall R. Johnson S.D., 2014. Pollinator-driven ecological speciation in plants : New evidence and future perspectives. Ann. Bot. 113(2), 199–211, DOI :10.1093/aob/mct290.
- van Gernerden B.S., 2003. Disturbance, diversity and distributions in Central African rain forest. J. R. Soc. Med. 55(1), 7–8.
- Van Hoef Y., 2019. Installation d'un dispositif permanent de suivi de la dynamique forestière au Gabon.
- Vancutsem C., Achard F., Pekel J.F., Vieilledent G., Carboni S., Simonetti D., Gallego J., Aragão L.E.O.C. Nasi R., 2021. Long-term (1990–2019) monitoring of forest cover changes in the humid tropics. Sci. Adv. 7(10), 1–22, DOI :10.1126/sciadv.abe1603.
- Wachter P. De, 1997. Économie Et Impact De L ' Agriculture Itinérante Brdjoue [Sud-Cameroun].

Civilisations.

White F., 1983. The vegetation of Africa, 8; 99-117.

Whitmore T.C. (Timothy C., 1990. An introduction to tropical rain forests, Clarendon Press, 226.

Wiens J.J. Penkrot T.A., 2002. Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in spiny lizards (*Sceloporus*). *Syst. Biol.* 51(1), 69–91, DOI :10.1080/106351502753475880.

Will K.W., Mishler B.D. Wheeler Q.D., 2005. The perils of DNA barcoding and the need for integrative taxonomy. *Syst. Biol.* 54(5), 844–851, DOI :10.1080/10635150500354878.

Willdenow D.C.L., 1796. *Dialium guineense* une nouvelle plante africaine, *Archives Pour La Botanique*, 1–3, 30–31.

Wilson O.E., 1993. The diversity of life. *J. Macromarketing* 13(1), 81–85, DOI :10.1177/027614679301300111.

Yetein M.H., Houessou L.G., Lougbégnon T.O., Teka O. Tente B., 2013. Ethnobotanical study of medicinal plants used for the treatment of malaria in plateau of Allada, Benin (West Africa). *J. Ethnopharmacol.* 146(1), 154–163, DOI :10.1016/j.jep.2012.12.022.

7 Annexes

7.1 Clé d'identification des *Dialium* de la région guinéo-congolaise (Bengono et al. 2021)

1. Arbre ; 5 sépales	2
1. Arbrisseau ; 6 sépales	<i>D. hexasepalum</i>
2. 3 à 7 folioles	3
2. 7 folioles et plus	16
3. Fruits glabres ou glabrescents	4
3. Fruits pubescents	7
4. 5 étamines, boutons floraux avec une pilosité brune, espèce exclusivement congolaise	<i>D. pentandrum</i>
4. 2 étamines, boutons floraux avec pilosité blanche, espèce d'Afrique centrale ou de l'Ouest	5
5. Arbre d'Afrique centrale	6
5. Arbre d'Afrique de l'Ouest	<i>D. aubrevillei</i> (syn. <i>D. polyanthum</i> selon Rojo, 1982)
6. Généralement 5 folioles, parfois 3	<i>D. corbisieri</i> (syn. <i>D. polyanthum</i> selon Rojo, 1982)
6. Généralement 3 folioles, parfois 5	<i>D. polyanthum</i> (syn. <i>D. pachyphyllum</i> selon African Plant Database, version 3.4.0.)
7. Face inférieure des folioles pubescente	8
7. Face inférieure des folioles glabrescente à glabre	9
8. 4 à 5 folioles ; limbe obtus au sommet, de 7 à 17 cm de long et 3 à 7 cm de large, coriace à cartacé	<i>D. lopense</i>
8. 5 à 7 folioles ; limbe longuement acuminé au sommet, de 4 à 12 cm de long et de 1,5 à 3,5 cm de large, cartacé	<i>D. tessmannii</i>
9. Folioles de plus de 3 cm de long et de 1,5 cm de large	10
9. Folioles plus petites	<i>D. reygartii</i>
10. 3 à 5 folioles, anthères à apex pointu sur la face adaxiale	11
10. 5 à 7 folioles, anthères à apex rétu, plus ou moins aplati sur la face adaxiale	<i>D. guineense</i>
11. 3 folioles	12
11. 5 folioles (parfois de 3 à 7)	13
12. Folioles elliptiques à ovales, aiguës au sommet, de 3-7 cm de long ; gousse discoïde, veloutée, noire	<i>D. angolense</i>
12. Folioles lancéolées, acuminées, de 5,5-10 cm de long ; gousse obovoïde, pubérulente, brune ; sépales persistants	<i>D. kasaiense</i> (variété de <i>D. angolense</i> selon Rojo, 1982)
13. Réseau de nervilles lâche ou peu visible	14
13. Réseau de nervilles à mailles serrées	15
14. Folioles 3-5 x 3-4 cm	<i>D. pobeguunii</i>
14. Folioles 7-8 x 3 cm	<i>D. eurysepalum</i> (syn. <i>D. bipindense</i> selon Rojo, 1982)
15. Gousses globulaires-obovales, légèrement aplaties avec sépales persistants ; filet des étamines glabre	<i>D. pachyphyllum</i>
15. Gousses sessiles, discoïdes à subglobulaires ; filet des étamines poilus	<i>D. gossweileri</i> (syn. de <i>D. pachyphyllum</i> selon Rojo, 1982)
16. Folioles 7-11	17
16. Folioles 11-21	<i>D. dinklagei</i>
17. Face inférieure des folioles pubescente	18
17. Face inférieure des folioles glabre	20
18. Réseau de nervilles serré et saillant, pas de points translucides	19
18. Réseau de nervilles lâche, points translucides	<i>D. bipindense</i>
19. Limbe ovale et aigu à oblong-elliptique et longuement acuminé ; ovaire et gousse stipités, globulaires-aplaties ; 2 étamines ; 1 (ou 2) pétales	<i>D. zenkeri</i>
19. Limbe ovale ou lancéolé ; gousse sessile, ellipsoïde à sommet et base aigus ; 5 étamines ; 5 pétales	<i>D. englerianum</i>
20. Limbe de plus de 7,5 cm de long et de 2,5 cm de large, pas de points translucides	21
20. Limbe plus petit, points translucides	<i>D. excelsum</i>
21. Réseau de nervilles très apparent ; folioles claires dessous ; ovaire sessile	<i>D. densiflorum</i> (syn. <i>D. zenkeri</i> selon Rojo, 1982)
21. Réseau de nervilles plus ou moins estompé ; folioles ternes dessous ; ovaire stipité	<i>D. soyauxii</i> (syn. <i>D. zenkeri</i> selon Rojo, 1982)

7.2 Tableau récapitulatif reprenant l'ensemble des données utilisées dans les trois analyses

Tableau 8 – Informations sur les individus utilisés. ✓ : Spectre sur feuille, ✓° : Spectre sur écorce, ✓ : Séquençage réussi, ✓* : Séquençage raté

ID	Morphotypes	Collecteur	Coord. géo.	Pays	Morpho.	Chim.	Génét.
MR1	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1000 ; -5,6230	RDC	✓		
MR2	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1000 ; -5,6210	RDC	✓		
MR3	MakuBlanc	Ruwet M.	13,1010 ; -5,6220	RDC	✓		
MR4	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1020 ; -5,6220	RDC	✓		
MR5	tessmannii	Ruwet M.	13,1030 ; -5,6210	RDC	✓		
MR6	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1030 ; -5,6210	RDC	✓		
MR7	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1030 ; -5,6240	RDC	✓		
MR8	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1030 ; -5,6240	RDC	✓		
MR9	tessmannii	Ruwet M.	13,1040 ; -5,6240	RDC	✓		
MR10	MakuBlanc	Ruwet M.	13,0970 ; -5,6270	RDC	✓		
MR11	MakuBlanc	Ruwet M.	13,1020 ; -5,6210	RDC	✓		
MR12	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0980 ; -5,6270	RDC	✓		
MR13	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0980 ; -5,6260	RDC	✓		
MR14	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0980 ; -5,6260	RDC	✓		
MR15	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6270	RDC	✓		
MR16	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6260	RDC	✓		
MR17	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6270	RDC	✓		
MR18	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1010 ; -5,6260	RDC	✓		
MR19	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1020 ; -5,6270	RDC	✓		
MR20	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1020 ; -5,6270	RDC	✓		
MR21	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1020 ; -5,6280	RDC	✓		
MR22	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1020 ; -5,6270	RDC	✓		
MR23	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1020 ; -5,6280	RDC	✓		
MR24	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6210	RDC	✓		
MR25	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1000 ; -5,6220	RDC	✓		
MR26	MakuBlanc	Ruwet M.	13,1020 ; -5,6220	RDC	✓		
MR27	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1020 ; -5,6220	RDC	✓		
MR28	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1030 ; -5,6220	RDC	✓		
MR29	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1020 ; -5,6210	RDC	✓		
MR30	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1020 ; -5,6210	RDC	✓		
MR31	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1020 ; -5,6210	RDC	✓		
MR32	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1020 ; -5,6210	RDC	✓		
MR33	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1030 ; -5,6210	RDC	✓		
MR34	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1030 ; -5,6210	RDC	✓		
MR35	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1030 ; -5,6220	RDC	✓		
MR36	tessmannii	Ruwet M.	13,1030 ; -5,6240	RDC	✓	✓	✓
MR37	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6170	RDC	✓		
MR38	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0980 ; -5,6170	RDC	✓		
MR39	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0980 ; -5,6170	RDC	✓		
MR40	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0980 ; -5,6170	RDC	✓		
MR41	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6170	RDC	✓	✓	✓
MR42	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6170	RDC	✓		

Tableau 9 – Informations sur les individus utilisés. ✓ : Spectre sur feuille, ✓° : Spectre sur écorce, ✓ : Séquençage réussi, ✓* : Séquençage raté

ID	Morphotypes	Collecteur	Coord. géo.	Pays	Morpho.	Chim.	Génét.
MR43	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6160	RDC	✓		
MR44	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1000 ; -5,6170	RDC	✓		
MR45	MakuBlanc	Ruwet M.	13,1000 ; -5,6160	RDC	✓		
MR46	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0980 ; -5,6160	RDC	✓		
MR47	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6230	RDC	✓	✓	✓
MR48	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0970 ; -5,6160	RDC	✓	✓	
MR49	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0980 ; -5,6160	RDC	✓		
MR50	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0980 ; -5,6160	RDC	✓		
MR51	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0980 ; -5,6160	RDC	✓		
MR52	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0980 ; -5,6160	RDC	✓		
MR53	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0980 ; -5,6160	RDC	✓	✓	✓
MR54	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0980 ; -5,6160	RDC	✓		
MR55	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0980 ; -5,6160	RDC	✓		
MR56	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0980 ; -5,6150	RDC	✓		
MR57	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0960 ; -5,6150	RDC	✓		
MR58	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0960 ; -5,6150	RDC	✓		
MR59	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0960 ; -5,6150	RDC	✓		
MR60	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0960 ; -5,6150	RDC	✓		
MR61	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0960 ; -5,6150	RDC	✓		
MR62	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0960 ; -5,6150	RDC	✓		
MR63	tessmannii	Ruwet M.	13,0960 ; -5,6150	RDC	✓		
MR64	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0960 ; -5,6140	RDC	✓		
MR65	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0960 ; -5,6140	RDC	✓		
MR66	tessmannii	Ruwet M.	13,0960 ; -5,6140	RDC	✓	✓	✓
MR67	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0960 ; -5,6140	RDC	✓		
MR68	MakuBlanc	Ruwet M.	13,0960 ; -5,6130	RDC	✓		
MR69	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6140	RDC	✓		
MR70	MakuBlanc	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6140	RDC	✓		
MR71	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6150	RDC	✓		
MR72	pachyphyllum	Ruwet M.	13,0980 ; -5,6150	RDC	✓		
MR73	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1020 ; -5,6100	RDC	✓		
MR74	MakuBlanc	Ruwet M.	13,1020 ; -5,6100	RDC	✓		
MR75	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1020 ; -5,6100	RDC	✓		
MR76	MakuBlanc	Ruwet M.	13,1020 ; -5,6100	RDC	✓		
MR77	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1030 ; -5,6100	RDC	✓		
MR78	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1040 ; -5,6100	RDC	✓		
MR79	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1040 ; -5,6110	RDC	✓		
MR80	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1040 ; -5,6110	RDC	✓		
MR81	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1040 ; -5,6110	RDC	✓		
MR82	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1040 ; -5,6110	RDC	✓		
MR83	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1050 ; -5,6110	RDC	✓		
MR84	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1050 ; -5,6120	RDC	✓		
MR85	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1050 ; -5,6120	RDC	✓		
MR86	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1050 ; -5,6120	RDC	✓		
MR87	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1060 ; -5,6120	RDC	✓		

Tableau 10 – Informations sur les individus utilisés. ✓ : Spectre sur feuille, ✓° : Spectre sur écorce, ✓ : Séquençage réussi, ✓* : Séquençage raté

ID	Morphotypes	Collecteur	Coord. géo.	Pays	Morpho.	Chim.	Génét.
MR88	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1050 ; -5,6130	RDC	✓		
MR89	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1050 ; -5,6150	RDC	✓		
MR90	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1050 ; -5,6140	RDC	✓		
MR91	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1050 ; -5,6140	RDC	✓		
MR92	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1050 ; -5,6130	RDC	✓		
MR93	MakuBlanc	Ruwet M.	13,1060 ; -5,6120	RDC	✓	✓	✓
MR94	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1060 ; -5,6120	RDC	✓		
MR95	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1060 ; -5,6120	RDC	✓		
MR96	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1070 ; -5,6160	RDC	✓		
MR97	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1070 ; -5,6160	RDC	✓		
MR98	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1070 ; -5,6160	RDC	✓		
MR99	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1080 ; -5,6160	RDC	✓		
MR100	MakuBlanc	Ruwet M.	13,1070 ; -5,6160	RDC	✓	✓	✓
MR101	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1070 ; -5,6190	RDC	✓	✓	✓
MR102	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1070 ; -5,6200	RDC	✓		
MR103	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1070 ; -5,6190	RDC	✓		
MR104	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1070 ; -5,6190	RDC	✓		
MR105	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1080 ; -5,6190	RDC	✓		
MR106	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1070 ; -5,6190	RDC	✓		
MR107	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1070 ; -5,6190	RDC	✓		
MR108	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1070 ; -5,6190	RDC	✓		
MR109	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1070 ; -5,6200	RDC	✓		
MR110	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1070 ; -5,6200	RDC	✓		
MR111	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1060 ; -5,6190	RDC	✓		
MR112	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1060 ; -5,6180	RDC	✓		
MR113	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1050 ; -5,6180	RDC	✓		
MR114	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1050 ; -5,6190	RDC	✓		
MR115	MakuBlanc	Ruwet M.	13,1030 ; -5,6200	RDC	✓		
MR116	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1040 ; -5,6220	RDC	✓		
MR117	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1050 ; -5,6230	RDC	✓		
MR118	MakuBlanc	Ruwet M.	13,1010 ; -5,6220	RDC	✓	✓	✓
MR119	excelsum	Ruwet M.	13,1010 ; -5,6220	RDC	✓		
MR120	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6120	RDC	✓	✓	✓
MR121	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6120	RDC	✓		
MR122	MakuBlanc	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6120	RDC	✓		
MR123	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6120	RDC	✓		
MR124	MakuBlanc	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6120	RDC	✓		
MR125	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1180 ; -5,6110	RDC	✓		
MR126	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6120	RDC	✓		
MR127	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1180 ; -5,6110	RDC	✓		
MR128	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1180 ; -5,6110	RDC	✓		
MR129	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1180 ; -5,6110	RDC	✓		
MR130	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1180 ; -5,6110	RDC	✓		
MR131	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1180 ; -5,6110	RDC	✓	✓	✓

Tableau 11 – Informations sur les individus utilisés. ✓ : Spectre sur feuille, ✓° : Spectre sur écorce, ✓ : Séquençage réussi, ✓* : Séquençage raté

ID	Morphotypes	Collecteur	Coord. géo.	Pays	Morpho.	Chim.	Génét.
MR132	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1180 ; -5,6120	RDC	✓		
MR133	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1180 ; -5,6120	RDC	✓		
MR134	MakuBlanc	Ruwet M.	13,1180 ; -5,6120	RDC	✓	✓	✓
MR135	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6110	RDC	✓		
MR136	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6110	RDC	✓		
MR137	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6110	RDC	✓		
MR138	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6110	RDC	✓		
MR139	MakuBlanc	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6110	RDC	✓		
MR140	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6110	RDC	✓		
MR141	MakuBlanc	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6110	RDC	✓		
MR142	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6110	RDC	✓		
MR143	MakuBlanc	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6120	RDC	✓		
MR144	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6110	RDC	✓		
MR145	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6110	RDC	✓		
MR146	MakuBlanc	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6110	RDC	✓		
MR147	MakuBlanc	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6100	RDC	✓		
MR148	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6110	RDC	✓		
MR149	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1160 ; -5,6100	RDC	✓		
MR150	excelsum	Ruwet M.	13,1160 ; -5,6100	RDC	✓	✓	✓
MR151	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1160 ; -5,6100	RDC	✓		
MR152	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1160 ; -5,6110	RDC	✓		
MR153	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1160 ; -5,6110	RDC	✓		
MR154	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1160 ; -5,6110	RDC	✓		
MR155	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1160 ; -5,6110	RDC	✓		
MR156	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1160 ; -5,6100	RDC	✓		
MR157	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6100	RDC	✓		
MR158	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6100	RDC	✓		
MR159	MakuBlanc	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6110	RDC	✓		
MR160	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6100	RDC	✓		
MR161	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6100	RDC	✓		
MR162	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6100	RDC	✓		
MR163	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1170 ; -5,6100	RDC	✓		
MR164	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1160 ; -5,6100	RDC	✓		
MR165	pachyphyllum	Ruwet M.	13,1040 ; -5,6210	RDC	✓		
MR166	tessmannii	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6190	RDC	✓		
MR167	tessmannii	Ruwet M.	13,0980 ; -5,6190	RDC	✓		
MR168	tessmannii	Ruwet M.	13,0980 ; -5,6180	RDC	✓		
MR169	tessmannii	Ruwet M.	13,0980 ; -5,6180	RDC	✓		
MR170	tessmannii	Ruwet M.	13,0980 ; -5,6180	RDC	✓		
MR171	tessmannii	Ruwet M.	13,0980 ; -5,6180	RDC	✓	✓	✓
MR172	tessmannii	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6180	RDC	✓	✓	✓
MR173	tessmannii	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6180	RDC	✓		
MR174	tessmannii	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6180	RDC	✓		

Tableau 12 – Informations sur les individus utilisés. ✓ : Spectre sur feuille, ✓° : Spectre sur écorce, ✓ : Séquençage réussi, ✓* : Séquençage raté

ID	Morphotypes	Collecteur	Coord. géo.	Pays	Morpho.	Chim.	Génét.
MR175	tessmannii	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6180	RDC	✓		
MR176	tessmannii	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6180	RDC	✓	✓	✓
MR177	tessmannii	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6190	RDC	✓		
MR178	tessmannii	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6190	RDC	✓		
MR179	tessmannii	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6180	RDC	✓		
MR180	tessmannii	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6190	RDC	✓		
MR181	tessmannii	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6190	RDC	✓		
MR182	tessmannii	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6190	RDC	✓		
MR183	tessmannii	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6190	RDC	✓		
MR184	tessmannii	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6190	RDC	✓		
MR185	tessmannii	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6190	RDC	✓		
MR186	tessmannii	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6190	RDC	✓		
MR187	excelsum	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6190	RDC	✓		
MR188	tessmannii	Ruwet M.	13,0990 ; -5,6190	RDC	✓		
MR189	excelsum	Ruwet M.	13,1020 ; -5,6270	RDC	✓	✓	✓
MR190	excelsum	Ruwet M.	13,1020 ; -5,6270	RDC	✓	✓	✓
MR191	tessmannii	Ruwet M.	13,1000 ; -5,6270	RDC	✓		
MR192	tessmannii	Ruwet M.	13,0970 ; -5,6260	RDC	✓		
MR193	pachyphyllum	Ruwet M.	16,4730 ; -2,5520	RDC	✓	✓	✓
MR194	pachyphyllum	Ruwet M.	16,4740 ; -2,5520	RDC	✓		
MR195	pachyphyllum	Ruwet M.	16,4740 ; -2,5520	RDC	✓		
MR196	pachyphyllum	Ruwet M.	16,4740 ; -2,5510	RDC	✓		
MR197	pachyphyllum	Ruwet M.	16,4740 ; -2,5520	RDC	✓	✓°	✓
MR198	pachyphyllum	Ruwet M.	16,4740 ; -2,5520	RDC	✓		
MR199	pachyphyllum	Ruwet M.	16,4740 ; -2,5520	RDC	✓		
MR200	pachyphyllum	Ruwet M.	16,4740 ; -2,5520	RDC	✓		
MR201	pachyphyllum	Ruwet M.	16,4740 ; -2,5510	RDC	✓		
MR202	pachyphyllum	Ruwet M.	16,4800 ; -2,5480	RDC	✓		
MR203	pachyphyllum	Ruwet M.	16,4800 ; -2,5480	RDC	✓		
MR204	pachyphyllum	Ruwet M.	16,4800 ; -2,5480	RDC	✓	✓	✓
MR205	pachyphyllum	Ruwet M.	16,4800 ; -2,5480	RDC	✓	✓	✓
MR206	pachyphyllum	Ruwet M.	16,4800 ; -2,5480	RDC	✓		
MR207	pachyphyllum	Ruwet M.	16,4800 ; -2,5480	RDC	✓		
MR208	pachyphyllum	Ruwet M.	16,4810 ; -2,5480	RDC	✓		
MR209	pachyphyllum	Ruwet M.	16,4810 ; -2,5480	RDC	✓		
MR210	pachyphyllum	Ruwet M.	16,4810 ; -2,5480	RDC	✓		
MR211	pachyphyllum	Ruwet M.	16,4810 ; -2,5480	RDC	✓		
MR212	pachyphyllum	Ruwet M.	16,4810 ; -2,5480	RDC	✓		
MR213	zenkeri	Ruwet M.	16,4770 ; -2,6010	RDC	✓	✓	✓
MR214	zenkeri	Ruwet M.	16,4760 ; -2,6010	RDC	✓		
MR215	zenkeri	Ruwet M.	16,4760 ; -2,6010	RDC	✓		
MR216	zenkeri	Ruwet M.	16,4760 ; -2,6010	RDC	✓	✓	✓
MR217	zenkeri	Ruwet M.	16,4760 ; -2,6010	RDC	✓		
MR218	zenkeri	Ruwet M.	16,4760 ; -2,6010	RDC	✓		

Tableau 13 – Informations sur les individus utilisés. ✓ : Spectre sur feuille, ✓° : Spectre sur écorce, ✓ : Séquençage réussi, ✓* : Séquençage raté

ID	Morphotypes	Collecteur	Coord. géo.	Pays	Morpho.	Chim.	Génét.
MR219	zenkeri	Ruwet M.	16,4890 ; -2,6290	RDC	✓		
MR220	zenkeri	Ruwet M.	16,4940 ; -2,6270	RDC	✓		
MR221	zenkeri	Ruwet M.	16,4950 ; -2,6270	RDC	✓	✓°	✓
MR222	zenkeri	Ruwet M.	16,4950 ; -2,6270	RDC	✓		
MR223	zenkeri	Ruwet M.	16,4950 ; -2,6260	RDC	✓	✓	✓
BD1	pachyphyllum	Bengono&Doucet	13,0696 ; -0,5361	Gabon	✓	✓✓°	✓
BD2	cf.lopense	Bengono&Doucet	13,0835 ; -0,5241	Gabon	✓	✓✓°	✓
BD3	cf.lopense	Bengono&Doucet	13,0982 ; -0,5661	Gabon	✓	✓✓°	✓
BD4	cf.lopense	Bengono&Doucet	13,0778 ; -0,5311	Gabon	✓	✓✓°	✓*
BD5	angolense	Bengono&Doucet	13,0843 ; -0,5194	Gabon	✓	✓✓°	✓
BD6	lopense	Bengono&Doucet	13,2092 ; -0,5212	Gabon	✓	✓✓°	✓
BD7	lopense	Bengono&Doucet	13,0269 ; -0,5099	Gabon	✓	✓✓°	✓*
BD8	cf.lopense	Bengono&Doucet	13,0996 ; -0,5112	Gabon	✓	✓✓°	✓
BD9	cf.lopense	Bengono&Doucet	13,1011 ; -0,5123	Gabon	✓	✓✓°	✓
BD10	cf.lopense	Bengono&Doucet	13,1027 ; -0,5142	Gabon	✓	✓✓°	✓
BD11	cf.lopense	Bengono&Doucet	13,1155 ; -0,5089	Gabon	✓	✓✓°	✓*
BD12	cf.lopense	Bengono&Doucet	13,1145 ; -0,5029	Gabon	✓	✓	✓*
DIA01	angolense	Wieringa J.J.	-	Gabon	✓		✓*
DIA02	angolense	-	-				✓
DIA03	angolense	Wieringa J.J.	12,9822 ; -0,7180	Gabon			✓*
DIA04	angolense	Meerts P.	28,5403 ; -10,9272	RDC	✓		✓
DIA05	lopense	de Wilde	11,5867 ; -0,1767	Gabon	✓		✓
DIA06	lopense	Breteler F.J.	11,9167 ; -0,6833	Gabon	✓		✓
DIA07	lopense	-	-	-			✓
DIA08	lopense	Wieringa J.J.	13,1133 ; -0,6917	Gabon	✓		✓
DIA09	pachyphyllum	-	25,0000 ; 0,0000	RDC	✓		✓
DIA10	pachyphyllum	-	27,5214 ; -2,1097	RDC	✓		✓
DIA11	pachyphyllum	Wieringa J.J.	13,0014 ; -0,7000	Gabon	✓		✓
DIA12	pachyphyllum	Wieringa J.J.	10,4510 ; -2,6595	Gabon	✓		✓*
DIA13	polyanthum	Breteler F.J.	13,0000 ; -0,6667	Gabon	✓		✓
DIA14	polyanthum	Jongkind	-	Liberia			✓*
DIA15	polyanthum	McPherson G.	-	Guinée			✓
DIA16	polyanthum	McPherson G.	-	Guinée			✓
DIA17	polyanthum	Ehoarn	10,5711 ; -0,7208	Gabon	✓		✓*
Wier5221	lopense	-	-		✓		
Bash&kisi5	angolense	-	-		✓		
Wier4617	angolense	-	-		✓		
L01	cf.lopense	Doucet R.	12,8531 ; -0,6658	Gabon	✓	✓	✓
L02	cf.lopense	Doucet R.	12,8500 ; -0,6569	Gabon	✓	✓	✓
L03	lopense	Doucet R.	12,8458 ; -0,6586	Gabon	✓	✓	✓
L04	cf.lopense	Doucet R.	12,8411 ; -0,6589	Gabon	✓	✓	✓
L05	cf.lopense	Doucet R.	12,8475 ; -0,6542	Gabon	✓	✓	✓
AN01	angolense	Doucet R.	13,3339 ; -0,8625	Gabon	✓	✓	✓
AN02	pachyphyllum	Doucet R.	13,3339 ; -0,8622	Gabon	✓	✓	✓

Tableau 14 – Informations sur les individus utilisés. ✓ : Spectre sur feuille, ✓° : Spectre sur écorce, ✓ : Séquençage réussi, ✓* : Séquençage raté

ID	Morphotypes	Collecteur	Coord. géo.	Pays	Morpho.	Chim.	Génét.
AN03	angolense	Doucet R.	13,3328 ; -0,8619	Gabon	✓	✓	✓
AN04	angolense	Doucet R.	13,3328 ; -0,8597	Gabon	✓	✓	✓
AN05	angolense	Doucet R.	13,3328 ; -0,8597	Gabon	✓	✓	✓
OV1	pachyphyllum	Doucet R.	13,3789 ; -0,7224	Gabon	✓	✓	
OV2	angolense	Doucet R.	13,3789 ; -0,7205	Gabon	✓	✓	
OV3	pachyphyllum	Doucet R.	13,3793 ; -0,7213	Gabon	✓	✓	
OV4	pachyphyllum	Doucet R.	13,3785 ; -0,7220	Gabon	✓	✓	
OV5	pachyphyllum	Doucet R.	13,3757 ; -0,7268	Gabon	✓	✓	
OV6	pachyphyllum	Doucet R.	12,8980 ; -0,7195	Gabon	✓	✓	
OV7	lopense	Doucet R.	12,8977 ; -0,7197	Gabon	✓	✓	
OV8	pachyphyllum	Doucet R.	12,8907 ; -0,7128	Gabon	✓	✓	
OV9	cf.lopense	Doucet R.	12,8872 ; -0,7124	Gabon	✓	✓	
OV10	pachyphyllum	Doucet R.	12,8857 ; -0,7144	Gabon	✓	✓	
OV11	pachyphyllum	Doucet R.	12,9704 ; -0,7307	Gabon	✓	✓	
OV12	cf.lopense	Doucet R.	12,9700 ; -0,7298	Gabon	✓	✓	
OV13	pachyphyllum	Doucet R.	12,9689 ; -0,7330	Gabon	✓	✓	
OV14	cf.lopense	Doucet R.	12,9686 ; -0,7326	Gabon	✓	✓	
OV15	cf.lopense	Doucet R.	12,9687 ; -0,7325	Gabon	✓	✓	
Stij384	angolense	Stijk		Gabon	✓		
Bret10753	angolense	Breteler		Gabon	✓		
Bret11125	angolense	Breteler		Gabon	✓		
Bret10485	angolense	Breteler		Gabon	✓		
Stev4766	angolense	Stevart		Gabon	✓		
Wier5220	angolense	Wieringa		Gabon	✓		
Bret15121	angolense	Breteler		Gabon	✓		
Wier5582	angolense	Wieringa		Gabon	✓		
Wier2395	angolense	Wieringa		Gabon	✓		
Bret14936	lopense	Breteler		Gabon	✓		
Bret15123	lopense	Breteler		Gabon	✓		
Douc403	lopense	Doucet		Gabon	✓		
Wilk1524	lopense	Wilk		Gabon	✓		
McPh16244	lopense	McPherson		Gabon	✓		
McPh15801	lopense	McPherson		Gabon	✓		
McPh15800	lopense	McPherson		Gabon	✓		
Leeu12116	polyanthum	Leeuwenberg		Cote d'Ivoire	✓		
McPh21410	polyanthum	McPherson		Guinea	✓		✓
McPh21470	polyanthum	McPherson		Guinea	✓		✓
Bida1399	polyanthum	Bidault		Gabon	✓		
Vers528	corbisieri	Verstraete		RDC	✓		✓*
Vers534	corbisieri	Verstraete		RDC	✓		
McPh15736	pachyphyllum	McPherson		Gabon	✓		✓
Wier2157	angolense	Wieringa		Cameroon	✓		
Wier2112	angolense	Wieringa		Cameroon	✓		
Hard2142	angolense	Harder		Zambia	✓		

Tableau 15 – Informations sur les individus utilisés. ✓ : Spectre sur feuille, ✓° : Spectre sur écorce, ✓ : Séquençage réussi, ✓* : Séquençage raté

ID	Morphotypes	Collecteur	Coord. géo.	Pays	Morpho.	Chim.	Génét.
Pope2195	angolense	Pope		Zambia	✓		
Eans2678	angolense	Eanshawe		Zambia	✓		
Bren8047	angolense	Brenan		Zambia	✓		
Rich12672	angolense	Richards		Zambia	✓		
Fans3892	angolense	Fanshawe		Zambia	✓		
Whit3096	angolense	White		Zambia	✓		
CoBal.1078	polyanthum	Corbisier-Baland		RDC			✓*
Gere7553	corbisieri	Gereau		RDC			✓*
CoBal.1642	tessmannii	Corbisier-Baland		RDC			✓*
Wier6197	tessmannii	Wieringa		Gabon			✓
Loui2315	pachyphyllum	Louis		RDC			✓*
Germ7324	pachyphyllum	Germain		RDC			✓*
Gilb30	pachyphyllum	Gilbert		RDC			✓
Burg1490	pachyphyllum	van der Burgt		-			✓*
Adam28842	pachyphyllum	Adam		Liberia			✓
Zenk2360	pachyphyllum	Zenker		Cameroon			✓
Brie78	pachyphyllum	de Briey J.		RDC			✓
Stan1400	pachyphyllum	Staner		RDC			✓
Doni1588	pachyphyllum	Donis		RDC			✓
Dubo745	pachyphyllum	Dubois		RDC			✓
Test7755	pachyphyllum	Le Testu		Gabon			✓*
GhesT106	polyanthum	Ghesquière		RDC			✓*
vra2575	angolense	Évrard		RDC			✓*
Gill383	angolense	Gillardin		RDC			✓*
Roby1886	angolense	Robyns W.		RDC			✓*
Loui2881	excelsum	Louis J.		RDC			✓*
Pier3270	excelsum	Pierlot R.		RDC			✓*
Burg1513	excelsum	Van der Burgt		RDC			✓
Laur797	zenkeri	Laurent M.		RDC			✓*
Zenk3770	zenkeri	Zenker		Cameroon			✓
Douc6066	zenkeri	Doucet J.L.		Gabon			✓
Loui321	soyauxii	Louis A.M.		Gabon			✓*
Test1619	soyauxii	LeTestu G.		Gabon			✓

7.3 Fiche de terrain : Caractérisation morphologique

Description morphologique

Information sur le relevé	
N°	Espèce
Date relevé	

Section ¹	Fût		Dbh (1,3m) (Ou au-dessus des contreforts)	Type ³	Base du fût		Ecorce		Tranche				
	Hauteur du fût [m] ²	Hauteur de l'arbre [m] ²			Hauteur contreforts/empattements [cm] ⁴	Aspect ⁵	Couleur ⁶	Epaisseur [mm]	Couleur ⁶		Intensité odeur ⁷	Ecoulement	
									Intérieur	Extérieur		Type ⁸	Couleur ⁶

Feuilles				
Rameau fertile ? [OUI/NON]	Type pétiole ⁹	Longueur rachis [cm]	Longueur pétiole [cm]	Position de récolte dans l'arbre ¹⁰

Folioles											
Nbre	Pilosité sup. ¹¹	Couleur sup. ¹²	Pilosité inf. ¹¹	Couleur inf. ¹²	Forme fol. du sommet ¹³	Forme fol. de la base ¹³	Marge recourbée ? [OUI/NON]	Forme du sommet ¹⁴	Base asymétrique ? [OUI/NON]	Nervilles ¹⁵	Points translucides ? [OUI/NON]

Folioles			
Limbe (cm)		Pétiolule	
Folioles de la base		Coriace ? [OUI/NON]	
Folioles du sommet	Folioles de la base	Tordu ?	Longueur [mm]
Longueur	Longueur		
Largueur	Largueur		

Fleur												
Inflorescence		Etamines				Sépales						
Nbre de fleurs	Type ¹⁶	Pilosité ¹¹	Couleur ⁶	Nbre	Anthère		Filet		Forme ¹⁹	Pilosité ¹¹	Couleur ⁶	Nbre
					Forme ¹⁷	Symétrie ?	Pilosité ¹¹	Taille ppr. à l'anthère ²⁶				

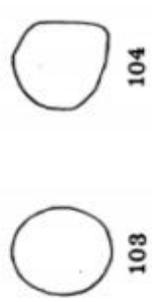
Fleur							
Pétale		Longueur [mm]			Ovaire		
Pilosité ¹¹	Couleur ⁶	Nbre	Pédoncule	Pédicelle	Réceptacle	Pilosité ¹¹	Couleur ⁶

Bourgeon					Fruits		
Longueur [mm]	Forme ²⁸	Longueur [cm]	Largeur [cm]	Pilosité ²¹	Position ²⁰	Forme ²³	Couleur ²²

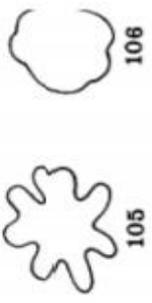
Description des termes utilisés.

1	Section : 103. Section circulaire ; 104. Section avec méplats ; 105. Section cannelée ou étoilée ; 106. Section bosselée
2	Hauteur : mesure avec Vertex
3	Base du fût type : 92. Tronc à base cylindrique ; 93. Tronc à base épaissie ou conique ; 94. Tronc à base avec pattes ou bourrelets ; 95. Contreforts à direction droite ; 96. Contreforts à direction sinuose
4	Base du fût hauteur : uniquement si non cylindrique
5	Aspect écorce : 108. Lisses ; 109. Fissurées ; 110. Rugueuses ; 111. Tavelées ; 112. Lenticellées ; 113. Avec bourrelets horizontaux ; 114. Crevasées longitudinalement ; 115. Dessin analogue à un filet étiré ; 116. Se détachant en lamères minces ; 117. A écailles ou plaques rectangulaires ; 118. A écailles ou plaques irrégulières ; 119. A écailles ou plaques circulaires ; 120. Crêtes sinueuses parallèles
6	Couleur : charte de Munsell
7	Intensité odeur : échelle de 1 à 5
8	Type d'écoulement : 1. Par point ; 2. Abondant ; 3. Pas d'écoulement
9	Type pétiole : 198. pétiole cylindrique ; 199. Pétiole renflé ; 200. Pétiole canaliculé ou sillonné
10	Position de la feuille dans l'arbre : 1. base de la couronne ; 2. milieu de la couronne ; 3. haut de la couronne
11	Pilosité folioles : A. glabre ; B. pubescent
12	Couleur folioles : 1. brillant ; 2. mate + code de Munsell
13	Forme des folioles : 4. Oblongue ; 5. Elliptique ; 6. Lancéolée ; 7. Ovale ; 8. Obovale ; 9. Oblancéolée ; 17. Falciforme
14	Forme du sommet des folioles : 187. pas d'acumen ; 188-1. Acumen à pointe effilée ; 188-2. Acumen à pointe aiguë ; 188-3. Acumen à pointe obtuse ou arrondie ; 188-4. Acumen à pointe tronquée ; 188-5. Acumen à pointe rétuse ; 188-6. Acumen à pointe émarginée

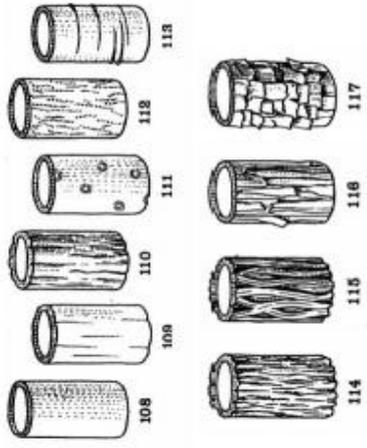
15	Nervilles : A. lâche ou peu visible ; B. mailles serrées + 1. Saillantes ; 2. discrètes
16	Type d'inflorescence : 318. Grappe ou racème ; 319. Epi, 323. Corymbe ; 326. Ombelle ; 335. Axes et fleurs alternes ; 336. Axes et fleurs opposés
17	Anthère forme : 1. Rectangulaire ; 2. Lancéolée ; 3. triangulaire
18	Anthère pilosité : 1. Glabre ; 2. Poilue
19	Forme des sépales : 4. Oblongue ; 5. Elliptique ; 6. Lancéolée ; 7. Ovale ; 8. Obovale ; 9. Oblancéolée ; 17. Falciforme + A. soudées ; B. libres
20	Fruit position : 1. dans l'arbre ; 2. au sol
21	Fruit pilosité : 1. Dense ; 2. Epaise ; 3. Absente
22	Fruit couleur : 1. Brun ; 2. Noir
23	Fruit forme : 1. Discoïde ; 2. Globuleux ; 3. Ellipsoïde ; 4. pyriforme
24	Type de sol : 1. Terre ferme ; 2. Bord de rivière ou zone marécageuse
25	Type de forêt : 1. Mature ; 2. Secondaire
26	Taille ppr à l'anthère : 1. Plus grand que l'anthère ; 2. Plus petit que l'anthère
27	Receptacle avec disque : 1. réceptacle non nectarifère bombé (=halamus, 1) ; 2. ou plan ; 3. Fleur disciflore avec présence d'un disque nectarifère sur lequel repose le gynécée ; 4. Fleur corolliflore à androcée épipétale ; 5-6. Fleur caliciflore à hypanthe développé bombé ou creux, le périanthe et l'androcée sont insérés sur les bords de l'hypanthe ; 7-8. Fleur épigyne les pièces du périanthe et l'androcée sont insérés sur l'hypanthe et l'ovaire fusionné, en 8 fleur épigyne corolliflore.
28	Forme bourgeon : A. fuselé, fusiforme ; B. allongé pointu ; C. allongé ; D. cylindrique ; E. conique étroit ; F. Conique ; G. ovoïde ; I. Globuleux ; J. Hémisphérique ; K. Sphérique ; L. Pédonculé
29	Code de Dawkins : « -classe 1 : couronne totalement ombragée verticalement et latéralement, pas de lumière directe, seulement de la lumière diffuse ; -classe 2 : couronne totalement ombragée verticalement mais exposée latéralement à de la lumière directe ; -classe 3 : couronne partiellement exposée verticalement ; -classe 4 : couronne totalement exposée verticalement mais adjacente à d'autres couronnes, de telle sorte que l'angle total d'accès à la lumière est inférieur à 90° ; -classe 5 : couronne totalement exposée verticalement et latéralement dans un cône de 90° autour de la base de la couronne ».



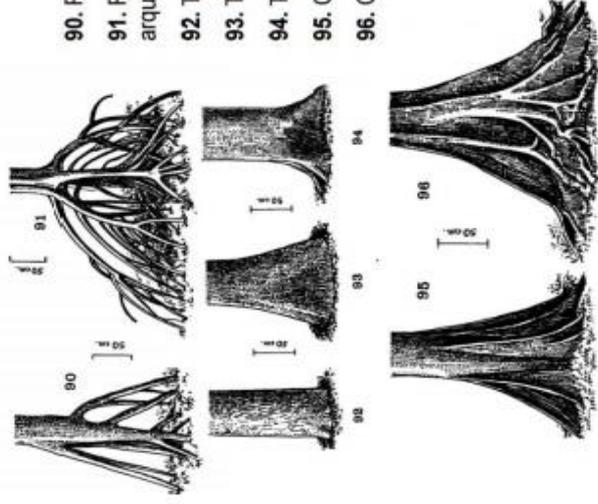
- 103. Section circulaire
- 104. Section avec méplats
- 105. Section cannelée ou étoilée



106. Section bosselée

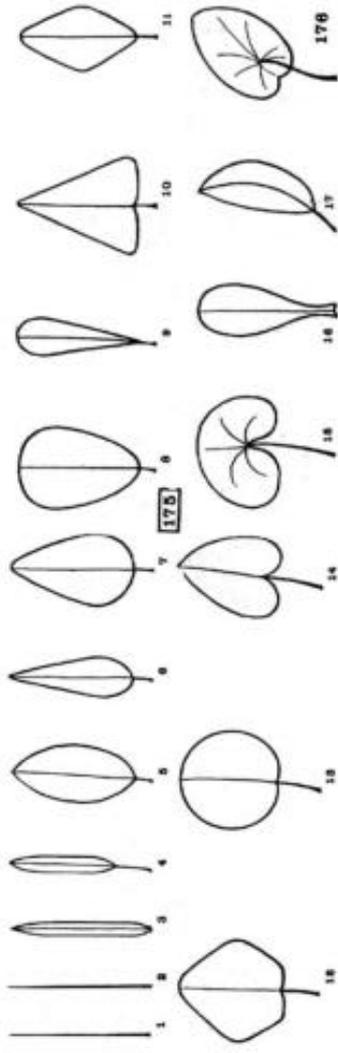


- 108. Lisses
- 109. Fissurées
- 110. Rugeuses
- 111. Tavelées
- 112. Lenticellées
- 113. Avec bourrelets horizontaux
- 114. Crevassées longitudinalement
- 115. Dessin analogue à un filet étiré
- 116. Se détachant en lanières minces
- 117. A écailles ou plaques rectangulaires
- 118. A écailles ou plaques irrégulières
- 119. A écailles ou plaques circulaires
- 120. Crêtes sinueuses parallèles



- 90. Racines-échasses simples à trajet droit
- 91. Racines-échasses ramifiées à trajet arqué
- 92. Tronc à base cylindrique
- 93. Tronc à base épaissie ou conique
- 94. Tronc à base avec pattes ou bourrelets
- 95. Contreforts à direction droite
- 96. Contreforts à direction sinueuse

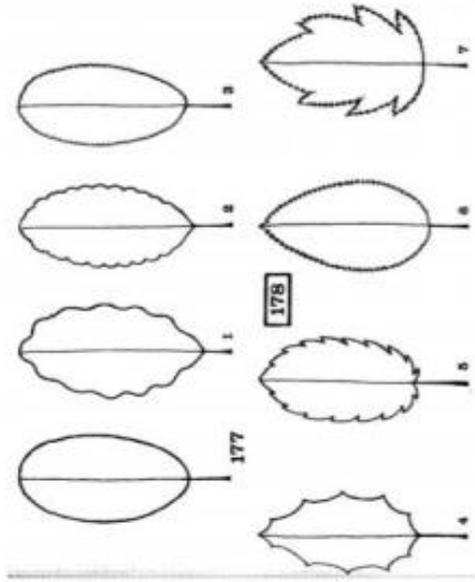
Figure 1 : Illustration tirée de Letouzey (1970)



- 1. Filiforme 5. Elliptique 9. Oblancéolée 13. Circulaire 17. Falciforme
- 2. Linéaire 6. Lancéolée 10. Triangulaire 14. Cordiforme 18. Peltée
- 3. Rubanée 7. Ovale 11. Losangique 15. Réniforme
- 4. Oblongue 8. Obovale 12. Pentagonale 16. Spatulée



- 188-1. Acumen à pointe effilée
- 188-2. Acumen à pointe aiguë
- 188-3. Acumen à pointe obtuse ou arrondie
- 188-4. Acumen à pointe tronquée
- 188-5. Acumen à pointe rétuse
- 188-6. Acumen à pointe émarginée



- 177. Feuille entière
- 178. Bord du limbe incisé ou découpé
- 178-1. Marge ondulée ou sinueuse
- 178-2. Marge crénelée
- 178-3. Marge crénelée
- 178-4. Marge dentée avec dents droites
- 178-5. Marge dentée avec dents obliques
- 178-6. Marge denticulée, à petites dents
- 178-7. Marge doublement dentée

Figure 2 : Illustration tirée de Letouzey (1970)

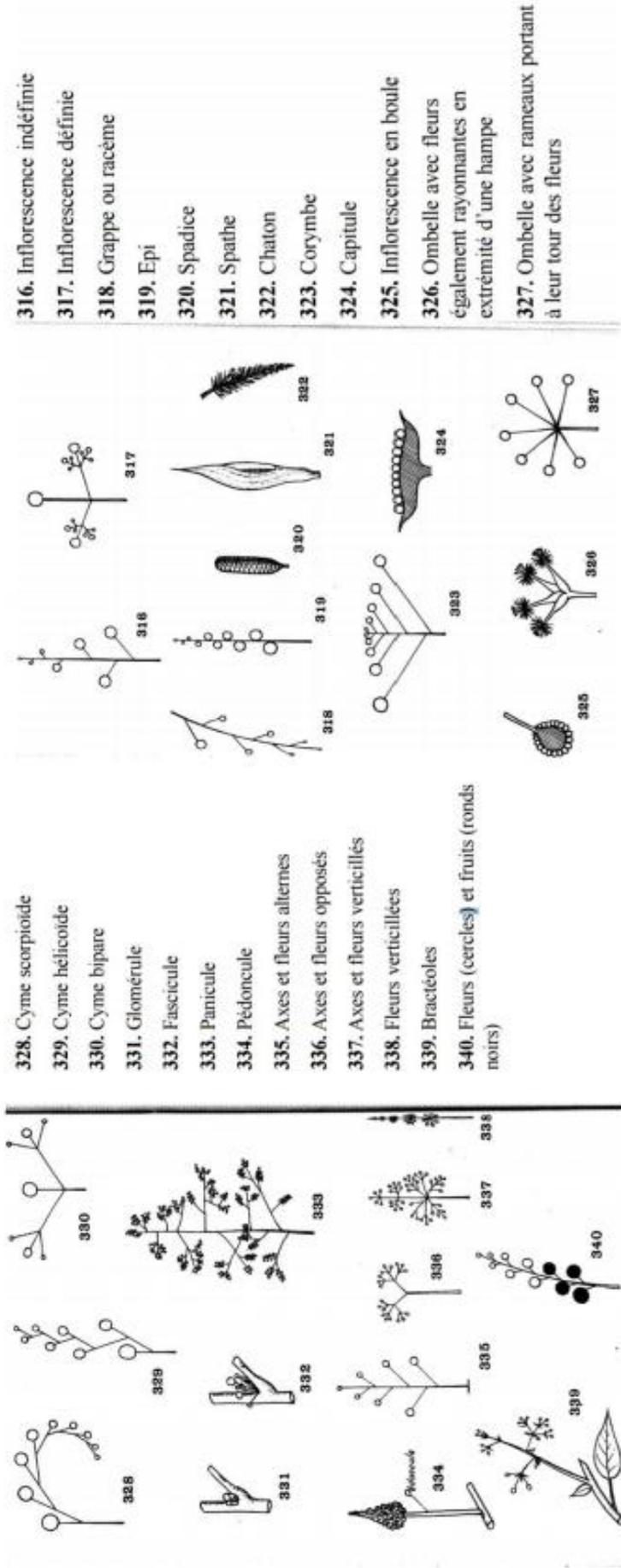
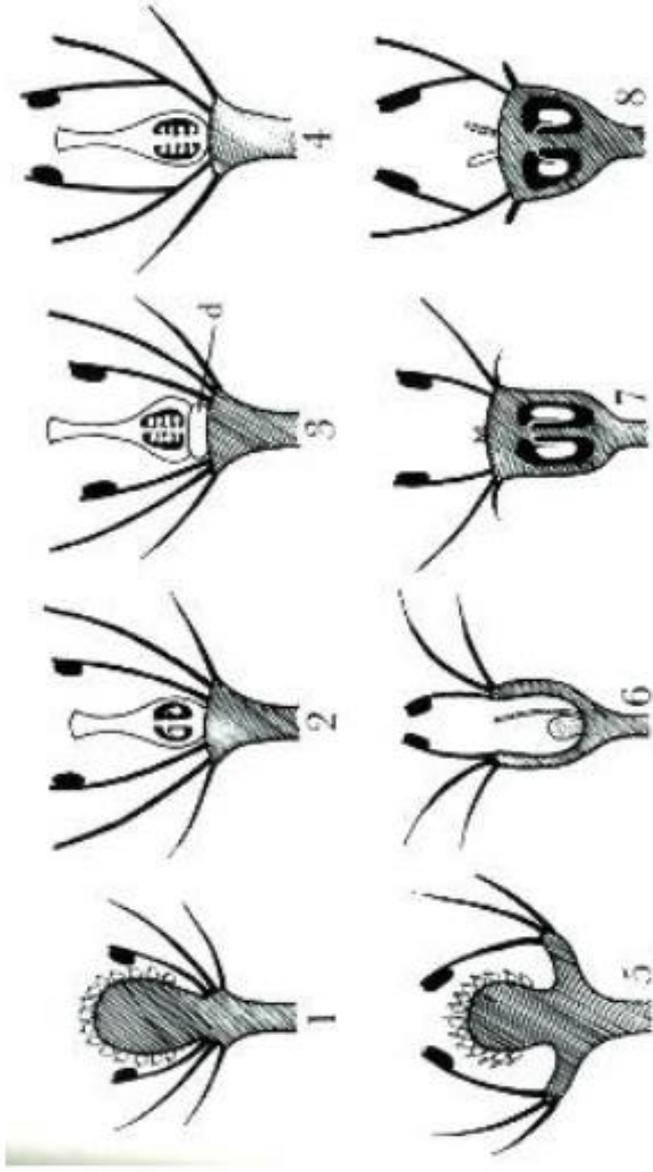
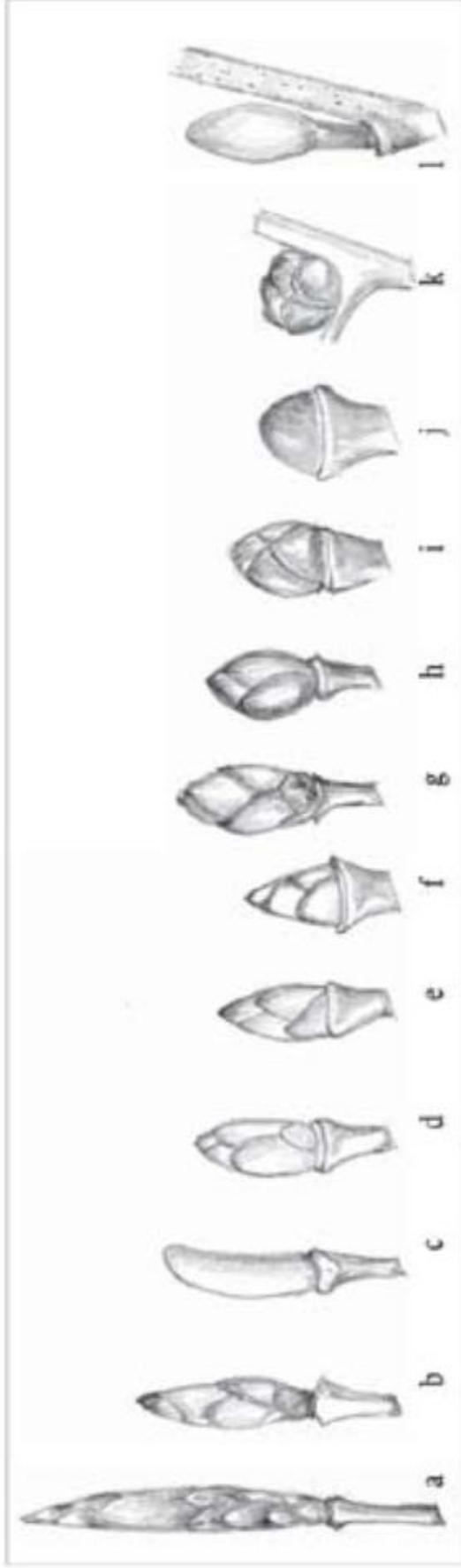


Figure 3 : Illustration tirée de Letouzey (1970)



Principaux types de fleurs selon la forme du réceptacle et l'insertion des pièces florales. 1-2. Fleurs thalamiflores à réceptacle non nectarifère bombé (=thalamus, 1) ou plan (2). 3. Fleur disciflore avec présence d'un disque nectarifère sur lequel repose le gynécée. 4. Fleur corolliflore à androcée épipétale, 5-6. Fleur calyciflore à hypanthe développé bombé ou creux, le périanthe et l'androcée sont insérés sur les bords de l'hypanthe. 7-8. Fleur épigyne les pièces du périanthe et l'androcée sont insérés sur l'hypanthe et l'ovaire fusionné, en 8 fleur épigyne corolliflore.

Figure 4 : Illustration tiré de Douzet (2007)



Figures 18 a-l: Forme des bourgeons - a. Fuselé, fusiforme; b. Allongé pointu; c. Allongé; d. Cylindrique; e. Conique étroit; f. Conique; g. Ovoïde allongé; h. Ovoïde; i. Globuleux; j. Hémisphérique; k. Sphérique; l. Pédonculé.

Figure 5 : *Forme des bourgeons* (Schulz and Godet 2017)

Fiche écologique

Géographie		Habitat	
Coordonnées GPS	Topographie	Code Dawkins ²⁹	Type de sol ²⁴
X	Y		Type de forêt ²⁵

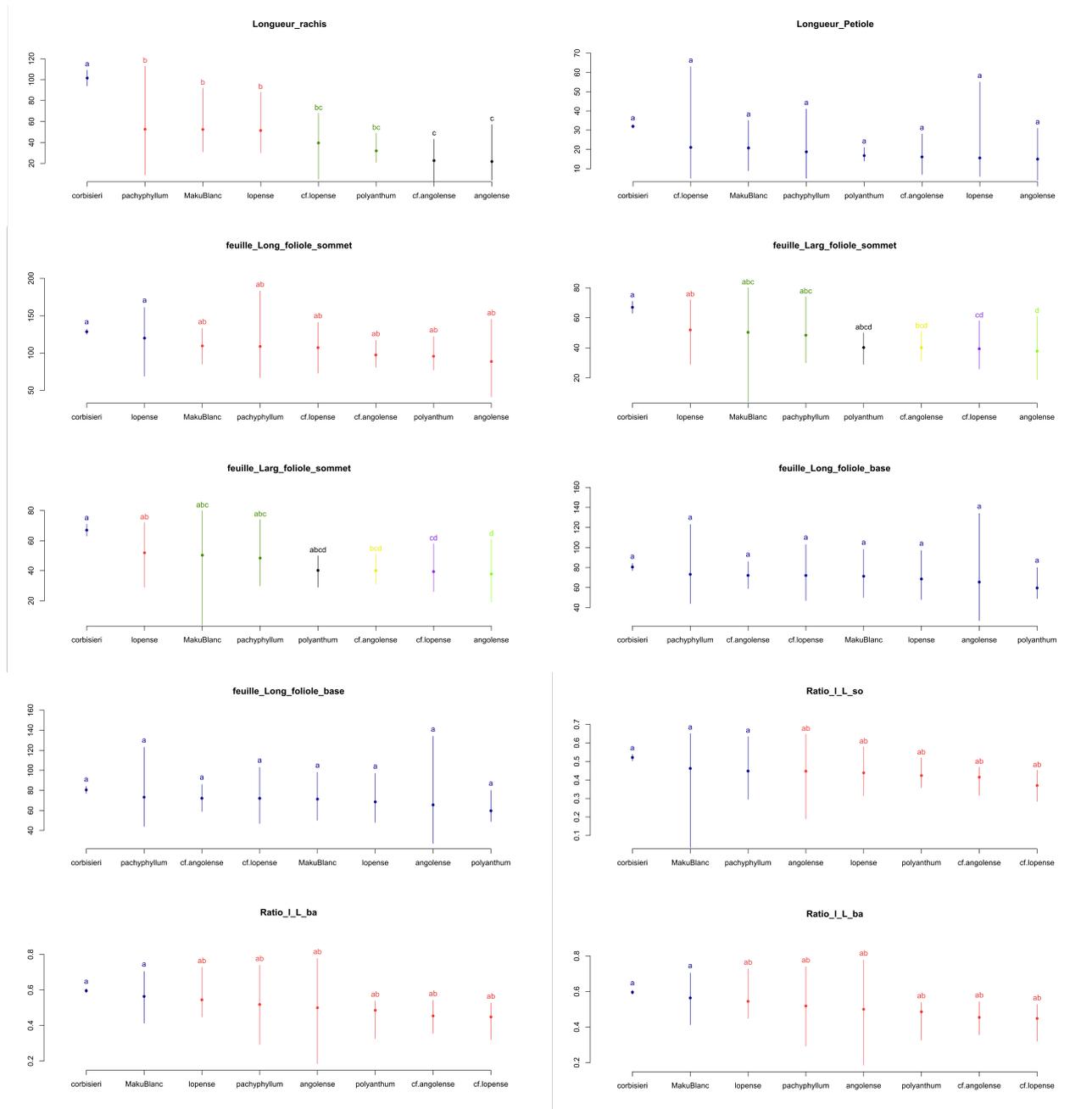
Fiche descriptive plantule

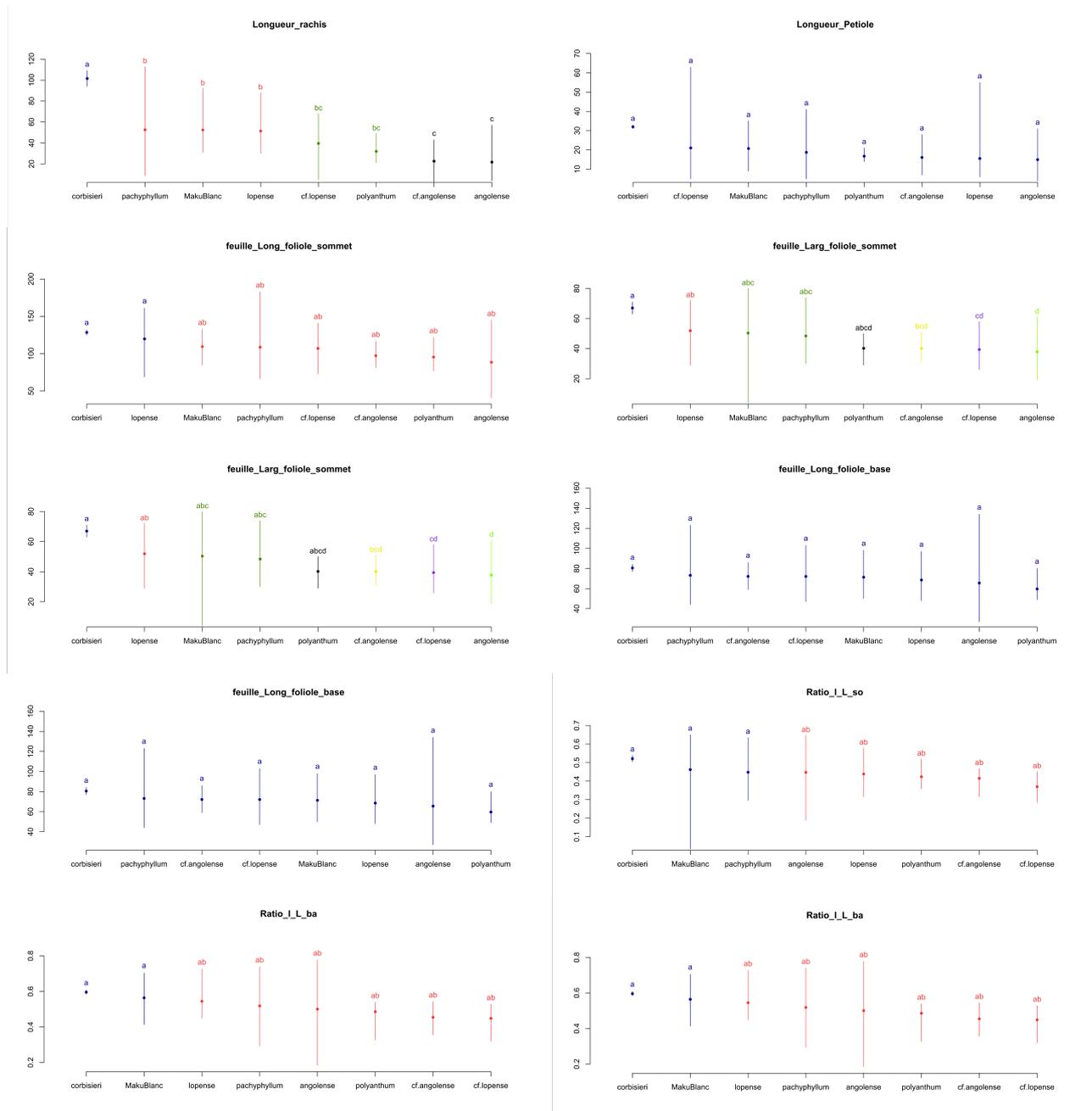
Cotylédons			Longueur [mm]				
Position ¹	Couleur ²	Rapport L/l	Aspect ³	Epicotyle	Hypocotyle	Pétiole	Rachis

Pilosité ⁴				Première feuilles				Collet		
Nœud	Folioles face sup.	Folioles face inf.	Cotylédons	Nbre folioles	Forme folioles sommet ⁵	Forme folioles base ⁵	Forme du sommet des folioles ⁶	Pétiolule tordu ?	Points translucides ?	Pourvu d'appendices ?

Description des termes utilisés.	
1	Position cotylédons : 1. Épigés ; 2. hypogés
2	Couleur : code de Munsell
3	Aspect cotylédons : peu charnus à très charnus ; échelle de 1 à 4
4	Pilosité : A. glabre ; B. pubescent
5	Forme des folioles : 4. Oblongue ; 5. Elliptique ; 6. Lancéolée ; 7. Ovale ; 8. Obvale ; 9. Oblancéolée ; 17. Falciforme
6	Forme du sommet des folioles : 187. pas d'acumen ; 188-1. Acumen à pointe effilée ; 188-2. Acumen à pointe aiguë ; 188-3. Acumen à pointe obtuse ou arrondie ; 188-4. Acumen à pointe tronquée ; 188-5. Acumen à pointe rétuse ; 188-6. Acumen à pointe émarginée

7.4 Comparaisons multiples des moyennes des variables morphologiques quantitatives *Fisher Least Significant Difference*





7.5 Détails des manipulations génétiques

Une réparation terminale, adénylation et ligature des fragments a été réalisée en utilisant l'enzyme NEB (New England Biolabs, Beverly, USA). Les fragments de taille extrême ont ensuite été retirés (>600 bp et <200 bp) grâce au AMPure XP protocol (Agencourt). S'en sont suivies des mesures de vérification au Qubit et un contrôle de la qualité au QIAxcel. Chaque échantillon a été marqué à l'aide d'adaptateur indexé de 6 bp en suivant le protocole de Rohland et al. (2012). Les bibliothèques génomiques ont été amplifiées avec le NEBNext Ultra II Q5 Master Mix et une PCR a été effectuée afin d'obtenir la bibliothèque génomique finale. Les bibliothèques de concentration voisine ont ensuite été regroupées. D'autre part, la qualité et la quantité ont été vérifiées suite à une dernière purification

des dimères à l'aide de billes SPRI.

7.6 Détails des paramètres du modèle GTR pour la construction de l'arbre *via* MrBayes 3.2.6 (Ronquist et al., 2012)

Tree

Geneious Tree Builder Consensus Tree Builder RAxML MrBayes

Use custom command block Edit command block ?

Don't import raw trees ?

Substitution Model: GTR Rate Variation: gamma

Outgroup: MN604403_Distemonanthus Gamma Categories: 4

MCMC Settings

Chain Length: 27,000 Subsampling Freq: 200

Heated Chains: 4 Burn-in Length: 7,000

Heated Chain Temp: 0.2 Random Seed: 28,431

Priors

Unconstrained Branch Lengths: GammaDir (1 , 0.1 , 1 , 1)

Molecular Clock with Uniform Branch Lengths: Gamma (1 , 1)

Shape Parameter: Exponential (10)

If you publish MrBayes 3.2.6 results, please cite Huelsenbeck and Ronquist (2001) Bioinformatics, 17:754-755.
This plugin was developed by Marc Suchard and the Geneious team.

Custom MrBayes executable: ProgramData\Geneious\plugins\mrbayes.plugin.MrBayesPlugin\mb3_2_6_win32.exe Change...

OK Cancel

7.7 Proportion du statut social (Indice de Dawkins) pour les *MakuBlanc* et les *D.pachyphyllum*

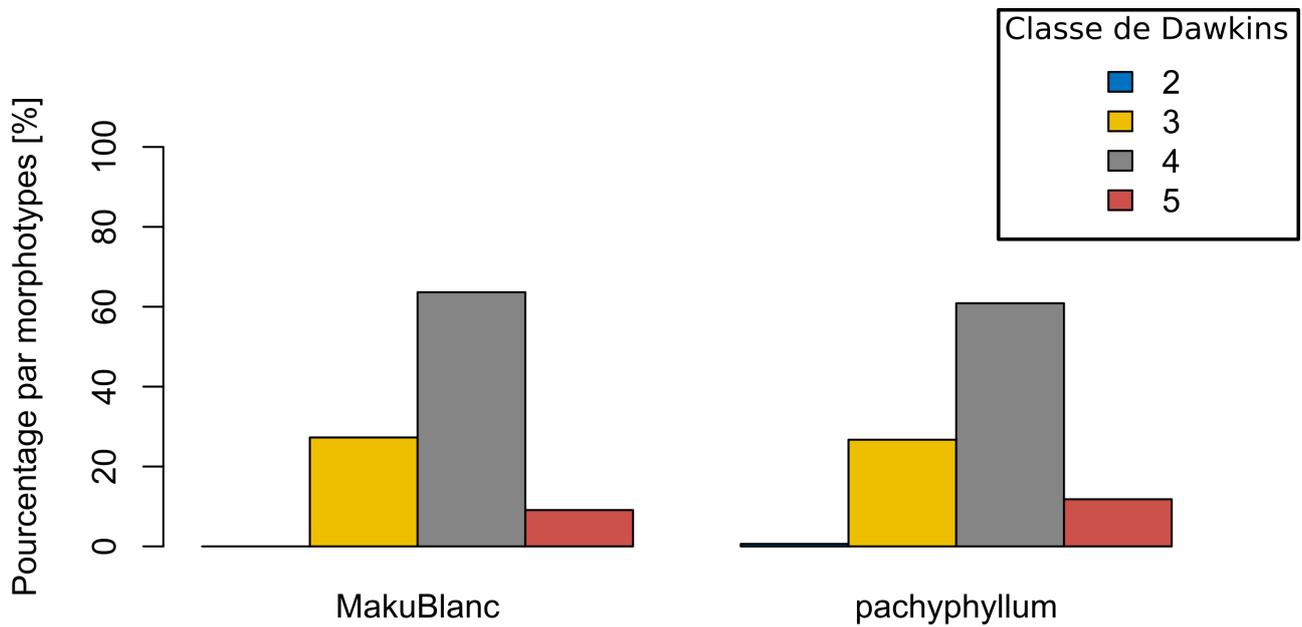


FIGURE 21 – Histogramme du nombre du pourcentage d'individus en fonction de son statut social (Indice de Dawkins) et par morphotypes