



**HAL**  
open science

# Systematique et Evolution du genre *Psychotria* (Rubiaceæ) en Nouvelle-Calédonie, adaptation aux terrains ultramafiques

Laure Barrabé

► **To cite this version:**

Laure Barrabé. Systematique et Evolution du genre *Psychotria* (Rubiaceæ) en Nouvelle-Calédonie, adaptation aux terrains ultramafiques. Biologie végétale. Université de Nouvelle Calédonie, 2013. Français. NNT: 2013NCAL0048 . tel-00967108

**HAL Id: tel-00967108**

**<https://theses.hal.science/tel-00967108v1>**

Submitted on 28 Mar 2014

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Université de la Nouvelle-Calédonie  
Ecole doctorale du Pacifique ED469

**Doctorat ès Physiologie et Biologie des Organismes - Populations -  
Interactions**

Présentée par

**Laure BARRABÉ**

**Systematique et Evolution du genre *Psychotria*  
(Rubiaceae) en Nouvelle-Calédonie**

Thèse dirigée par **Laurent MAGGIA**

Soutenue publiquement le 27 mars 2013

Jury :

**AMIR Hamid**, Professeur, Université de la Nouvelle-Calédonie  
**FOREST Félix**, Directeur de recherche, Royal Botanic Gardens, Kew  
**JAFFRÉ Tanguy**, Directeur de recherche émérite, IRD Nouméa  
**MAGGIA Laurent**, Chercheur du CIRAD, IAC Nouméa  
**MUNZINGER Jérôme**, Chargé de recherche, IRD Montpellier  
**RAZAFIMANDIMBISON Sylvain**, Professeur Associé, Bergius Foundation

Examineur  
Rapporteur  
Invité  
Directeur de thèse  
Examineur  
Rapporteur



*Psychotria « nigotei »* Barrabé, sp. nov.  
Illustration à main levée de Michèle Magat

## Résumé

La Nouvelle-Calédonie est un archipel du Pacifique Sud-Ouest. Sa flore est riche, unique, et dysharmonique. L'origine temporelle et géographique de cette flore constitue une des problématiques majeures des botanistes. Une étude systématique a été menée sur le genre *Psychotria* (Rubiaceae), et ses genres alliés (clade Psychotriaceae-Palicooureeae), afin de comprendre les modes d'établissement et de diversification des plantes dans l'archipel.

Les deux tribus comportent 86 espèces néo-calédoniennes réparties entre les genres *Geophila* (une espèce), *Margaritopsis* (quatre espèces) et *Psychotria* (81 espèces). L'étude taxonomique a permis de déterminer pour chacun d'eux les noms d'espèces valides, et d'identifier 26 espèces nouvelles de *Psychotria* et *Margaritopsis*. Neuf combinaisons et noms spécifiques nouveaux sont proposés.

La Nouvelle-Calédonie a été colonisée au moins quatre fois par les Psychotriaceae-Palicooureeae. Bien que leurs arrivées soient simultanées durant le Néogène, ces quatre lignées ont des histoires évolutives différentes à mettre en lien avec leurs modes propres d'établissement et de diversification. Le genre *Geophila* n'a pas diversifié. Les *Margaritopsis* ont eu une diversification modeste, à l'image des autres espèces des îles du Pacifique. Les *Psychotria* clade NC1 constituent une lignée relique, ayant probablement subi une extinction, et qui se serait uniquement maintenue dans les maquis miniers. Les *Psychotria* clade NC2 constituent la plus large, jeune et rapide radiation de plantes de la Nouvelle-Calédonie, probablement originaire des forêts humides d'Australie.

Le clade NC2 est en pleine expansion évolutive. Il est constitué de 12 lignées internes. Sa capacité à tolérer les substrats ultramafiques, acquise avant son arrivée dans l'archipel, a favorisé son établissement local. Sa large diversité a probablement différentes origines : une labilité vis-à-vis de la nature des substrats géologiques, des changements éventuels de pollinisateurs, un changement de niche écologique amorcé, lié à l'acquisition d'adaptations à la sécheresse et à l'avènement d'un climat plus aride en Nouvelle-Calédonie durant le Pliocène.

**Mots-clés :** Evolution, Nouvelle-Calédonie, Phylogénie, *Psychotria*, Rubiaceae, Systématique

## Abstract

New Caledonia is an archipelago in the Southwest Pacific. Its flora is rich, unique, and disharmonic. The spatio-temporal origin of this flora is one of the major topics of botanists. A systematic study was conducted on the genus *Psychotria* (Rubiaceae), and its allied genera (tribes Psychotriaceae-Palicooureeae) to understand the patterns of establishment and diversification of plants in the archipelago.

Both tribes have 86 New Caledonian species distributed between the genera *Geophila* (one species), *Margaritopsis* (four species) and *Psychotria* (81 species). The taxonomic study determined all valid species names for each of these latter genera, and identified 26 new species of *Psychotria* and *Margaritopsis*. Nine new specific combinations and names are proposed.

New Caledonia was colonized at least four times by Psychotriaceae-Palicooureeae. Although their arrivals were simultaneous during the Neogene, these four lineages have different evolutionary histories, linked with their own patterns of establishment and diversification. The genus *Geophila* has not diversified. *Margaritopsis* had a moderate diversification, as the other species of Pacific islands. *Psychotria* clade NC1 is a relictual lineage, which probably underwent an extinction, and would have only been preserved in ultramafic shrubby vegetations. *Psychotria* clade NC2 is the largest, youngest, and fastest plants radiation of New Caledonia, probably originated from Australian rainforests.

The clade NC2 is expanding evolutionary. It consists of 12 internal lineages. Its ability to tolerate ultramafic substrates, acquired before its arrival in the archipelago, has promoted its local establishment. Its large diversity has probably different origins: a lability relative to the nature of geological substrates, likely changes of pollinators, an ongoing change of ecological niche, related to the acquisition of drought adaptations, and the onset of a more arid climate in New Caledonia during the Pliocene.

**Key words:** Evolution, New Caledonia, Phylogeny, *Psychotria*, Rubiaceae, Systematic



Ce travail de thèse a été effectué au sein de l'unité mixte de recherche **Amélioration Génétique et Adaptation des Plantes méditerranéennes et tropicales (AGAP)**, et physiquement sur le centre de l'**Institut de Recherche pour le Développement** de Nouméa, au sein :

- de la *Plateforme du Vivant de la Nouvelle-Calédonie (IAC, IFREMER, IPNC, IRD, UNC)* ;
- du *Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Végétale Appliquées* (unité mixte de recherche **AMAP : botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes**).

Ce travail a été financé par :

- une allocation recherche, d'une durée de trois ans, délivrée par le **Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement**;
- des parts de salaires et des frais de fonctionnement propres à l'**Institut Agronomique néo-Calédonien**;
- deux allocations délivrées par l'**Agence Nationale de la Recherche** : ULTRABIO et BIONEOCAL.

Adresses physiques : CIRAD, UMR AGAP, 98800 Nouméa, Nouvelle-Calédonie, France / IAC, BP 18239, 98857 Nouméa sud, Nouvelle-Calédonie, France.

## Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Laurent Maggia pour avoir dirigé cette thèse d'un bout à l'autre, et m'avoir trouvé les financements nécessaires à son accomplissement. Merci pour ton soutien moral, d'avoir fait confiance à mon mode de fonctionnement un peu particulier, et d'avoir accepté mes envies subites de retour vers des climats plus tempérés.

Je remercie Jérôme Munzinger pour avoir accepté la co-direction de cette thèse, et pour m'avoir aidé à financer certains de mes voyages en Europe et à Fidji.

Je remercie les trois instituts de recherche qui ont participé au financement et à la gestion administrative de ce travail de thèse : l'IAC, le CIRAD et l'IRD.

Je tiens tout particulièrement à remercier mes trois Grands Frères de l'Evolution, qui m'ont permis d'avancer dans le droit chemin malgré quelques petits détours incontournables, en prenant beaucoup de leur temps, et sans qui ce travail n'aurait pas été possible.

- Yohan Pillon, qui aura été présent jusqu'au bout de cette thèse, et qui aura amplement participé à la réflexion du sujet ainsi qu'à l'élaboration des plans d'attaque. Merci pour m'avoir fait partager ta passion débordante sur l'évolution des plantes lors de multiples discussions skype, et pour les très nombreuses corrections du manuscrit. Merci aussi pour tous les petits réconfortants alimentaires hawaïens afin de retrouver une fitness adéquate, et les petites blagues qui tombaient juste dans les moments où ça n'allait pas (tu as vu juste, mon rêve le plus fou, c'était effectivement des stipules de Cuno).

- Sven Buerki, qui m'aura permis d'avoir le déclic de comprendre que l'impossible est toujours possible avec un peu d'acharnement. Merci de m'avoir plongé et guidé longuement dans l'« horrible » monde des analyses phylogénétiques, et de m'avoir appris leur rigueur. Merci pour toutes ces supers discussions sur la biogéographie et la diversification des plantes, et toutes les petites anecdotes de tes différents voyages. Merci aussi d'avoir toujours trouvé le moyen me calmer lors de mes voyages à Kew, grâce à ton enthousiasme éternel, et en m'inventant tous les jours un nouvel avenir professionnel.

- Arnaud Mouly, qui m'aura lancé il y a maintenant 7 ans dans le monde incroyable qu'est celui des Rubiaceae. Merci pour ton entrain et ton optimisme, ainsi que pour les nombreuses discussions partagées sur les petites sœurs des caféiers, dans la poussiéreuse salle Cosson, dans ton bureau à Besançon ou dans le train en direction de Baume.

Je remercie Aaron Davis qui m'a accueilli à l'herbier de Kew et qui a suivi de près mon travail systématique des *Psychotria* du Pacifique. Merci pour avoir à de nombreuses reprises corrigé mon anglais imparfait, ainsi que pour les nombreuses connaissances partagées sur les Rubiaceae.

Je tiens à remercier les tontons et les tantines du MNHN, avec qui j'ai pu travailler ou partager des déjeuners dans les spots secrets aux alentours du jardin des plantes. Merci tout d'abord à Jacques Florence, qui m'a aidé à démêler les incompréhensibles règles du Code et les « horribles » situations nomenclaturales, ainsi que pour toutes les discussions passionnantes autour des plantes du Pacifique. Merci à Jean-Louis Guillaumet et Hervé Chevillotte (désolée pour les harengs suédois), ainsi qu'à Odile Poncy qui m'a lancé dans le monde de la botanique tropicale il y a 10 ans (dès que possible on s'attaque aux Cyclanth).

Je n'oublie pas le Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Végétale Appliquées de l'IRD Nouméa, qui m'a accueilli depuis mes débuts en Nouvelle-Calédonie, et qui m'aura tout appris sur la flore néo-calédonienne. Les anciens : Tanguy Jaffré et son immense savoir sur les plantes, Gilles Dagostini qui j'espère sera bientôt de retour, Williams Nigote et son flegme éternel iaaien, les mamans de la bota : Jacqueline Fambart-Tinel et sa gentillesse quotidienne, Michèle Magat, ma dessinatrice préférée qui savait transformer les *Psychotria* en *Leptostylis* d'un seul coup de rotting ; ceux qui sont déjà partis : Céline Grignon, Vanessa Apiazari, et David Kurpisz ; et ceux qui sont déjà arrivés : Philippe Birnbaum, Vanessa Hequet, Hervé Vandrot et Céline Chambrey.

Je tiens à remercier tout particulièrement Frédéric Rigault, qui dorénavant a penché du côté des entomos. Merci pour toutes ces années à m'épauler dans mon travail, et toutes les connaissances que tu m'as apportées sur les écosystèmes néo-calédoniens. Merci également d'avoir accepté de prendre sur ton temps de vacances pour les nombreuses missions de terrain, comme dans le Queensland, ainsi que pour la magnifique gestion de l'énorme SIG.

Merci aussi à toutes les personnes avec qui j'ai pu crapahuter en Nouvelle-Calédonie, en Australie ou à Fidji, et qui m'auront fait découvrir d'autres magnifiques forêts : Daniel et Irène Létocart, Marika Tuiwawa, Alifereti Naikatini, Fiona Tuiwawa, Yumiko Baba, Wendy et William Cooper, Pete Lowry, Chris et Sharon Davidson, Martin Callmander, Ruth Clark, Neil Sleddon, Odile Weber, Jean-Pierre Butin, et Reine Pourudeu.

Je remercie l'ensemble des équipes dynamiques des différents herbiers que j'ai pu visités, et plus particulièrement : John Hunnax au British Museum, Jean-Noël Labat (†) et Myriam Gaudeul à Paris, Nicolas Fumeaux à Genève, Nina Davies et Sally Dawson à Kew, Darren Crayn à Cairns. Merci également à Jean-Yves Meyer qui m'aura envoyé des échantillons d'îles lointaines.

Je remercie les informaticiens de l'IRD Nouméa pour m'avoir sauvé à plusieurs reprises mes données de thèse, ainsi que pour les différents conseils info : Julien Chiamonti et François Masia.

Enfin, je remercie Birgitta Bremer et Sylvain Razafimandimbison de la Bergius Foundation pour avoir entièrement financé mon voyage jusqu'en Suède pour la 5<sup>ème</sup> conférence des Rubiaceae, et pour les envois d'échantillons de plantes indispensables à l'étude.

Je remercie aussi Félix Forest pour m'avoir accueillie au Jodrell Laboratory à Kew. Merci à tous les amis de Kew Gardens qui ont rendu mes différents séjours entre les murs du jardin très agréables : Ruth Clark, Sven Landrein, Beccy Middleton, Paul Wilkin, Helen Hopkins, Odile Weber, Lauren Gardiner, Tim Fulcher, Benedetta Bernardini, Edith Kapinos, Neil Sleddon, Aimee, Anthony et Paul the Picture Man.

Je remercie toutes les autres petites lumières de cette thèse qui lors des moments un petit peu difficiles m'ont toujours redonné le sourire et l'envie de rire, à travers de très nombreuses pauses café, ou autres expéditions commando :

- Les ingénieurs et chercheurs de la plateforme : Laure Hannibal, Clarisse Majorel, Sylvain Merlot, Laurent Millet, Amélie Broucke, Anthony Ollivier, Fabian Carriconde, et Kelly Letellier, qui m'ont formé et aidé à surmonter mes peurs insurmontables des manip, qui ont été indulgents lorsqu'une nouvelle catastrophe avait lieu, et qui m'ont sauvé plusieurs fois de mes crises hypoglycémiques fréquentes (c'est quand qu'on mange la prochaine galette des rois ???).

- La troupe des stagiaires de la plateforme : Jéssaëlle Piquet, Marie-Laure Tiouchichine et Géraldine Bidau (c'est quand que y en a une de vous qui veut être ma stagiaire ???).

- La mangrove team lors de goûters bi-quotidiens ou des excursions mangroviennes : Cyril Marchand, Audrey Léopold, Luc Della Patrona, et Adrien Jacotot (merci pour le fôte d'autôgrafe ! c'est quand que vous me trouvez *Scyphiphora* ???).
- L'équipe des substances naturelles qui ne sont plus si naturelles que ça : Cyril Poullain, Marine Toussiro et Paul Coulerie (c'est quand qu'on le fait ce time-lapse ???).
- les entomos : Hervé Jourdan (et ses nombreux conseils portés sur l'étude) et Alan Vergnes (c'est quand que tu reviens sur le Cailloux pour faire la comm. des entomos ???).
- Les autres thésards ayant fini ou presque : Haizea Jimenez, Bastien Preuss, Laury Dijoux, Simon Gengous (non, définitivement je ne suis pas comme *Amborella*), et Magali Teurlai (c'est quand que vous soutenez ???).
- Une spéciale dédicace à Christophe Menkès, l'homme qui changeait de couleurs plus vite que son ombre, qui m'a lancé pas mal d'analyses interminables sur son gigantesque cluster (c'est quand que tu t'habilles en noir ???).
- La team du Mont Dore Basket Club, qui m'a permis l'évacuation du stress lors de nombreuses courses après le ballon (c'est quand qu'on la gagne cette coupe ???).
- La boulette, Céline Gomez, avec qui j'ai échafaudé de multiples plans de reconversion lors des pauses déjeuners thérapeutiques (Banco ! c'est quand que tu t'achètes ton bateau ???).
- Mes animaux de compagnie de fin de thèse : Gargamelle, malgré notre affrontement quotidien pour mon *Cryptocarya*, Azraël, Guizmo, Annabelle, et Snoopy.
- Les autres copains : Gaëlle Nozach, et la Kurpisz Family (c'est quand que vous me donnez un bout de liane jade ???)

Je remercie ma petite famille nouméenne, Lolo et sa belle Mymy, pour leur patience, leur sérénité, et les nombreuses soirées reconforts, durant lesquelles ils ont toujours trouvé le moyen de me dépaniquer (c'est quand qu'on la monte cette pépinière ???).

Merci à ma petite Léo, pour son amitié et tout son soutien moral, qui m'aura permis de garder la tête haute. Merci d'avoir été là durant le moment où moi je n'étais pas là (opérations dugong et autres *Agapornis*). Dernier mot d'ordre : profiter (j'attends toujours mon clair de lune !).

Je remercie tout particulièrement mes trois autres petites familles d'adoption pour leurs magnifiques accueils, et les nombreuses journées d'aération de neurones : Belfortaine, et amis affiliés (c'est quand qu'on peint des marguerites sur Charly ???); Vesoulienne (Minou, Loulou, Léa et les grands-parents Touzot); Londonienne (Ruth, Sven, Beccy et Paul).

Je tiens à remercier mes parents et ma sœur qui ont accepté l'expatriation que je leur ai imposée depuis tout ce temps, enduré mes sautes d'humeur, ainsi que d'avoir été toujours présents même à distance (merci pour toutes ces soirées skype, à faire comme si j'étais à la maison). Merci aux tantines et cousines pour les petites lettres farfelues et autres jolis bouquets de fleurs.

Merci enfin au petit soleil, qui saura se reconnaître, pour tout ce qu'il m'apporte, et qui m'a fait comprendre que le soleil continuera toujours de briller.

## Avertissement

Le contenu de cette thèse est bilingue. Les chapitres principaux sont rédigés en français et font référence aux articles scientifiques rédigés en anglais ou en français, situés en annexe.

Les nouveautés taxonomiques sont citées dans le texte mais le présent document ne doit pas être considéré comme leur publication effective. Les combinaisons nouvelles, noms nouveaux et espèces nouvelles seront publiées dans les articles scientifiques au moment de leur parution dans des journaux plus largement accessibles.



# Table des matières

Introduction : Contexte de l'étude.....	1
1. Situation géographique.....	1
2. Histoire géologique .....	1
3. Contexte orographique .....	4
4. Caractéristiques climatiques.....	6
5. Histoire climatique .....	8
6. Spécificités de la flore .....	10
7. Origine temporelle et géographique de la flore.....	13
8. Etablissements et radiations de la flore .....	15
9. Les genres de plantes les plus riches de Nouvelle-Calédonie .....	16
10. Le genre <i>Psychotria</i> en Nouvelle-Calédonie et les problématiques de l'étude.....	16
I. Matériel et Méthodes .....	19
1. Travaux de taxonomie et nomenclature .....	19
1.1. Démarche générale .....	19
1.2. Institutions visitées .....	19
1.3. Recherches bibliographiques.....	20
1.4. Applications des règles du Code International de Nomenclature Botanique.....	20
1.5. Délimitation des concepts d'espèces .....	21
1.6. Observation de la morphologie d'espèces non néo-calédoniennes .....	21
2. Observations de terrain.....	22
3. Caractérisation écologique et géographique .....	23
3.1. Extractions de bases de données .....	23
3.2. Incorporation dans un Système d'Informations Géographiques .....	23
3.3. Caractérisation écologique .....	24
4. Echantillonnage moléculaire .....	26
4.1. Stratégie d'échantillonnage .....	26
4.2. Nature des échantillons .....	30
5. Choix des régions d'ADN .....	30
6. Procédures de laboratoire .....	32
6.1. Extractions d'ADN.....	32
6.2. Amplification de l'ADN.....	33
6.3. Séquençage de l'ADN .....	35
6.4. Elaboration d'amorces spécifiques.....	35
7. Préparation des matrices de séquences d'ADN.....	36
7.1. Edition des séquences brutes et alignement .....	36
7.2. Elimination des régions trop divergentes et des régions insertion-délétion.....	37
8. Reconstructions phylogénétiques .....	38
8.1. Principes de base .....	38
8.2. Recherche d'incongruences.....	39
8.3. Analyses de Parcimonie .....	39
8.4. Calcul des modèles d'évolution et analyses probabilistes .....	41
8.4.1. Analyses en Maximum de Vraisemblance .....	41
8.4.2. Analyses en Inférence Bayésienne .....	42
8.5. Tests d'hypothèses et comparaison de phylogénies alternatives.....	44
9. Datation moléculaire .....	45
9.1. Principes de base .....	45
9.2. Loci d'ADN et échantillonnage taxonomique .....	45
9.3. Les points de calibration internes.....	46

9.4. Calibration de la racine.....	47
9.5. Cas particulier des points secondaires de calibration et l'approche en deux étapes .	47
9.6. Les modèles de variation des taux d'évolution .....	48
9.7. Datation moléculaire par Inférence Bayésienne.....	49
10. Analyses de diversification .....	50
10.1. Principes de base .....	50
10.2. Stratégie d'échantillonnage .....	52
10.3. Elaboration de diagrammes « Lineages Through Time » .....	53
10.4. Calculs des taux de diversification nets par lignée dans le cadre d'une approche conservative.....	54
10.5. Evaluation des modèles de diversification .....	55
10.5.1. Application de la statistique $\gamma$ .....	56
10.5.2. Application du $\Delta AIC_{c}$ .....	56
10.6. Couplage avec des données écologiques : application de la statistique K .....	57
11. Reconstruction d'états de caractères ancestraux .....	58
II. Systématique du genre <i>Psychotria</i> L. en Nouvelle-Calédonie .....	59
1. La classification du genre <i>Psychotria</i> ou le cauchemar des botanistes.....	59
1.1. Une richesse spécifique démesurée .....	59
1.2. Les difficultés d'échelles géographiques .....	60
1.3. Exemple de la région Indo-Pacifique .....	60
1.4. Les difficultés de délimitation générique .....	61
1.5. Les difficultés de caractérisation morphologique .....	62
2. Vers une stabilisation progressive mais inachevée de la classification de <i>Psychotria</i> s.l. et de ses genres alliés .....	65
2.1. L'essor des phylogénies moléculaires.....	65
2.2. L'émergence de deux tribus sœurs et de leurs lignées majeures.....	66
2.3. Les difficultés de résolution interne .....	73
3. Exemple de la région Indo-Pacifique .....	75
3.1. Les Palicoureeae.....	75
3.2. Le clade Pacifique .....	77
3.2.1. Les genres satellites.....	77
3.2.2. Les <i>Psychotria</i> du clade Pacifique .....	80
3.3. Le clade IV du genre <i>Psychotria</i> .....	81
3.4. Les genres à placement incertain .....	82
3.5. Bilan de classification des <i>Psychotria</i> s.l. Indo-Pacifiques.....	83
3.6. Le concept de <i>Psychotria</i> s.s.....	85
4. Remaniements des concepts génériques des Psychotriaceae-Palicoureeae néo-calédoniennes .....	86
4.1. Richesse générique des Psychotriaceae-Palicoureeae néo-calédoniennes.....	86
4.2. Le genre <i>Geophila</i> .....	87
4.2.1. Nomenclature du nom de genre.....	87
4.2.2. Caractérisation morphologique .....	87
4.2.3. Géographie et écologie .....	90
4.3. Le genre <i>Margaritopsis</i> .....	91
4.3.1. Nomenclature du nom de genre.....	91
4.3.2. Caractérisation morphologique .....	91
4.3.3. Géographie et écologie.....	91
4.4. Le clade des <i>Psychotria</i> NC1 .....	93
4.4.1. Nomenclature du nom de genre.....	93
4.4.2. Caractérisation morphologique .....	93

4.4.3. Géographie et écologie .....	95
4.5. Le clade des <i>Psychotria</i> NC2 .....	97
4.5.1. Nomenclature du nom de genre.....	97
4.5.2. Caractérisation morphologique .....	97
4.5.3. Géographie et écologie .....	99
5. Remaniements des concepts spécifiques et délimitation de lignées sous-génériques.....	99
5.1. Bilan nomenclatural des Psychotriaceae-Palicoceae de Nouvelle-Calédonie.....	99
5.2. Evaluation de la richesse spécifique des Psychotriaceae-Palicoceae de Nouvelle-Calédonie.....	101
5.3. Délimitation morphologique de groupes sous-génériques .....	104
III. Origine du genre <i>Psychotria</i> et de ses genres alliés dans le Pacifique et en Nouvelle-Calédonie.....	111
1. La région Indo-Pacifique, vase collecteur ou source d'espèces ? .....	111
1.1. Caractéristiques de la région Indo-Pacifique.....	111
1.1.1. Histoires géologique et climatique .....	111
1.1.2. Une flore marquée par les événements géologiques .....	112
1.2. Apparition des Psychotriaceae-Palicoceae à l'échelle mondiale.....	115
1.3. La région Indo-Pacifique, vase collecteur d'espèces .....	118
1.4. La région Indo-Pacifique, source d'espèces ? .....	120
2. Histoires évolutives des Psychotriaceae-Palicoceae dans la région Indo-Pacifique .....	121
2.1. <i>Chassalia</i> , une radiation favorisée par le régime des moussons ? .....	121
2.2. Une radiation modeste en transit : <i>Margaritopsis</i> .....	122
2.3. Des radiations explosives : le clade Pacifique et les <i>Psychotria</i> clade IV .....	123
2.3.1. Le clade Pacifique .....	123
2.3.2. Cas particulier des Hydnophytinae : acquisition d'une innovation clé.....	125
2.3.3. Les <i>Psychotria</i> clade IV .....	126
3. Origines des radiations néo-calédoniennes .....	127
3.1. Théorie de la biogéographie des îles .....	128
3.2. Colonisation des Psychotriaceae-Palicoceae en Nouvelle-Calédonie .....	128
3.2.1. L'isolement géographique.....	128
3.2.2. Succès de dispersion et origines géographiques.....	129
3.2.3. « Echech » de dispersion ou « échec » d'établissement ? .....	131
3.2.3.1. La pré-emption des niches.....	131
3.2.3.2. Les conditions écologiques contraignantes et l'absence de partenaires symbiotiques.....	132
3.3. Diversification des Psychotriaceae-Palicoceae en Nouvelle-Calédonie .....	133
3.3.1. Inégalité des richesses spécifiques .....	133
3.3.2. Origines temporelles simultanées.....	133
3.3.3. Histoires évolutives des Psychotriaceae-Palicoceae de Nouvelle-Calédonie... 135	
3.3.3.1. Une lignée non diversifiée : <i>Geophila</i> .....	135
3.3.3.2. Une diversification modeste : <i>Margaritopsis</i> .....	136
3.3.3.3. Une lignée relique : le clade NC1 .....	137
3.3.3.4. Une jeune radiation explosive : le clade NC2.....	139
IV. Diversification du genre <i>Psychotria</i> en Nouvelle-Calédonie .....	141
1. Compléments méthodologiques pour le chapitre .....	141
1.1. Echantillonnage, loci d'ADN, préparation du jeu de données et analyses phylogénétiques.....	141
1.2. Analyses de datation.....	142
1.3. Analyses de diversification .....	143

1.4. Caractérisation écologique, distribution géographique, et couplage phylogénétique .....	144
1.5. Reconstruction des états de caractères ancestraux environnementaux .....	145
2. L'explosion évolutive des <i>Psychotria</i> clade NC2 .....	146
2.1. La plus large et jeune radiation de plantes de Nouvelle-Calédonie .....	146
2.2. Rythmes de diversification .....	147
2.3. Une radiation composée de douze lignées, à richesses et vitesses d'évolutions inégales .....	151
2.4. Conservation de l'habitat ancestral et spectre écologique étendu .....	154
2.5. Processus de spéciations .....	159
2.5.1. Allopatries .....	159
2.5.2. Sympatris .....	160
2.5.3. Hybridations .....	162
3. Facteurs abiotiques et biotiques ayant guidé la diversification du clade NC2 .....	162
3.1. Influence des substrats géologiques .....	162
3.1.1. Exaptation aux substrats ultramafiques .....	162
3.1.2. Labilité de la tolérance aux substrats ultramafiques .....	163
3.1.3. L'hyperaccumulation de nickel .....	164
3.2. Les changements de pollinisateurs ? .....	165
3.3. Influence de la pluviométrie .....	166
3.3.1. Acquisition de la sclérophylie .....	166
3.3.2. Changement de niche écologique et diversification des lignées sclérophylles .....	168
3.3.3. Exaptation à la sclérophylie ? .....	169
3.3.4. Expansion temporelle des lignées sclérophylles .....	170
3.3.5. Origine et expansion des maquis miniers .....	170
4. Une radiation menacée par l'arrivée et les activités de l'homme .....	171
V. Conclusions et perspectives .....	175
1. Systématique des Psychotriaceae-Palicooureaeae néo-calédoniennes .....	175
2. Origines et histoires évolutives des Psychotriaceae-Palicooureaeae néo-calédoniennes .....	176
3. Diversification des <i>Psychotria</i> clade NC2 .....	177
4. Conservation des <i>Psychotria</i> clade NC2 .....	179
Références .....	181
Annexes .....	205
Annexe 1 .....	206
Annexe 2 .....	213
Annexe 3 .....	215
Annexe 4 .....	217
Articles .....	231
Article I .....	233
Article II .....	257
Article III .....	263
Article IV .....	297
Article V .....	311

## Table des illustrations

### Figures

Figure 1.....	2
Figure 2.....	3
Figure 3.....	5
Figure 4.....	7
Figure 5.....	12
Figure 6.....	28
Figure 7.....	67
Figure 8.....	69
Figure 9.....	70
Figure 10.....	71
Figure 11.....	72
Figure 12.....	74
Figure 13.....	84
Figure 14.....	89
Figure 15.....	90
Figure 16.....	92
Figure 17.....	94
Figure 18.....	96
Figure 19.....	98
Figure 20.....	100
Figure 21.....	103
Figure 22.....	106
Figure 23.....	108
Figure 24.....	109
Figure 25.....	113
Figure 26.....	117
Figure 27.....	119
Figure 28.....	124
Figure 29.....	138
Figure 30.....	148
Figure 31.....	150
Figure 32.....	152
Figure 33.....	157
Figure 34.....	161

### Tableaux

Tableau 1.....	29
Tableau 2.....	29
Tableau 3.....	34
Tableau 4.....	61
Tableau 5.....	63-64
Tableau 6.....	88
Tableau 7.....	88
Tableau 8.....	102
Tableau 9.....	105
Tableau 10.....	120
Tableau 11.....	134
Tableau 12.....	153
Tableau 13.....	155
Tableau 14.....	158
Tableau 15.....	159



## Crédits des illustrations

**Figure 4** : Cartes élaborées sous le logiciel ArcGis (v. 10) : F. Rigault. - **Figure 14** : Photos : L. Barrabé (B2, C2, C3, C4, C5) ; B. Henry (B3) ; D. & I. Létocart (B1) ; F. Rigault (C1) ; B. Suprin (A2, A3) ; J.-J. Villegente (A1). - Photos prises sous microscope à balayage électronique : F. Piesschaert (A4). - Illustrations à main levée : F. Piesschaert (B4) ; L. Barrabé (C6). - **Figure 15** : Cartes élaborées sous le logiciel ArcGis (v. 10) : F. Rigault. - **Figure 16** : Photos : L. Barrabé (D, E, G, H) ; D. & I. Létocart (A, C, F, K, M) ; C. Poullain (B), N. Sleddon (I, N), H. Vandrot (J, L). - **Figure 17** : Photos : L. Barrabé (E, F, H, I, J, K, L) ; P. Birnbaum (M, N) ; D. & I. Létocart (C, D, G) ; A. Mouly (A) ; F. Rigault (B). - **Figure 18** : Photos : L. Barrabé (A, B, C, G, J) ; D. Garnier (D) ; D. & I. Létocart (E, F, H, I) ; N. Sleddon (K). - **Figure 19** : Photos : L. Barrabé (A, B, C, G, H, I, K, L, N) ; D. & I. Létocart (M, O) ; A. Mouly (F) ; F. Rigault (D, E) ; H. Vandrot (J). - **Figure 20** : Photos : L. Barrabé (A, E, F, G, H, J, K, L) ; J. Barrault (B, I, O) ; V. Hequet (P) ; D. & I. Létocart (N) ; N. Lormee (D) ; A. Pain (C) ; H. Vandrot (M). - **Figure 21** : Photos : L. Barrabé (A, B, E, F, G, I, L, N, Q) ; P. Birnbaum (P) ; P.P. Lowry (C, D, H, R) ; N. Sleddon (K, M) ; H. Vandrot (O). - **Figure 22** : Photos : L. Barrabé (A, C, D, G, I, K, N, P, Q) ; J. Barrault (M) ; P. Birnbaum (B, E) ; M. Ducouso (H) ; D. & I. Létocart (F, O, R). - **Figure 23** : Images scannées et illustrations à main levée : L. Barrabé (A à L). - **Figure 28** : Photos : L. Barrabé (A), F. Rigault (B). - **Figure 29** : Carte élaborée sous le logiciel Maxent : F. Rigault. - **Figure 33** : Cartes élaborées sous le logiciel ArcGis (v. 10) : F. Rigault. - **Annexe 4** : Cartes élaborées sous le logiciel ArcGis (v. 10) : F. Rigault.

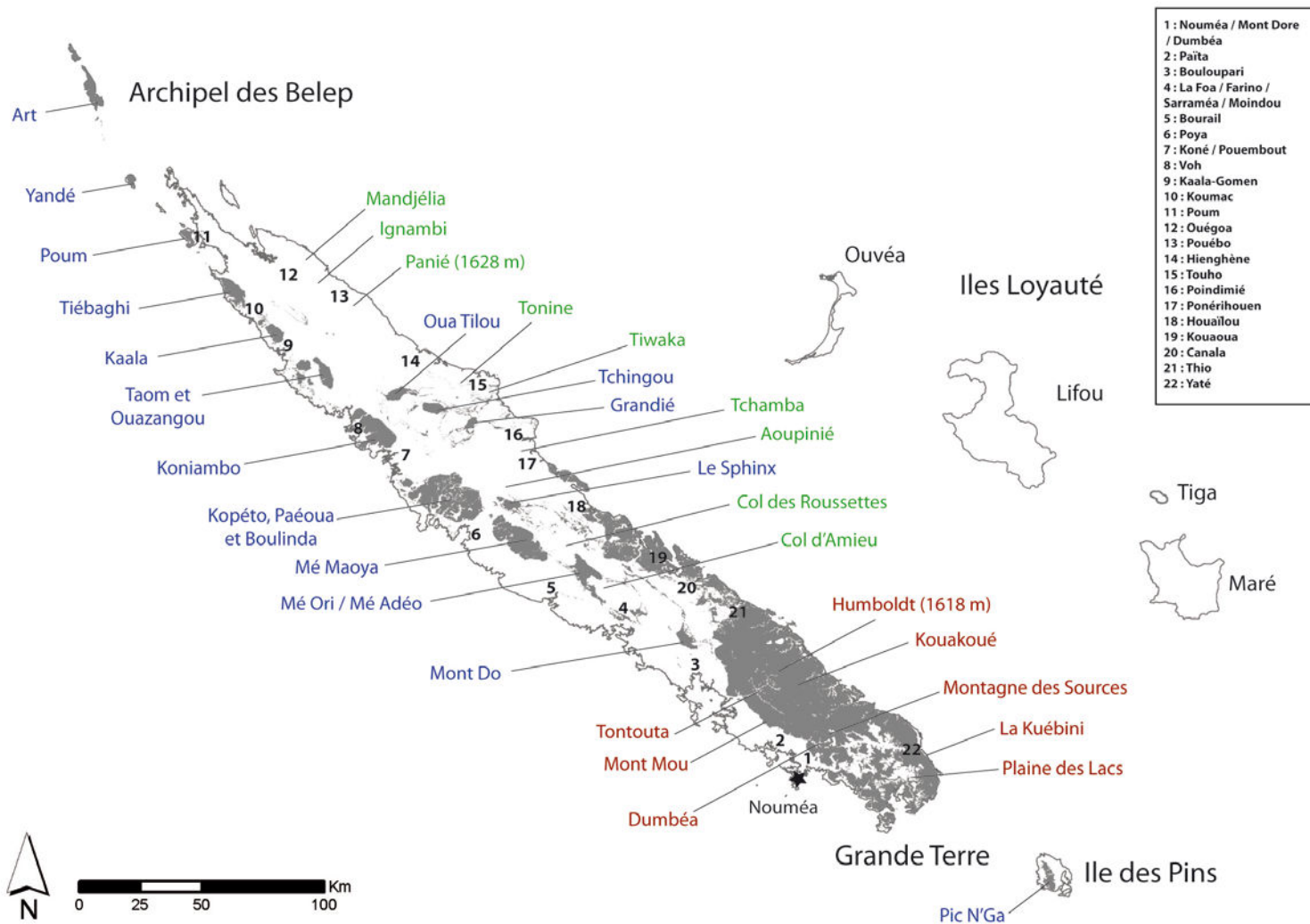
## INTRODUCTION : CONTEXTE DE L'ÉTUDE

### 1. Situation géographique

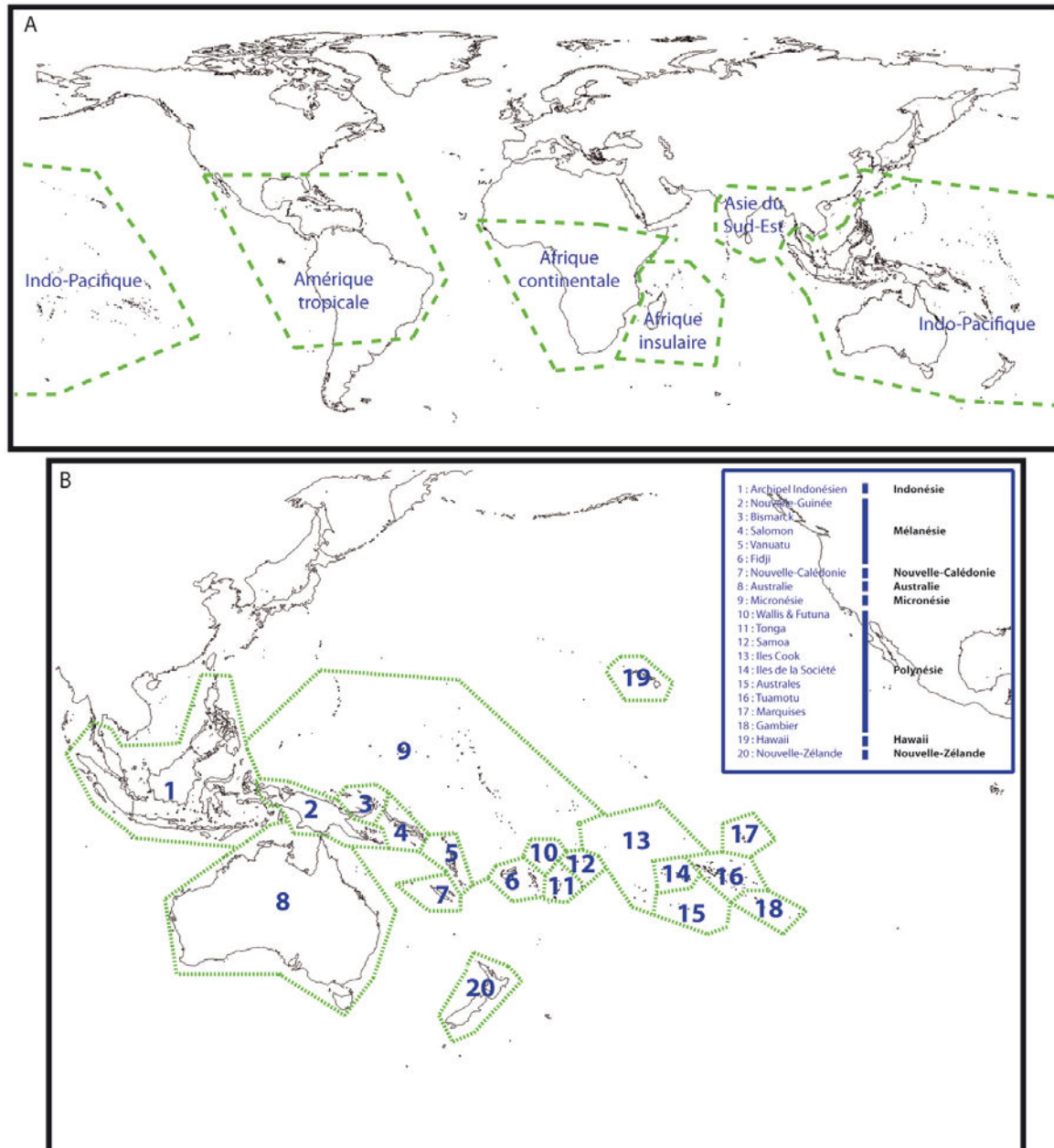
La Nouvelle-Calédonie est un archipel d'une superficie d'environ 18 600 km<sup>2</sup> localisé dans le Pacifique Sud-Ouest, entre 17° et 23° de latitude Sud, et 162° et 169° de longitude Est. Elle se situe à environ 225 km de l'archipel du Vanuatu, à 1440 km de la Nouvelle-Zélande et à 1300 km des côtes australiennes. Elle est composée d'une île principale, la Grande Terre (environ 16 400 km<sup>2</sup>), et de plusieurs îles de taille plus réduite : les îles Loyauté (Ouvéa, Lifou, Maré et Tiga) localisées à l'est (Figure 1) d'une part, l'archipel des Belep et l'Île des Pins d'autre part, se trouvant dans le prolongement de la Grande Terre, respectivement au nord-ouest et au sud-est. De par cet isolement géographique, la Nouvelle-Calédonie est considérée comme une région biogéographique à part entière, au même titre que la Micronésie, la Mélanésie et la Polynésie (Figure 2 ; Wallace, 1876 ; Thorne, 1963 ; Takhtajan et al., 1986 ; Mueller-Dombois & Fosberg, 1998 ; Keppel et al., 2009).

### 2. Histoire géologique

La Grande Terre est un morceau du supercontinent Gondwana, détaché de l'actuelle Australie il y a environ 80 millions d'années (simultanément à l'isolement de la Nouvelle-Zélande), suite à l'ouverture de la Mer de Tasman (Figure 3 ; Mueller-Dombois & Fosberg, 1998 ; Picard, 1999 ; Pelletier, 2006 ; Neall & Trewick, 2008). Cette fragmentation liée au mouvement des plaques tectoniques provoque son éloignement progressif des masses continentales ainsi que son changement de position latitudinale. Au cours de cette dérive, elle subit une immersion et des événements de sédimentation marine (Picard, 1999 ; Pelletier, 2006), notamment à fortes profondeurs comme en témoigne la nature pélagique de



**Figure 1 :** Carte géographique de la Nouvelle-Calédonie avec les noms de localités utilisés dans les différents chapitres de l'étude. Les noms des communes, numérotés, sont donnés en haut à droite ; chaque numéro est reporté sur la carte. Les différentes îles de l'archipel apparaissent en noir. La couche géologique ultramafique apparaît en gris. Les localités en bleu correspondent aux massifs isolés ultramafiques de la côte nord-ouest et de la région centrale, ainsi que des îles périphériques. Les localités des régions volcano-sédimentaires d'intérêt sont figurées en vert. Les localités en rouge correspondent à celles de la région ultramafique du Grand Massif du Sud.



**Figure 2 :** Localisation de la Nouvelle-Calédonie à l'échelle du globe (A) et de la région Indo-Pacifique (B), ainsi que des unités biogéographiques utilisées dans la présente étude (définition des aires adaptée d'après les différentes propositions de Wallace, 1876, Thorne, 1963, Takhtajan et al., 1986, Mueller-Dombois & Fosberg, 1998, et Keppel et al., 2009).

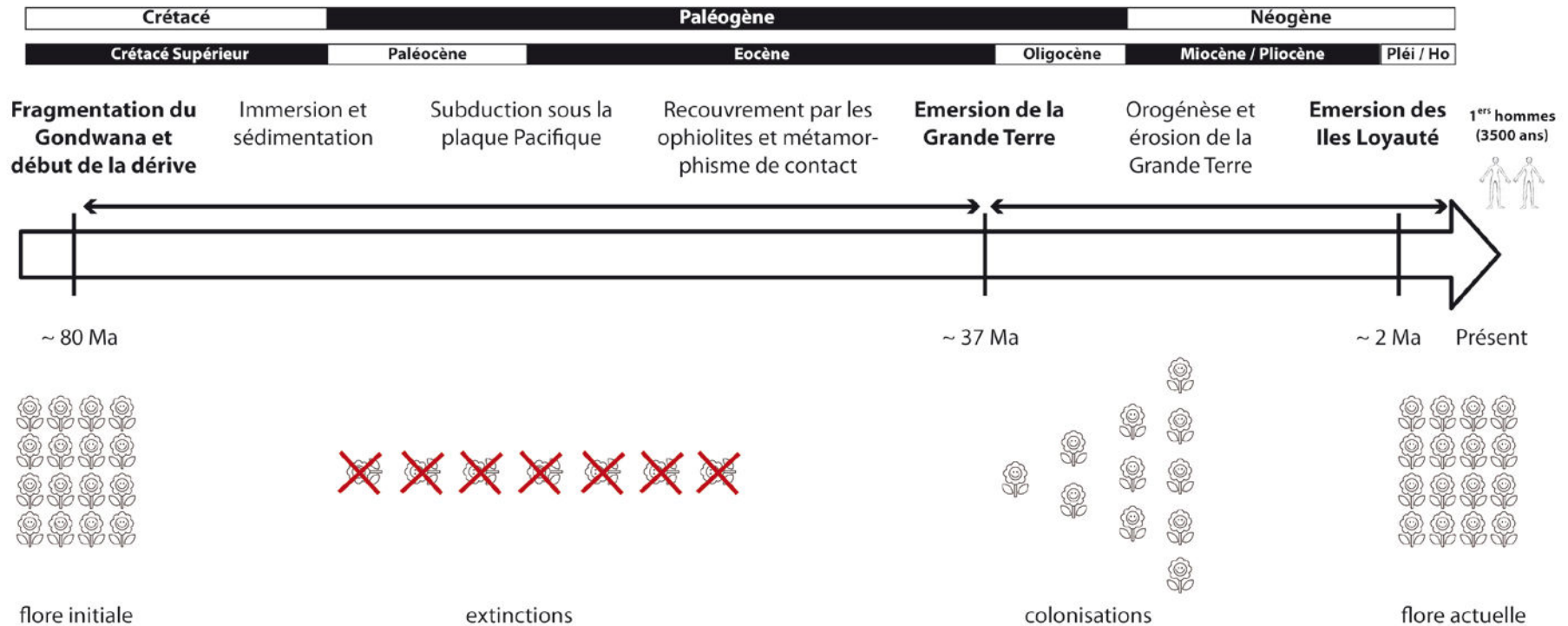
certaines de ses dépôts marins (Cluzel et al., 1998 ; Cluzel et al., 2012). Suite à la subduction de la Grande Terre sous la plaque Pacifique, l'orogénèse néo-calédonienne débute par le recouvrement de la majorité de sa surface par un fragment de croûte océanique (Figure 3 ; Picard, 1999 ; Chevillotte, 2005 ; Pelletier, 2006 ; Cluzel et al., 2012). La mise en place de ces ophiolites est à l'origine des substrats dits ultramafiques qui en dérivent, ainsi que d'un

important métamorphisme de contact des roches déjà en place. L'âge de l'émersion finale de la Grande Terre est estimé à environ 37 millions d'années (Cluzel et al., 1998 ; Pelletier, 2006). L'altération de la couche ultramafique a permis la réapparition progressive des substrats recouverts, ainsi que l'accentuation du relief des chaînes de montagnes (Figure 3). Actuellement, un tiers de la surface de la Grande Terre est recouvert par les roches ultramafiques (Paris, 1981 ; Picard, 1999 ; Chevillotte, 2005 ; Pelletier, 2006). Une grande partie de ces terrains est localisée au sud-est et forme une unité continue, appelée le Grand Massif du Sud. L'autre partie se situe sur la côte Nord-Ouest sous forme de 12 massifs isolés formant des îlots ultramafiques entourés par des terrains sédimentaires depuis Bouloupari jusqu'à Belep (Figure 1 ; Schmid, 1982). Le reste de la côte Ouest est composé de terrains sédimentaires variés ainsi que de basaltes altérés. Les parties nord-est et centrale de la Grande Terre sont constituées majoritairement par les substrats métamorphiques, avec six enclaves ultramafiques et quelques inclusions serpentiniques ponctuelles sous forme de filons (Picard, 1999). Le soulèvement de la ride des Loyauté est à l'origine de la mise en place récente des quatre îles Loyauté (durant le Quaternaire ; Figure 3 ; Picard, 1999 ; Morat et al., 2001 ; Pelletier, 2006). Ces îles sont constituées de calcaires coralliens, formés à faible profondeur avant leur émergence durant le Miocène Supérieur. L'ensemble de ces événements géologiques a ainsi conduit à l'établissement d'une mosaïque de substrats et de sols sur le territoire (Figure 4A ; Paris, 1981).

### **3. Contexte orographique**

La Nouvelle-Calédonie est composée de vastes plaines ainsi que de trois chaînes de montagnes successives, où sont localisés les plus hauts sommets de l'archipel (le Mont Panié à 1628 m, et le Mont Humboldt à 1618 m ; Figures 1 et 4B ; Dubois, 1981). La première



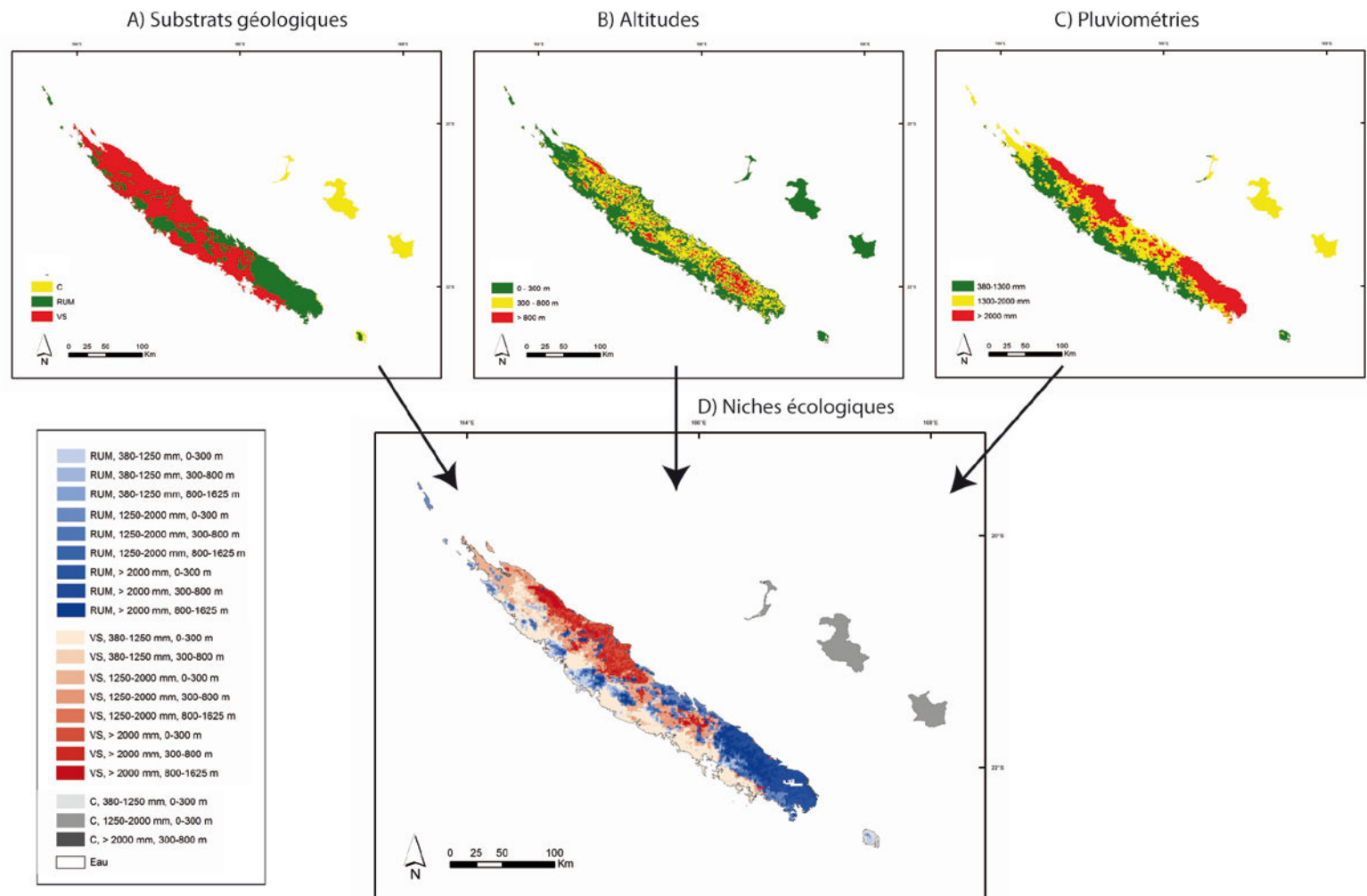


**Figure 3 :** Histoire évolutive globale de la flore de Nouvelle-Calédonie au cours des temps géologiques. L'abréviation Pléi / Ho indique les époques du Pléistocène et de l'Holocène.

se développe dans le Nord-Est (depuis le Mont Tonine jusqu'au Mandjélia, incluant le Mont Panié). La seconde, située dans la région centrale, s'étend dans le prolongement de la Grande Terre. La troisième est caractérisée par une succession de pics montagneux dans la partie nord du Grand Massif du Sud (tels que le Mont Humboldt, le Mont Kouakoué et Montagne des Sources ; Figure 1). Dans la partie Nord-Ouest, les massifs ultramafiques excèdent généralement les 800 m d'altitude, à l'exception de Poum et Tiébaghi. Enfin, toutes les îles périphériques de l'archipel ne dépassent pas les 300 m (Figure 4B).

#### **4. Caractéristiques climatiques**

La Nouvelle-Calédonie, de par sa position latitudinale possède un climat de type subtropical (Service d'hydrologie de l'ORSTOM & Service Territorial de la Météorologie, 1981). Les températures et précipitations annuelles moyennes sont élevées mais le taux d'humidité reste globalement plus faible que dans les autres archipels tropicaux de la région du Pacifique Sud-Ouest, tels que Vanuatu et Fidji (Service d'hydrologie de l'ORSTOM & Service Territorial de la Météorologie, 1981 ; Mueller-Dombois & Fosberg, 1998). Une zonation climatique à orientation est / ouest est observée sur le territoire (Figure 4C). La côte Ouest, plus sèche, présente des précipitations inférieures à 1300 mm par an. Au contraire, la côte Est est largement plus arrosée, puisque dans la chaîne montagneuse du Panié et de l'Ignambi sont recensées des précipitations supérieures à 2000 mm par an, pouvant excéder les 3000 mm (Service d'hydrologie de l'ORSTOM & Service Territorial de la Météorologie, 1981). De même, des taux de pluviométrie élevés sont enregistrés dans la région du Grand Massif du Sud, également supérieurs à 2000 mm par an (et parfois au-dessus des 3000 mm ; Figure 4C).



**Figure 4 :** Répartition géographique des paramètres écologiques de la Nouvelle-Calédonie : A) substrats géologiques (C : calcaires coralliens, RUM : ultramafiques, VS : volcano-sédimentaires) ; B) altitudes (0-300 m, 300-800 m, > 800 m) ; C) taux de pluviométrie (380-1300 mm / an, 1300-2000 mm / an, > 2000 mm / an) ; et D) des différentes niches écologiques obtenues suite à la superposition des couches SIG des trois paramètres précédents ; le code couleur des classes environnementales est affiché en bas à gauche.

Le gradient altitudinal accentue les différences de températures, qui seront plus faibles sur les reliefs qu'en plaine. Enfin des alizés fréquents imposent au territoire un régime annuel venteux préférentiellement orienté sud-est / nord-ouest (Service d'hydrologie de l'ORSTOM & Service Territorial de la Météorologie, 1981).

## **5. Histoire climatique**

Des études récentes à l'échelle mondiale et du Pacifique Sud-Ouest ont permis l'acquisition de données paléoclimatiques sur la deuxième moitié du Tertiaire (Zachos et al., 2001). La région aurait ainsi subi un refroidissement global à l'origine d'une aridification progressive de l'atmosphère et d'une baisse générale du niveau des mers, inhérentes à la formation et à l'expansion de la calotte glaciaire Antarctique (Gallagher et al., 2001 ; Dodson & Macphail, 2004). L'inversion des grands courants marins serait également un facteur important de grands changements climatiques dans la région (Haug & Tiedemann, 1998 ; Karas et al., 2011 ; Salzmann et al., 2011). Des évènements de réchauffements ponctuels ont toutefois été recensés, tel que l'optimum climatique du milieu du Miocène (vers 15-17 Ma ; Zachos et al., 2001 ; Böhme, 2003), induisant des augmentations brutales des températures et des précipitations. De plus, des phases de refroidissements intenses (et parfois d'aridifications prononcées) ont pu être datées en Australie durant le Néogène (Gallagher et al., 2003 ; Dodson & Macphail, 2004).

Ces bouleversements induisent généralement de grandes modifications des milieux naturels, et notamment des phases successives de contraction et d'expansion des formations végétales (Hopkins et al., 1993 ; Ricklefs, 2004 ; Martin, 2006 ; Byrne et al., 2008 ; Thomas, 2008 ; Byrne et al., 2011 ; Hampe & Jump, 2011). En Australie, ces aridifications intenses, couplées au mouvement latitudinal de l'île continent, et l'existence d'une barrière

montagneuse qui bloque les vents venus de l'est, sont à l'origine de la désertification de la région centrale, empêchant ainsi le maintien des forêts denses humides alors en place (Kemp, 1978 ; Gallagher et al., 2003 ; Dodson & Macphail, 2004 ; Byrne et al., 2008 ; Bowman et al., 2010 ; Byrne et al., 2011).

En Nouvelle-Calédonie, l'histoire climatique au cours des temps géologiques reste méconnue. L'Océan Pacifique joue un rôle de tampon et atténue les effets de ces périodes climatiques sur les archipels de taille réduite et isolés comme la Nouvelle-Calédonie, qui encaissent alors plus facilement ces changements que les régions continentales ou les îles de grande taille. Cependant, comme dans le cas de l'Australie, d'autres événements géologiques ont pu contribuer à la mise en place d'un climat plus aride dans l'archipel durant ces périodes glaciaires. Ainsi la position latitudinale de la Nouvelle-Calédonie a peut-être changé au cours du temps depuis son émergence. Le régime climatique a sans doute été différent, et notamment celui des alizés. Le relief des chaînes montagneuses des régions Nord-Est et Centrale, jouant le rôle de barrière aux vents marins chargés d'humidité, et expliquant le fort contraste enregistré entre les côtes Ouest et Est de la Grande Terre, n'a peut-être pas toujours été aussi accentué.

Des carottages récents effectués sous la mer entre la Nouvelle-Calédonie, l'Australie et la Nouvelle-Zélande ont permis de dater des sédiments dont le changement de la composition isotopique  $\delta^{18}\text{O}$  indique une baisse brutale des températures aux environs de -2,5 et -6,5 millions d'années (Karas et al., 2011), correspondant à la période glaciaire la plus intense de l'hémisphère Sud durant le Miocène (Crisp et al., 2004). Plusieurs épisodes de morphogénèse des sols ont été identifiés pour la Nouvelle-Calédonie durant le Néogène et mis en lien avec des événements de glaciations (Chevillotte et al., 2006). La Nouvelle-Calédonie aurait donc été touchée par ces épisodes glaciaires. Il est alors légitime de s'interroger sur l'existence d'oscillations climatiques en Nouvelle-Calédonie durant le Néogène et le

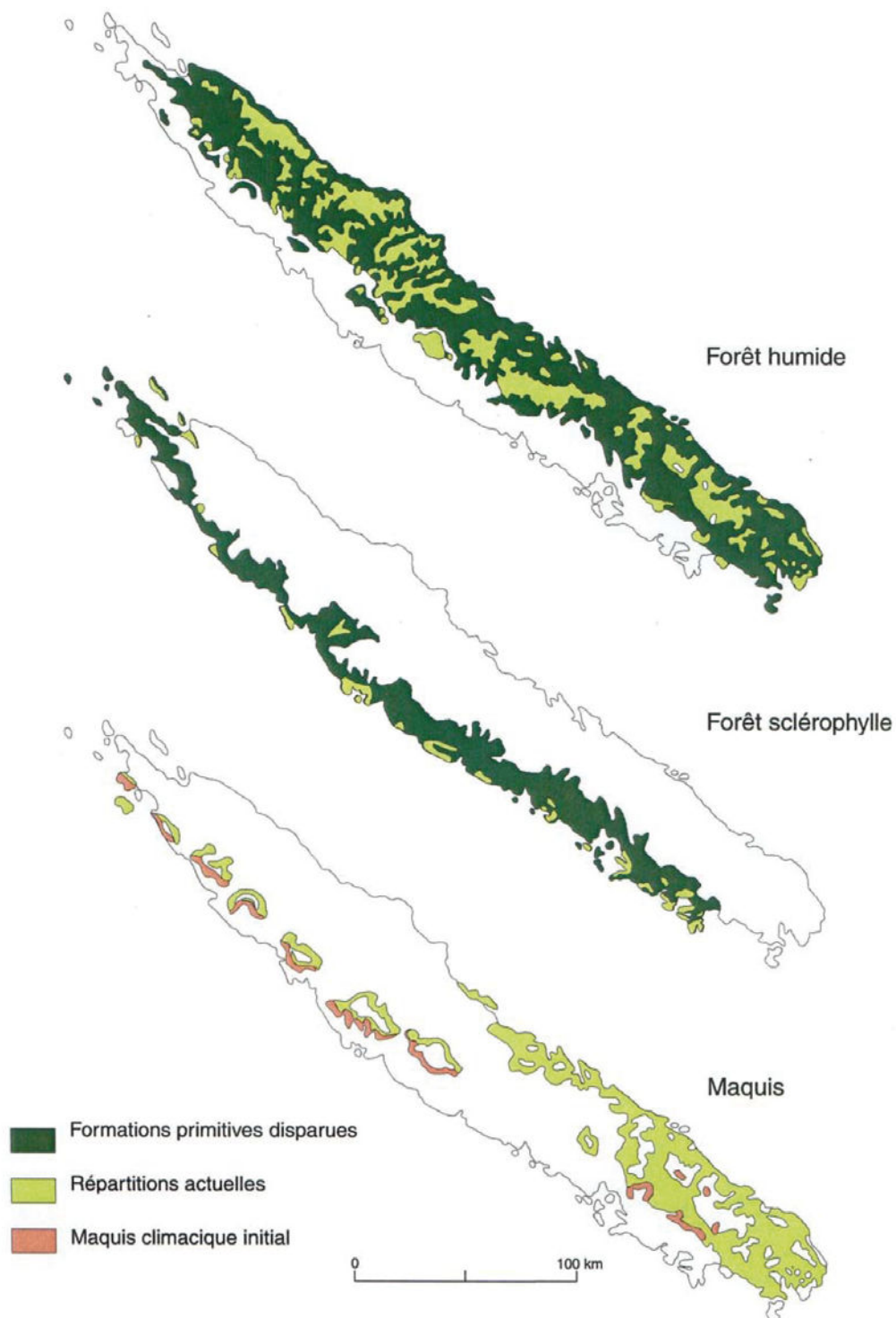
Quaternaire qui auraient pu influencer la dynamique des formations végétales déjà en place, d'autant plus que des périodes d'expansion et contraction forestières à la fin du Pléistocène (sur une durée remontant à 130 000 ans) ont été mises en évidence dans la partie sud de la Grande Terre (Hope & Pask, 1998 ; Stevenson et al., 2001 ; Stevenson, 2004 ; Stevenson & Hope, 2005).

## 6. Spécificités de la flore

L'insularité du territoire, alliée à l'existence d'une mosaïque de sols, d'une zonation climatique et d'un gradient altitudinal, a contribué à la mise en place de biotopes végétaux originaux, présentant des niches écologiques différenciées (Figure 4D ; Jaffré, 1993). La flore néo-calédonienne est riche (3371 espèces de plantes vasculaires ; Morat et al., 2012), unique (74,7 % d'espèces endémiques ; Morat et al., 2012), et dysharmonique (certains groupes surreprésentés en termes de richesse spécifique et d'autres sous-représentés ; Jaffré, 1980 ; Pillon et al., 2010). Ces caractéristiques sont partiellement à mettre en lien avec l'importance en termes de surface et la nature des roches ultramafiques. Les sols qui en dérivent ont des propriétés physiques et chimiques contraignantes pour la croissance des plantes (Jaffré, 1976, 1980, 1996 ; Jaffré et al., 1997 ; Jaffré & L'Huillier dans L'Huillier et al., 2010) : teneurs élevées en métaux lourds (nickel, chrome, cobalt, manganèse,...), teneurs basses en azote, phosphore et potassium, rapport Ca/Mg faible, faible disponibilité en eau. La flore de ces terrains est ainsi spécifique et adaptée, et présente un taux d'endémisme spécifique de 81 %, avec 47 % des espèces qui y sont strictement inféodées (Jaffré, 2005 ; Morat et al., 2012). Certains groupes de plantes y sont particulièrement diversifiés et seraient issus de radiations importantes sur ces terrains tels que les *Xanthostemon* F.Muell. (Myrtaceae ; Dawson, 1992), ou encore les *Thiollierea* Montrouz. (Rubiaceae ; Barrabé et al., 2011b ; Barrabé et al., 2011a).

A l'échelle du territoire, cinq formations végétales naturelles et majeures sont observées (Jaffré, 1980 ; Morat et al., 1981 ; Jaffré et al., 1994 ; Jaffré et al., 2001 ; Morat et al., 2012) : la forêt humide (sur tous types de sols), les maquis dits « miniers » (strictement sur roches ultramafiques, et appartenant à la catégorie des formations sclérophylles ; Jaffré, 1980, 1996), les maquis dits « sur roches acides » (inféodés aux terrains volcano-sédimentaires), les forêts sclérophylles (sur terrains sédimentaires), les mangroves (estuariennes, de cordons littoraux, et de fonds de baie).

La répartition géographique de ces formations climaciques a été modelée par l'arrivée des premiers hommes mélanésiens depuis environ 3500 ans, et plus particulièrement avec celle des premiers colons occidentaux depuis environ 200 ans (Frimigacci & Maître, 1981 ; Saussol, 1981), dont les activités ont impacté la physionomie et la composition des habitats naturels (mines de nickel, urbanisation, pâturages, cultures, feux de brousses, espèces envahissantes, etc... ; Jaffré et al., 1998a). Les forêts humides et sclérophylles étaient autrefois plus étendues et devaient couvrir respectivement presque les deux-tiers et le tiers du territoire (Figure 5 ; Jaffré et al., 1998a). A l'heure actuelle, elles ne persistent qu'à l'état relictuel ou sous forme de quelques continuums de taille modérée, et couvrent respectivement moins de 2 % et 50 % de leurs surfaces initiales (Bouchet et al., 1995 ; Jaffré et al., 1998a ; Gillespie & Jaffré, 2003 ; Jaffré, 2005 ; Jaffré et al., 2008). Au contraire, les maquis miniers climaciques étaient beaucoup moins étendus qu'actuellement et confinés à hautes altitudes sur roches péridotitiques (maquis altimontains) et à la base des massifs isolés de la côte Nord-Ouest sur roches serpentineuses (maquis sur sols hypermagnésiens ; Jaffré, 1980 ; Jaffré et al., 1998b). Suite à l'action répétée des feux de brousse et des activités minières (Jaffré et al., 1994 ; Jaffré et al., 1998b) ces formations se sont largement étendues, notamment sur les substrats péridotitiques à basses et moyennes altitudes (Figure 5 ; Jaffré et al., 1998a ; Jaffré et al., 1998b). L'ensemble des activités anthropiques a finalement favorisé



**Figure 5** : Carte des répartitions passée (avant l'arrivée de l'homme) et actuelle des formations végétales natives de la Nouvelle-Calédonie (d'après Jaffré et al., 1998).



le développement d'une végétation secondaire sur une large étendue, qui depuis a pris la place autrefois occupée par les formations natives (les savanes et fourrés secondaires ; Jaffré et al., 1994 ; Jaffré et al., 1998a ; Ibanez, 2011).

## **7. Origine temporelle et géographique de la flore**

L'origine temporelle et géographique de la flore de Nouvelle-Calédonie constitue une des problématiques contemporaines majeures de la communauté botanique. La présence de nombreuses lignées d'Angiospermes basales (p.ex. Amborellaceae ou Trimeniaceae ; Pillon, 2008) et la surreprésentation de certaines lignées à distributions géographiques dites gondwaniennes, telles que les Proteaceae ou les Gymnospermes, ont induit de fausses hypothèses (Jaffré, 1980 ; Pillon et al., 2010). La théorie d'une origine de la flore supposée autrefois gondwaniennne (c.-à-d. vicariante par détachement de la Nouvelle-Calédonie de l'Australie ; Thorne, 1969 ; Morat, 1993b), et donc antérieure à 80 millions, tombe progressivement en désuétude (Muriennne et al., 2005 ; Grandcolas et al., 2008 ; Cruaud et al., 2012 ; Pillon, 2012). Compte tenu de l'histoire géologique de la Nouvelle-Calédonie, la flore locale se serait établie il y a moins de 37 millions d'années (Figure 3 ; Morat et al., 1994 ; Grandcolas et al., 2008 ; Pillon, 2008 ; Pillon et al., 2010 ; Cruaud et al., 2012). La colonisation de l'archipel par les plantes aurait été ininterrompue depuis l'émersion (Cruaud et al., 2012 ; Pillon, 2012), et serait le résultat de dispersions à longues distances ou à plus courtes distances via l'emprunt d'hypothétiques ponts insulaires (Pfeil & Crisp, 2008 ; Keppel et al., 2009 ; Muriennne, 2009) ; observations corroborées par des études phylogénétiques portant sur des groupes d'animaux (Grandcolas et al., 2008 ; Espeland & Muriennne, 2011 ; Nattier et al., 2011). Certaines lignées de plantes dites relictuelles, se sont avérées beaucoup plus jeunes que prévu (p.ex. *Agathis* Salisb., Araucariaceae, Biffin et al., 2010 ; *Oxanthera*

Montrouz., Rutaceae, Pfeil & Crisp, 2008). D'autres au contraire semblent être contemporaines de l'émergence du territoire (p.ex. *Pycnandra* Benth., Sapotaceae, Bartish et al., 2011).

Un certain nombre de scénarios biogéographiques ont été identifiés à l'aide d'études moléculaires et ont permis d'établir des affinités géographiques de la flore néo-calédonienne avec les autres régions du monde, et plus particulièrement du Pacifique Sud-Ouest. De fortes affinités sont observées entre la Nouvelle-Calédonie et les régions voisines (Morat et al., 1986 ; Morat et al., 1994), telles que l'Australie pour un certain nombre de groupes (p.ex. Sapotaceae ; Bartish et al., 2005 ; Swenson et al., 2007b ; Swenson et al., 2007a ; Swenson et al., 2008), Fidji (p.ex. *Dacrydium* Lamb., Podocarpaceae, Keppel et al., 2011), la Nouvelle-Zélande (p.ex. *Pittosporum* Banks ex Gaertn., Pittosporaceae, Gemmil et al., 2002), et la Nouvelle-Guinée (p.ex. *Dubouzetia* Pancher ex Brongniart & Gris, Elaeocarpaceae, Thorne, 1969 ; *Nothofagus* Blume, Nothofagaceae, Swenson et al., 2001). Des distributions géographiques plus atypiques ont également été mises en évidence comme des disjonctions avec l'Amérique Néotropicale (p.ex. le clade *Morierina* Vieill. / *Thiollierea*, inclus dans la tribu américaine des Chiococceae, Rubiaceae, Manns & Bremer, 2010 ; Manns et al., 2012 ; *Augusta* Pohl, Rubiaceae, Kirkbride, 1997) ou encore avec l'Afrique et Madagascar (p.ex. *Acridocarpus* Guill. & Perr., Malpighiaceae, Davis et al., 2002 ; *Cunonia* L., Cunoniaceae, Bradford & Barnes, 2001 ; Bradford et al., 2004). La Nouvelle-Calédonie constitue également une source d'expansion floristique puisque des dispersions secondaires vers d'autres régions du Pacifique Sud-Ouest sont observées (p.ex. vers Vanuatu : *Plerandra* A.Gray, Araliaceae, Plunkett & Lowry II, 2012 et *Geissois* Labill., Cunoniaceae, Pillon, 2008, 2011). Le territoire reste donc un archipel comme un autre, mais avec ses spécificités propres, liées à son histoire géologique et à ses écosystèmes variés.

## 8. Etablissements et radiations de la flore

La définition d'une radiation évolutive reste controversée parmi les auteurs (Sanderson, 1998 ; Gittenberger, 2004 ; Linder, 2008 ; Rundell & Price, 2009 ; Erkens et al., 2012). Dans cette étude, le terme de radiation sera adopté pour désigner l'évolution d'un groupe d'espèces à partir d'un ancêtre commun, sans introduire de composante temporelle, ni de vitesse, ni de richesse spécifique (« *a radiation is the increase in diversity in a lineage; consequently, all biological diversity is the result of radiations* » ; Linder, 2008). Plusieurs études phylogénétiques ont révélé l'existence de radiations de plantes strictement limitées à la Nouvelle-Calédonie telles qu'observées chez les genres *Araucaria* Juss. et *Agathis* (Araucariaceae, Setoguchi et al., 1998), *Nothofagus* (Swenson et al., 2001), *Codia* Forst. (Cunoniaceae, Pillon et al., 2009b), ou *Pycnantra* Swenson et al., 2008). Après colonisation de l'archipel, l'établissement de ces groupes et leur radiation, ont été guidés par les conditions environnementales locales. Il a été montré que certains paramètres environnementaux avaient une forte influence sur ces radiations, tels que la nature du substrat géologique (*Codia* ; Pillon, 2008 ; Pillon et al., 2009b). L'aptitude de certaines lignées de plantes à tolérer les sols dérivés des roches ultramafiques paraît ainsi être antérieure à leur arrivée en Nouvelle-Calédonie (Jaffré, 1980, 1993 ; Pillon et al., 2010) et avoir été à l'origine de leur succès. Dans d'autres cas, la distribution géographique d'autres groupes semble avoir été conditionnée par les contrastes pluviométriques du territoire (Palmiers ; Pintaud, 1999 ; Pintaud et al., 2001). Toutefois aucune étude n'a encore porté sur l'impact des oscillations climatiques passées sur l'évolution des radiations de plantes néo-calédoniennes. Dans tous les cas, l'ensemble des radiations, jusqu'alors étudiées, reste limité en termes de richesse spécifique (c.-à-d. comportant moins de 20 espèces). Aucune radiation explosive d'un groupe de plantes, dont la monophylie a été validée, n'a pu être déjà mise en évidence sur le territoire, à l'exception du genre *Pycnantra* (Swenson et al., 2008).

## 9. Les genres de plantes les plus riches de Nouvelle-Calédonie

Ces larges radiations constituent de véritables modèles d'étude pour tester différentes hypothèses sur l'évolution des plantes dans l'archipel. Les genres les plus riches sont de bons candidats pour comprendre les mécanismes d'établissement et de diversification de la flore néo-calédonienne. Parmi eux se trouvent les *Phyllanthus* L. (Phyllanthaceae, 116 espèces dont les *Glochidion* J.R.Forst. & G.Forst. ; Schmid, 1991 ; Kathriarachchi et al., 2006), les *Psychotria* L. (Rubiaceae, 85, Morat et al., 2012), les *Syzygium* Gaertn. (Myrtaceae, 70 dont les *Piliocalyx* Brongn. & Gris, Dawson, 1999 ; Biffin et al., 2006), les *Pycnandra* (57 ; Swenson & Munzinger, 2010) et les *Eugenia* L. (Myrtaceae, 54 ; Morat et al., 2012). Un des pré-requis indispensables pour travailler avec des genres de cette taille est de connaître leur statut phylogénétique (monophylétique ou non). Or aucun d'eux n'a pour l'instant fait l'objet d'une étude moléculaire basée sur un échantillonnage exhaustif de leurs espèces respectives, à l'exception du genre *Pycnandra* qui peut être considéré comme une radiation explosive « ancienne » pour la Nouvelle-Calédonie (Swenson et al., 2008 ; Bartish et al., 2011). Seules des études récentes, basées sur des échantillonnages néo-calédoniens restreints, ont montré que certains de ces genres avaient colonisé l'archipel à plusieurs reprises (*Psychotria*, Andersson, 2001, 2002a ; *Syzygium*, Biffin et al., 2006 ; *Diospyros* L., Ebenaceae, Duangjai et al., 2009 ; *Phyllanthus*, Kathriarachchi et al., 2006). Aucune tentative n'a encore été faite pour tester la monophylie de ces groupes dans leur intégralité.

## 10. Le genre *Psychotria* en Nouvelle-Calédonie et les problématiques de l'étude

Le genre *Psychotria* (Rubiaceae, sous-famille des Rubioideae) est actuellement considéré comme le second genre d'Angiospermes le plus riche de Nouvelle-Calédonie, avec environ 85 espèces, toutes endémiques de l'archipel (Guillaumin, 1948 ; Morat et al., 2012).

Ce groupe néo-calédonien présente les mêmes caractéristiques que le genre à l'échelle mondiale (richesse globale estimée à environ 1800 espèces, distribuées sous tous les tropiques ; Frodin, 2004 ; Davis et al., 2009). Outre des diversités spécifiques et morphologiques importantes (p.ex. dans les formes florales et fructifères), le genre *Psychotria* en Nouvelle-Calédonie, constitué principalement d'arbustes et d'arbrisseaux, fait preuve d'une grande amplitude écologique, même si la plupart des espèces se rencontrent essentiellement dans le sous-bois des forêts humides. Certaines espèces sont inféodées aux formations sclérophylles (maquis miniers et forêts sclérophylles) ; d'autres ne sont présentes qu'à basses altitudes, ou encore restreintes à des sommets montagneux. Enfin, plus de la moitié des espèces est présente sur les roches ultramafiques, et l'une d'elles est dite hyper-accumulatrice de nickel (Jaffré & Schmid, 1974), admettant des teneurs en nickel supérieures à 0,1 % (Jaffré, 1980). L'ensemble de ces considérations laissent présager une capacité d'adaptation certaine du groupe néo-calédonien à des conditions environnementales variables, biotiques ou abiotiques.

Comme pour d'autres genres de plantes de taille importante, l'origine d'une telle diversité d'espèces reste méconnue (Frodin, 2004). De plus, le genre *Psychotria* s.l. présente en Nouvelle-Calédonie les mêmes incertitudes taxonomiques et phylogénétiques qu'à l'échelle mondiale. Premièrement, la dernière révision taxonomique globale de ses espèces remonte à plus de 50 ans (Guillaumin, 1930, 1948). Ensuite, sa polyphylie a été démontrée à travers des études moléculaires récentes basées sur de vastes échantillonnages mondiaux (Nepokroeff et al., 1999 ; Andersson, 2001, 2002a). Au moins deux événements de colonisation par le genre ont été mis en évidence sur le territoire. Cependant, seules quatre espèces sur les 85 ont été incorporées à ces études, et depuis aucun travail n'a été réalisé afin de compléter ces premiers résultats ; ce qui ne permet pas de statuer sur le nombre de radiations chez *Psychotria* s.l. et leurs origines.

Le présent travail se propose ainsi d'approfondir les connaissances sur le groupe des *Psychotria* néo-calédoniens, encore insuffisamment connu. Il s'agira 1) de délimiter les entités génériques et spécifiques le constituant ; 2) d'identifier le nombre d'évènements de colonisation du genre dans l'archipel, de les dater, et de retracer ses affinités géographiques avec les terres avoisinantes ; 3) enfin, de déterminer quels sont les facteurs environnementaux ayant joué un rôle dans sa diversification.

## I. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Préambule : Ce chapitre synthétise les matériel et méthodes utilisés dans cette étude. Les différentes techniques ont été plus amplement détaillées et leurs utilisations justifiées dans les articles présentés à la fin du manuscrit, et dans le chapitre IV.

### 1. Travaux de taxonomie et nomenclature

#### 1.1. Démarche générale

Les dernières révisions taxonomiques traitant dans leur globalité les espèces néo-calédoniennes du genre *Psychotria* s.l. remontent à plus de 50 ans (Guillaumin, 1930, 1948). Une réévaluation des concepts d'espèces s'est avérée indispensable avant de pouvoir débiter toute étude phylogénétique du groupe. Par conséquent des travaux taxonomiques ont été entrepris en trois étapes : 1) établissement d'une liste complète des noms valides et acceptés, d'espèces déjà décrites par une approche purement nomenclaturale ; 2) délimitation des espèces sur une base morphologique ; 3) caractérisation écologique et géographique de ces espèces.

#### 1.2. Institutions visitées

Les travaux de systématique ont été entrepris dans les herbiers BM, K, G, LYJB, NOU, P (Thiers, continuously updated), qui possèdent les plus grandes collections de plantes de Nouvelle-Calédonie. Par manque de moyens et de temps, les herbiers suivants ont été consultés via leurs sites internet : MO, NY, U, US et ZT-ZSS. D'autres institutions ont été sollicitées pour des demandes ponctuelles et spécifiques : A, E, FI, H, L, MEL et W (Thiers, continuously updated).

### **1.3. Recherches bibliographiques**

Une importante recherche bibliographique d'ouvrages anciens s'est avérée primordiale afin d'examiner le protologue de chaque espèce décrite depuis les premiers traitements taxonomiques du groupe remontant à plus de 150 ans (De Labillardière, 1824-1825 ; Montrouzier, 1860 ; Baillon, 1879). Les bibliothèques du MNHN de Paris et de Kew Gardens ont été consultées pour trouver la majorité de ces références. Toutefois l'utilisation de certains moteurs de recherche bibliographique internet a permis de compléter cette recherche dans le cas de références peu diffusées mondialement : Gallica (<http://gallica.bnf.fr/>), Biodiversity Heritage Library (<http://www.biodiversitylibrary.org/>) et Botanicus Digital Library (<http://www.botanicus.org/>).

### **1.4. Applications des règles du Code International de Nomenclature Botanique**

Les règles et recommandations du dernier Code International de Nomenclature Botanique en vigueur ont été systématiquement appliquées (McNeill et al., 2005 publ. 2007), afin de faire le tri entre les noms d'espèces et de genres valides, invalides, légitimes et illégitimes. Le (ou les) spécimen type de chaque espèce a été systématiquement recherché, puis confronté à la diagnose originale du protologue. En cas de concordance morphologique, le nom nomenclatural correspondant a pu être attribué à une entité taxonomique donnée. Compte tenu de l'ancienneté des travaux taxonomiques portant sur le groupe, des lectotypifications se sont avérées nécessaires pour certaines espèces, dans la mesure où aucun spécimen type, parmi tous les syntypes disponibles, cités dans le protologue, n'avait été désigné auparavant. Le dernier congrès international de botanique s'étant tenu en 2011 à Melbourne, les dernières règles qui y ont été adoptées n'ont pas encore été compilées sous forme d'un nouveau code. Toutefois certaines d'entre elles sont applicables depuis le 1<sup>er</sup>



janvier 2012, telles que l'autorisation de n'inclure qu'une diagnose en anglais sans ajouter celle en latin ; et elles ont par conséquent été adoptées dans le présent travail.

### **1.5. Délimitation des concepts d'espèces**

L'examen des spécimens d'herbier a permis de délimiter chaque entité taxonomique néo-calédonienne. Certaines entités ont pu être distinguées avec certitude grâce à l'existence de caractères morphologiques uniques, absents chez les autres. Dans la majorité des cas, les autres entités ont été caractérisées à l'aide de combinaisons de caractères diagnostiques. Pour chaque entité, lorsqu'un nom valide était disponible, son attribution s'est fait de façon automatique (concordance entre le spécimen type et la diagnose du protologue ; cf. paragraphe précédent). Toutefois, des mises en synonymie de noms valides ont été nécessaires afin de respecter la règle de priorité du Code (McNeill et al., 2005 publ. 2007). Les entités spécifiques délimitées, ne portant pas de noms, ont été considérées comme nouvelles. Des descriptions morphologiques formelles, en accord avec les règles du code, ont ainsi été rédigées pour certaines de ces espèces, des noms nouveaux ont été créés et des spécimens holotypes choisis (cf. Articles en fin de manuscrit).

### **1.6. Observation de la morphologie d'espèces non néo-calédoniennes**

Les espèces néo-calédoniennes ont été comparées morphologiquement avec les espèces du reste du monde pour dessiner des regroupements d'espèces, et ce afin de guider le plan d'échantillonnage moléculaire (cf. paragraphe 4.1). Ces observations sont restées ponctuelles et ont concerné essentiellement les particularités des pyrènes (c.-à-d. graines entourées par un endocarpe sclérifié), qui s'avèrent être utiles pour la délimitation interne de *Psychotria* s.l. (cf. chapitre II ; Piesschaert, 2001 ; Andersson, 2002a). Ces dernières ont porté sur la forme générale du pyrène, l'ornementation de sa face dorsale, l'existence de fentes de

pré-germination (PGS), ainsi que leur localisation et leur nature, la présence d'une rumination de l'endosperme, l'existence d'un pigment tégumentaire rouge soluble dans l'éthanol (SCP), et tout autre caractère remarquable. Des caractères notables ont parfois été relevés sur d'autres organes, permettant de soutenir ces regroupements d'espèces, tels que le type de stipule (p.ex. présence d'un calypstre), la forme de l'inflorescence (p.ex. compacte avec des bractées surdéveloppées), le type de préfloraison (p.ex. rédupliquée), le type de calice (p.ex. élargi et rotacé), etc...

## **2. Observations de terrain**

Grâce aux efforts de prospection du Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Végétale Appliquées de Nouméa, l'échantillonnage moléculaire néo-calédonien des espèces de *Psychotria* s.l. a pu débuter cinq ans auparavant et a été complété lors de cette étude. Des campagnes de terrain sur le territoire, régulièrement étalées sur 3 ans, ont permis d'acquérir de nouvelles informations concernant la plasticité morphologique, le spectre écologique et l'étendue géographique de chaque espèce, déduites auparavant de l'observation des spécimens d'herbier. Un spécimen d'herbier a été réalisé pour chaque individu nouvellement collecté qui a ainsi fait l'objet d'une caractérisation de son habitat, de l'enregistrement de ses coordonnées géographiques, d'éventuelles prises photographiques, et de matériel frais pour les analyses moléculaires. Les campagnes ont été étendues à l'Australie dans le Queensland (districts de Cook et Cairns) entre octobre et novembre 2010, et à l'archipel des Fidji (îles de Viti Levu, Vanua Levu et Taveuni) entre janvier et février 2011, afin ici aussi d'obtenir des échantillons d'espèces originaires de ces deux régions du Pacifique Sud-Ouest. Enfin, des échantillons collectés à Wallis & Futuna (missions en 2007 et 2008), ainsi qu'à Vanuatu (mission Santo en 2006, et mission aux Torres en 2007) par des membres du Laboratoire de Botanique de l'IRD ont permis de compléter l'échantillonnage des îles Pacifique.

### **3. Caractérisation écologique et géographique**

#### **3.1. Extractions de bases de données**

Avec l'essor et le développement d'outils informatiques performants, les herbiers de NOU et P bénéficient de systèmes de bases de données qui permettent de stocker toutes les informations contenues sur les spécimens d'herbier. L'herbier de NOU est entièrement informatisé depuis 2010 et la base accessible depuis le site internet (base VIROT, <http://herbier-noumea.plantnet-project.org/>). L'herbier de P devrait mettre en ligne courant 2013 sur le site internet du MNHN (base SONNERAT, <http://www.mnhn.fr/>) les informations tirées de l'intégralité de ses collections grâce aux opérations de rénovation entrepris depuis 2006. Une extraction des spécimens de *Psychotria* néo-calédoniens a été opérée pour les deux bases de données, complète pour NOU et partielle pour P en raison de délais liés au retard de la rénovation. Dans le cas de P, seules les espèces rares, et à répartition restreinte, ont été incorporées afin de pallier aux biais inhérents à une prospection inégale du territoire. Le fichier obtenu a constitué la base de travail dans la caractérisation géographique et écologique de chaque espèce du territoire. Pour chaque espèce, les informations compilées concernent sa localité de collecte, avec optionnellement le relevé de ses coordonnées géographiques, un descriptif de son habitat, une description morphologique, sa phénologie et l'indication de la date de son prélèvement.

#### **3.2. Incorporation dans un Système d'Informations Géographiques**

Ces données ont été incorporées dans un Système d'Informations Géographiques (SIG), afin de positionner les aires de distribution de chaque espèce sur des couches de paramètres environnementaux, notamment le type de substrat géologique, le type de formation végétale, l'altitude, et la pluviométrie annuelle (fournies par la Direction de l'Industrie, des Mines et de l'Energie de Nouvelle-Calédonie, la Direction des Infrastructures,

de la Topographie et des Transferts Terrestres, et Météo France de Nouvelle-Calédonie). Ceci a été effectué en utilisant le logiciel ArcGIS et avec l'aide des compétences internes de l'Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale de l'IRD à Nouméa. Compte tenu que la majorité des échantillons d'herbier ne possède pas de coordonnées géographiques, un premier travail de positionnement manuel de ces spécimens dans le SIG a été nécessaire. Ceci a été partiellement rendu possible par l'utilisation de l'index géoréférencé des localités de prospections botaniques et des carnets de récoltes de MacKee (<http://www2.mnhn.fr/novcal/>), le plus important récolteur de Nouvelle-Calédonie (Morat, 2010). L'existence d'erreurs d'enregistrement de géoréférencements (sur le terrain ou lors de la saisie informatique) a induit un second travail de correction manuelle des échantillons concernés. Des incohérences entre le descriptif des conditions environnementales du milieu de prélèvement de certains échantillons et l'extraction des données écologiques tirées du SIG ont également été repérées. Un troisième travail de nettoyage et d'ajustement manuel des coordonnées a par conséquent été opéré. Au final, l'aire de distribution de chaque espèce de *Psychotria* néo-calédonien a pu être définie. Le couplage final des aires de distribution corrigées aux différentes couches environnementales du SIG a permis d'extraire le spectre écologique de chaque espèce.

### **3.3. Caractérisation écologique**

Chaque espèce néo-calédonienne a été caractérisée en fonction du type de végétation, et suivant trois autres paramètres écologiques, reconnus pour avoir une influence majeure sur la distribution géographique des plantes de l'archipel, ainsi que sur celle des formations végétales natives.

Ainsi malgré l'existence d'une grande variété de substrats géologiques sur le territoire, il est couramment accepté parmi les botanistes néo-calédoniens que ces derniers peuvent être

regroupés en trois catégories, dans lesquelles se développent des flores différentes et spécifiques (Schmid, 1982 ; Jaffré, 1993 ; Jaffré & Veillon, 1994 ; Morat et al., 2001) : les substrats ultramafiques (péridotites et serpentinites), les substrats volcano-sédimentaires (roches sédimentaires, basaltes et roches métamorphiques), et les calcaires coralliens.

L'altitude a également une influence prédominante sur la configuration des types de végétations, ainsi que sur la distribution des espèces végétales. Par exemple, les maquis miniers altimontains et les forêts de montagnes (ou d'altitude) ne se développent qu'au-dessus de 1200 m et 800-1000 m, respectivement (Jaffré, 1980 ; Nasi et al., 2002). Les forêts sclérophylles sont présentes en-dessous de 300 m d'altitude (Jaffré & Veillon, 1994 ; Jaffré et al., 2008). De même, un certain nombre d'espèces végétales sont restreintes à des sommets montagneux (p.ex. Munzinger et al., 2008 ; Pillon et al., 2008 ; Pillon & Nooteboom, 2009 ; Goldblatt et al., 2011). Trois gammes altitudinales peuvent ainsi être définies en se basant sur l'ensemble de ces exigences : 0-350 m, 350-850 m, > 850 m.

De même, la configuration des types de végétations est conditionnée par les variations pluviométriques annuelles. Par exemple, les forêts sclérophylles ne sont observées que pour des taux hygrométriques inférieurs à 1100 mm par an (Morat et al., 1981 ; Jaffré et al., 2008). Les forêts humides se développent pour des taux compris entre 1300 et 1800 mm par an sur calcaire corallien, et au-dessus de 1500 mm par an sur les autres substrats géologiques (Morat et al., 1981). Les forêts d'altitude sont recensées pour des taux supérieurs à 2000 mm par an (Morat et al., 1981 ; Jaffré et al., 1994 ; Nasi et al., 2002). La distribution géographique de certaines espèces végétales est également dépendante du facteur pluviométrique, comme par exemple chez les Palmiers, dont la richesse spécifique est concentrée dans les deux régions les plus arrosées du territoire (Jaffré & Veillon, 1989 ; Pintaud, 1999 ; Pintaud et al., 2001). Trois gammes pluviométriques peuvent ainsi être définies en se basant sur l'ensemble de ces exigences : < 1250 mm par an, 1250-2000 mm par an, > 2000 mm par an.

Au final, dans le cas des variables quantitatives (c.-à-d. les altitudes et les taux pluviométriques annuels), les valeurs ont été moyennées par espèce, puis transformées en variables qualitatives selon trois classes distinctes (cf. ci-dessous). Dans le cas des variables qualitatives (c.-à-d. type de formations végétales et substrats géologiques), un polymorphisme a été observé à travers le jeu de données (cf. chapitre IV). Des classes supplémentaires ont été ajoutées pour rendre compte des espèces à spectre écologique étendu (cf. ci-dessous). Les classes environnementales de chacun de ces paramètres écologiques, définies pour les espèces néo-calédoniennes de *Psychotria*, sont donc les suivantes :

- ✓ substrats géologiques : ultramafique (incl. péridotites et serpentinites), volcano-sédimentaire, calcaire corallien, ultramafique et volcano-sédimentaire, indifférent.
- ✓ formations végétales : forêts humides, maquis miniers, forêts sclérophylles, forêts humides et maquis miniers, forêts sclérophylles et maquis miniers, indifférent.
- ✓ altitudes moyennes : 0-350 m, 350-850 m, 850-1628 m.
- ✓ pluviométries annuelles moyennes : 380-1250 mm / an, 1250-2000 mm / an, 2000-4010 mm / an.

## **4. Echantillonnage moléculaire**

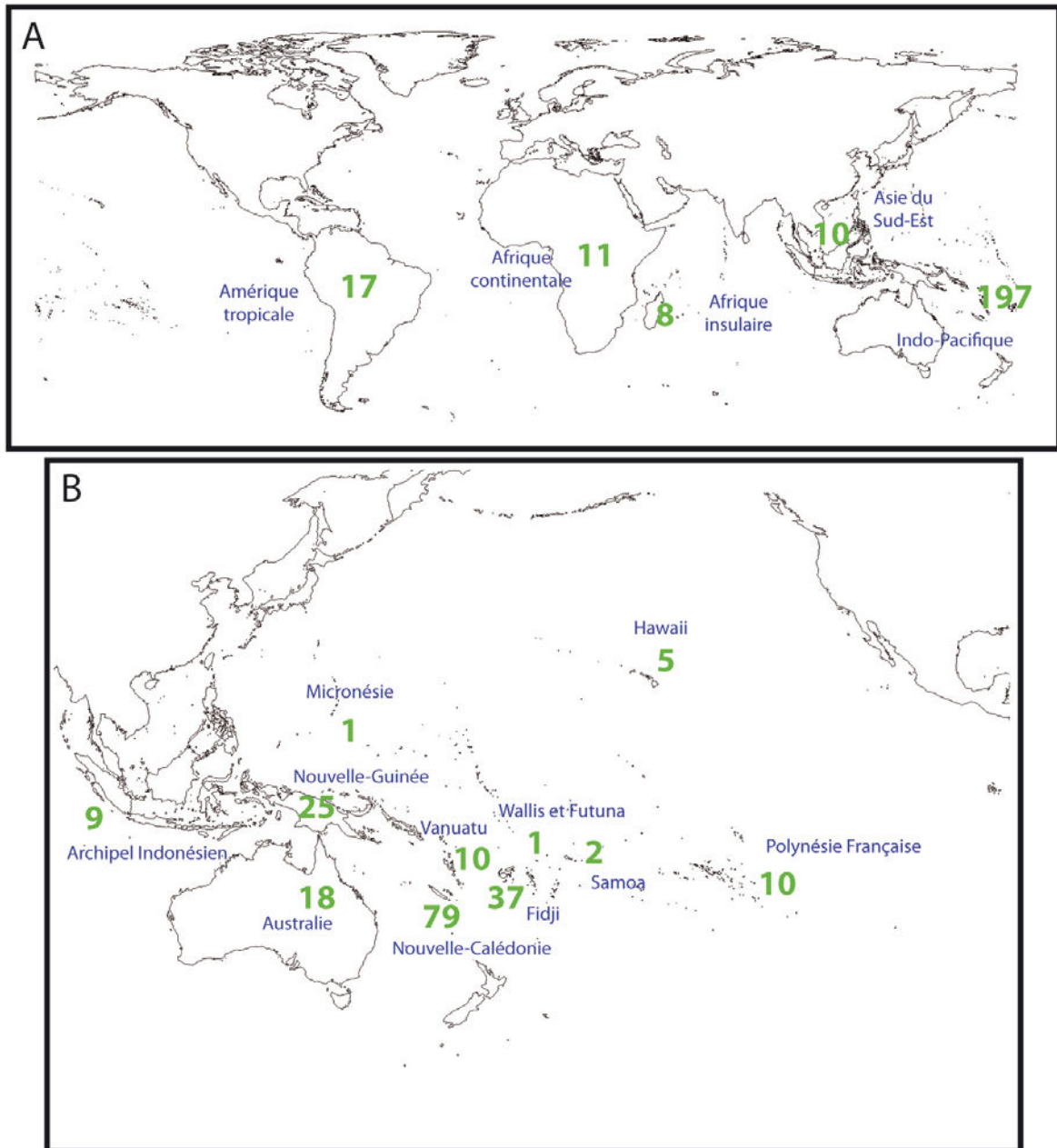
### **4.1. Stratégie d'échantillonnage**

Le choix de l'échantillonnage pour une étude moléculaire est une étape préliminaire indispensable dans la réflexion du sujet, et dépendant intégralement de la problématique abordée. L'échantillonnage moléculaire a été centré sur la Nouvelle-Calédonie afin de réunir le plus grand nombre d'espèces de *Psychotria* s.l. du territoire dans le but d'optimiser la robustesse des différentes analyses relevant du domaine de la phylogénie (datations, études de

diversification, etc.. ; Lecointre et al., 1993 ; Pybus & Harvey, 2000 ; Höhna et al., 2001 ; Stadler, 2011b). Au total, plus de 91 % des espèces néo-calédoniennes ont pu être incorporés à l'étude. Dans le cas des 9 % restants, certaines espèces n'ont pas pu être retrouvées sur le terrain, et d'autres n'ont pas pu faire l'objet d'extractions d'ADN extraits de qualité suffisante pour la suite des travaux.

Afin de tester la monophylie du genre en Nouvelle-Calédonie et connaître ses affinités phylogénétiques avec les autres représentants du genre, l'échantillonnage a été étendu principalement à la région Indo-Pacifique, ainsi qu'aux continents africain, américain et asiatique (Figure 6 ; Tableau 1). Les lignées majeures de *Psychotria* s.l. et ses genres alliés, délimités dans des études antérieures portant sur le genre à l'échelle mondiale (Nepokroeff et al., 1999 ; Andersson, 2001, 2002a, 2002b ; Nepokroeff et al., 2003 ; Razafimandimbison et al., 2008 ; Lemaire et al., 2012) ont été inclus lorsque cela a été possible.

En tout 243 espèces ont constitué l'échantillonnage du groupe interne, tous chapitres confondus (Tableau 1). Les séquences d'une partie d'entre elles ont été téléchargées à partir du site internet de GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>). L'utilisation de groupes externes a permis d'enraciner les arbres reconstruits, et de confirmer ou d'infirmer la monophylie du groupe interne. Le choix s'est porté sur des espèces appartenant à la sous-famille des Rubioideae et dont les placements phylogénétiques par rapport à *Psychotria*, ont été établis dans des études antérieures (Razafimandimbison et al., 2008 ; Rydin et al., 2008 ; Bremer & Eriksson, 2009 ; Groeninckx et al., 2009 ; Rydin et al., 2009). Les séquences de ces dernières espèces ont été également téléchargées à partir de GenBank. Dans cette étude, cinq jeux de données différents (« Palicoureeae », « Psy-Pal », « Pacifique Clade », « Rubioideae », « clade NC2 ») ont été préparés selon les thématiques abordées, et suivant les méthodes présentées plus bas. Le détail de leurs échantillonnages respectifs est fourni en annexe 1.



**Figure 6 :** Echantillonnage moléculaire de *Psychotria* s.l. et de ses genres alliés, utilisés dans l'étude phylogénétique à l'échelle mondiale (A) et de la région Indo-Pacifique (B). Le nom des régions est reporté en bleu sur les cartes, et le nombre d'espèces échantillonnées pour chacune d'elles, en vert.



Pays	Nombre de spécimens de l'échantillonnage	spécimens silica gel	spécimens herbier	séquences GenBank	Genres inclus dans l'échantillonnage
Nouvelle-Calédonie	79	73	6		<i>Psychotria</i>
Vanuatu	10	10			<i>Amaracarpus, Geophila, Hydnophytum, Psychotria</i>
Australie	18	18			<i>Amaracarpus, Hydnophytum, Psychotria</i>
Fidji	37	37			<i>Amaracarpus, Calycosia, Hedstromia, Hydnophytum, Psychotria, Readea, Squamellaria</i>
Hawaïi	5	3		2	<i>Straussia</i>
Polynésie Française	10	9	1		<i>Psychotria</i>
Wallis & Futuna	1	1			<i>Psychotria</i>
Samoa	2		1	1	<i>Psychotria</i>
Nouvelle-Guinée	25	9	11	5	<i>Amaracarpus, Dolianthus, Hydnophytum, Myrmecodia, Psychotria</i>
Indonésie	9		1	8	<i>Amaracarpus, Chassalia, Hydnophytum, Myrmecodia, Myrmephytum, Psychotria</i>
Micronésie	1			1	<i>Psychotria</i>
Asie du Sud-Est	10	10			<i>Chassalia, Psychotria</i>
Afrique continentale	11	4		7	<i>Chazaliella, Geophila, Hymenocoleus, Psychotria</i>
Afrique insulaire	8	5	2	1	<i>Cremocarpon, Chassalia, Psathura, Psychotria, Trigonopyren</i>
Amérique tropicale	17	12		5	<i>Carapichea, Margaritopsis, Notopleura, Palicourea, Psychotria, Rudgea</i>
<b>Total</b>	<b>243</b>	<b>191</b>	<b>22</b>	<b>30</b>	

**Tableau 1 :** Caractéristiques de l'échantillonnage moléculaire de *Psychotria* s.l. et de ses genres alliés. Sont donnés par grands secteurs géographiques mondiaux et à l'intérieur de la région Indo-Pacifique : le nombre total de spécimens inclus, le nombre de spécimens dont l'ADN a été extrait à partir d'échantillons d'herbier, à partir d'échantillons « silica gel », le nombre de spécimens dont les séquences ont été téléchargées sous GenBank, et enfin le nom des genres inclus dans l'étude.

Locus d'ADN	Nom du locus	Nature du locus	Couple d'amorces	Référence locus	Référence amorces	Niveau d'étude considéré
<i>trnT-F</i>	<i>trnT-trnL</i> intergenic spacer, tRNA-Leu ( <i>trnL</i> ) gene, <i>trnL-trnF</i> intergenic spacer	chloroplastique : espaceur <i>trnT-trnL</i> + intron <i>trnL</i> + espaceur <i>trnL-trnF</i>	A1 IR C F	Taberlet et al., 1991	Razafimandimbison & Bremer, 2002 Taberlet et al., 1991	inter- et intra-générique
<i>trnH-psbA</i>	tRNA-His ( <i>trnH</i> ) gene, <i>trnH-psbA</i> intergenic spacer, photosystem II protein D1 ( <i>psbA</i> ) gene	chloroplastique : espaceur	<i>trnH</i> <sup>HOU8</sup> <i>psbA</i>	Aldrich et al., 1988	Sang et al., 1997	inter- et intra-générique
<i>rps 16</i>	ribosomal protein S16 gene	chloroplastique : intron	F 2R	Oxelman et al., 1997	Oxelman et al., 1997	inter- et intra-générique
<i>ndhF</i>	NADH dehydrogenase subunit F gene	chloroplastique : gene	2F 1000R 720F 1700R 1320F 2280R	Kim & Jansen, 1995	Rydin et al., 2008	inter-générique
ITS	Internal transcribed spacer	nucléaire : espaceur ribosomal	P17 26S-82R	Baldwin et al., 1995	Popp & Oxelmann, 2001	inter- et intra-générique
ETS	External transcribed spacer	nucléaire : espaceur ribosomal	18S-ETS ETS Psy1	Baldwin & Markos, 1998	Baldwin & Markos, 1998 Nepokroeff et al., 2003	inter- et intra-générique
<i>ncpGS</i>	Chloroplast-expressed glutamine synthetase	nucléaire : introns et exons	GScp687f GScp994r KikiF1: 5' - GTTATGCCCGGACAGGTTCTA KikiR1: 5' - ACTCTTGGTACTGCAAGTCCA	Emshwiller & Doyle, 1999	Emshwiller & Doyle, 1999 Cette étude	interspécifique

**Tableau 2 :** Caractéristiques des locus d'ADN séquencés et utilisés pour les analyses phylogénétiques. Sont donnés pour chaque locus d'ADN : son nom formel ; sa nature moléculaire ; le nom des couples d'amorces utilisés et éventuellement la séquence de celles nouvellement désignées ; la référence bibliographique dans laquelle le locus a été publié pour la première fois ; la référence bibliographique dans laquelle les amorces utilisées ont été publiées pour la première fois ; et enfin le niveau taxonomique d'étude pour laquelle le locus a été incorporée à l'étude.

## 4.2. Nature des échantillons

Des échantillons de deux natures différentes ont été utilisés dans cette étude : 1) les échantillons dits « silica gel » sont des fragments de feuilles fraîches prélevés sur le terrain, et placés immédiatement dans une poudre deshydratante (le gel de silice) qui permet la conservation de l'ADN sur une longue période (Chase & Hillis, 1991). Les spécimens doivent être ensuite stockés sous une atmosphère sèche, et idéalement à -20°C ; 2) les échantillons dits « herbier » ont, comme leur nom l'indique, été prélevés sur des spécimens d'herbier notamment à K, NOU et P. Sur l'ensemble de ces derniers échantillons, le taux de réussite de séquençage s'est avéré assez faible : 18 %. Toutefois, ceci a permis d'inclure à cette étude des espèces n'ayant pu être collectées sur le terrain.

## 5. Choix des régions d'ADN

Le choix des loci d'ADN est primordial et dépend du niveau taxonomique considéré (niveau familial, générique, spécifique, intraspécifique,...). Dans le cadre de cette étude, il a été décidé de choisir dans un premier temps des loci d'ADN ayant déjà fait leurs preuves pour l'établissement des relations de parenté au sein de différents genres de Rubiaceae (Razafimandimbison & Bremer, 2001 ; Razafimandimbison et al., 2008 ; Rydin et al., 2008 ; Smedmark et al., 2010). Avant de séquencer à grande échelle chaque locus d'ADN, des tests préliminaires de polymorphisme ont été effectués sur quelques espèces appartenant à des lignées différentes afin d'évaluer à quel niveau taxonomique ils pouvaient être utilisés. Au total quatre loci chloroplastiques ont été séquencés (Tableau 2) : deux espaceurs intergéniques (*trnT-F*, *trnH-psbA*), une région intronique (*rps16*) et une région codante (*ndhF*). Pour compléter le degré de résolution des analyses, trois loci nucléaires ont également été utilisés : deux loci ribosomiques (ITS et ETS) et un gène codant pour la glutamine synthétase (*ncpGS*).

Afin de résoudre des relations de parenté tribales et intergénériques, la région *ndhF*, généralement structurante chez les Rubiaceae a été incluse à l'étude (Tableau 2 ; Razafimandimbison et al., 2008 ; Rydin et al., 2008). Les loci *rps16*, *trnT-F* et *trnH-psbA* ont été séquencés pour l'établissement de relations plus terminales. Les loci ITS et ETS ont été utilisés pour des relations interspécifiques, compte tenu de leur polymorphisme élevé (Razafimandimbison & Bremer, 2002 ; Soltis et al., 2005 ; Zarrei et al., 2012). Ces deux loci sont présents en grand nombre de copies dans le génome (Baldwin et al., 1995 ; Baldwin & Markos, 1998), expliquant les facilités d'amplification lors des réactions en chaîne par polymérase (PCR). Toutefois l'existence de plusieurs copies dans le génome peut induire des problèmes de paralogie (Bailey et al., 2003). Certaines de ces copies peuvent évoluer indépendamment et altérer le signal phylogénétique mais pas de façon systématique (Razafimandimbison et al., 2004). Le processus d'évolution concertée, qui homogénéise ces différentes copies, permet de pallier à ces difficultés (Soltis et al., 2005), bien que chez certains groupes de plantes il s'avère incomplet (Sanderson & Doyle, 1992 ; Razafimandimbison et al., 2004). Dans cette étude, le temps imparti n'était pas suffisant pour étudier le nombre de copies présentes notamment chez des individus hétérozygotes (présentant des positions de bases ambiguës) comme effectué dans l'approche de Razafimandimbison et al. (2004). L'existence ou l'absence d'incongruences a été testée plus amplement entre ITS, ETS et les autres loci chloroplastiques. Le locus nucléaire de type simple copie *ncpGS*, a été en dernier lieu incorporé à l'étude, afin de contourner les éventuels problèmes de pseudogènes, et d'introduire des valeurs de polymorphisme relativement élevées pour le niveau de résolution interspécifique (Sang, 2002).

## **6. Procédures de laboratoire**

Les procédures de laboratoire ont impliqué les techniques de base d'extraction, d'amplification par PCR et de séquençage d'ADN. Elles ont été entièrement effectuées au sein de la Plateforme du Vivant de Nouvelle-Calédonie (IAC, IFREMER, IPNC, IRD, UNC) au centre IRD de Nouméa.

### **6.1. Extractions d'ADN**

Les échantillons de feuilles « silica gel » et « herbier » ont été broyés manuellement dans des mortiers. Du sable de fontainebleau, préalablement autoclavé, et de l'azote liquide ont été ajoutés dans le but de fragiliser les cellules végétales et d'augmenter le rendement des extractions. Celles-ci ont été réalisées à l'aide du kit DNeasy® Plant Mini Kit (Qiagen Ltd, Crawley, UK), impliquant une série de purifications de l'ADN extrait et d'élimination d'inhibiteurs. Dans le cas des spécimens « herbier », le protocole a été adapté par l'ajout d'une phase supplémentaire de purification, où les broyats de feuilles sont placés pendant 24 h à 42°C sous agitation douce et constante dans le premier tampon d'extraction du kit, mélangé à du tampon CTAB, de la protéinase K et du  $\beta$ -mercaptoéthanol (non publié, C. Sarthou, comm. pers., MNHN). Suite à la phase d'élution finale, la qualité des ADN extraits a été vérifiée par migration sur gel d'agarose (Tris-borate-EDTA à 10 %, TBE) en présence de bromure d'éthidium (BET). Le rendement de chaque extraction a été évalué, en dosant les quantités d'ADN à l'aide d'un spectrophotomètre ND-1000 (NanoDrop Technologies Inc., Wilmington, USA), afin ensuite d'ajuster les quantités d'ADN introduites dans les mélanges préliminaires de PCR, puis conservés à - 20°C ou - 80°C, selon la fréquence d'utilisation.

## 6.2. Amplification de l'ADN

Chaque locus d'ADN a été amplifié par PCR pour chaque extrait d'ADN, à l'aide du kit GoTaq® Flexi DNA Polymerase (Promega Corporation, Madison, USA). Une première phase de mise au point des amplifications a d'abord été nécessaire, afin de trouver le protocole permettant d'optimiser les conditions de réaction. Pour ce faire, des gradients de concentration des différents composés de la réaction (amorces, MgCl<sub>2</sub>) ont été effectués ainsi que des gradients de températures (T<sub>m</sub>) et de temps d'hybridation. Bien que les conditions d'optimisation varient d'un locus à l'autre, les protocoles utilisés restent généralement très similaires (Tableau 3). Pour les loci nucléaires ribosomiques, deux composés ont été ajoutés aux mélanges de réaction : le sérum d'albumine bovine (BSA), qui neutralise les inhibiteurs de la polymérase d'ADN, et le diméthyl sulfoxyde (DMSO), qui déploie les structures secondaires des molécules de l'ADN. La linéarisation par le DMSO permet 1) un ancrage plus aisé de la polymérase sur l'ADN, et 2) une amplification de meilleure qualité privilégiant les bonnes copies des loci ITS et ETS au détriment des pseudogènes. Les cycles des réactions de PCR ont été lancés sur deux thermocycleurs : Veriti 96 Well ThermalCycler et GeneAmp® PCR System 9700 (Applied Biosystems Inc., Warrington, UK). Les résultats des amplifications ont été systématiquement vérifiés sur gel d'agarose (TBE à 10 %). Les produits de PCR ont été ensuite purifiés, soit à l'aide de colonnes fournies dans des kits de purification (QIAquick® PCR Purification Kit; Qiagen Ltd, Crawley, UK.), soit en utilisant une purification sur colonne de Sephadex (Sephadex® G-50 Superfine resin, Sigma-Aldrich Co. LLC, USA). Ils ont été ensuite dosés à l'aide du spectrophotomètre ND-1000 afin d'évaluer le rendement des réactions de PCR, en vue de la préparation des réactions de séquences (c.-à-d. pour ajuster ensuite les quantités d'ADN introduites).

		ETS	ITS	<i>nepGS</i>	<i>ndhF</i>	<i>trnHpsbA</i>	<i>trnTF</i>	<i>rps 16</i>
PCR	Tampon (5X)				5 µL			
	MgCl <sub>2</sub> (25 mM)				1.5 µL			
	dNTP mix (10 mM pour chaque dNTP)				0.25 µL			
	Amorces (10 µM, forward et reverse)				0.75 µL			
	BSA (10 %)	0.625 µL						
	DMSO (10 %)	0.5 µL						
	Polymerase (5U/µL)				0.25 µL			
	ADN				2 µL			
	Eau	14.125 µL				15.25 µL		
	Volume final de réaction				25 µL			
Programme des cycles de PCR	3 min de dénaturation à 94°C + 35 cycles de (30 s à 94°C + 1 min à T <sub>m</sub> + 1 min 30 à 72°C) + 7 min d'élongation finale à 72°C	3 min de dénaturation à 95°C + 38 cycles de (1 min à 95°C + 1 min à 58°C + 2 min à 72°C) + 7 min d'élongation à 72°C	3 min de dénaturation à 94°C + 38 cycles de (1 min à 94°C + 1 min à T <sub>m</sub> + 2 min à 72°C) + 7 min d'élongation finale à 72°C	3 min de dénaturation à 94°C + 35 cycles de (1 min à 94°C + 1 min à T <sub>m</sub> + 1 min 30 à 72°C) + 7 min d'élongation finale à 72°C				
Réaction de séquence	Eau				1.25 µL			
	Tampon (10X)				0.75 µL			
	Amorce (10 µM)				0.5 µL			
	Big Dye				0.5 µL			
	ADN (10 ng.µL <sup>-1</sup> )				2 µL			
	Volume final de réaction				5 µL			
	Programme des cycles de la réaction de séquence	1 min d'initiation à 96°C + 60 cycles de (10 s à 96°C + 5 s à 50°C + 4 min à 60°C)						

**Tableau 3 :** Caractéristiques des conditions des réactions de PCR et de séquençage pour chaque région ADN. Sont donnés pour chaque région d'ADN : les concentrations et quantités initiales de produits incorporés dans les mélanges de réactions, ainsi que les volumes finaux ; les programmes des thermocycleurs utilisés lors des cycles de réactions.

### 6.3. Séquençage de l'ADN

Une phase de dilution des ADN amplifiés et purifiés a été nécessaire afin de les calibrer pour les réactions de séquence, le rapport molaire entre la quantité d'ADN et celle de l'amorce devant être supérieur à 40 pour 1. Tous les produits PCR purifiés ont été dilués à 10 ng.  $\mu\text{L}^{-1}$ . Les réactions de séquence ont été préparées à l'aide du kit de séquençage ABI Prism Big Dye version 3.1 (Applied Biosystems Inc.) selon le protocole fourni par le fabricant. Chaque locus d'ADN a été séquencé dans les deux sens : « sens » et « contre-sens ». Compte tenu des coûts élevés liés à l'utilisation de ce kit, les quantités de ddNTP fluorescents ont été ajustées et diminuées par 8 pour chaque mélange de réaction, par rapport à celles préconisées par le fabricant (Tableau 3). Les conditions des réactions de séquence ont été les mêmes quelque soit le locus d'ADN considéré (Tableau 3). Les produits de la réaction ont été purifiés sur colonne de Sephadex afin d'éliminer les résidus risquant de perturber la lecture finale des ddNTP fluorescents (liés aux amplifiats) lors de la migration, opérée sur le séquenceur ABI 3130 x 1 Genetic Analyser (Applied Biosystems Inc.).

### 6.4. Elaboration d'amorces spécifiques

La majorité des amorces utilisées dans cette étude sont universelles, ou spécifiques des Rubiaceae (Tableau 2), et dans certains cas dégénérées, c.-à-d. contenant un mélange d'amorces admettant en 3' certaines positions d'acides nucléiques différentes. Ceci permet d'amplifier des loci admettant, pour les taxons considérés, des différences sur ces positions, comme cela a été le cas pour *nepGS*. Afin d'augmenter le taux de réussite et le rendement des PCR de ce locus, une étape supplémentaire d'élaboration d'amorces spécifiques au groupe d'espèces étudiées a été entreprise. Une sélection d'une dizaine d'espèces couvrant l'ensemble des lignées du groupe a été séquencée par ces amorces dégénérées. Suite à l'alignement des séquences obtenues, des motifs similaires entre toutes ces espèces testées ont

été repérés en zones proximale et distale des séquences. Ils constituent potentiellement des amorces appropriées pour les réactions de PCR et de séquençage. Ces séquences ont été analysées sous le logiciel FastPCR (Kalendar et al., 2009, 2011) afin de vérifier que la composition de ces motifs respectaient les critères généraux de sélection pour la confection de nouvelles amorces (taille comprise entre 19-21 bases ; composition en GC comprise entre 45 et 65 % ; pas ou peu de répétitions de bases ou doublons de bases ; si existence de bases ambiguës, ces dernières doivent être positionnées au début du motif ; température d'hybridation comprise entre 52-68°C). Dans le cas de *nepGS* un couple d'amorces, spécifiques aux espèces néo-calédoniennes de *Psychotria* s.l., a pu être défini (kikiF1 / kikiR1 ; Tableau 2).

## **7. Préparation des matrices de séquences d'ADN**

### **7.1. Edition des séquences brutes et alignement**

Les séquences brutes issues de la lecture de l'analyseur génétique ABI 3130 x 1 ont été nettoyées à l'aide du logiciel Sequencher (Gene Codes Corp., Ann. Arbor, Michigan, USA). Pour chaque séquence, les brins complémentaires « sens » et « contre-sens » ont été assemblés. La concaténation a été ensuite corrigée manuellement. Dans le cas des loci nucléaires (diploïdes), l'introduction de bases ambiguës a parfois été nécessaire en cas de polymorphisme avéré sur certaines positions de bases (c.-à-d. les sites), contrairement aux loci de nature chloroplastique, qui caractérisent un génome haploïde. Pour chaque locus d'ADN, les séquences éditées ont été incorporées dans le logiciel MEGA (Tamura et al., 2011) puis alignées à l'aide de l'algorithme d'alignement MUSCLE (<http://www.ebi.ac.uk/tools/msa/muscle/>). Un ajustement manuel a dans tous les cas été nécessaire afin de satisfaire au mieux les hypothèses d'homologie de sites, en tenant compte des régions d'insertion-délétion (indel).



## 7.2. Elimination des régions trop divergentes et des régions insertion-délétion

Les matrices de séquences d'ADN obtenues présentent des portions de sites pour lesquelles les hypothèses d'homologie ont été difficiles à établir. Les loci *rps16* et *trnT-F* comportent respectivement des régions poly A/T et poly G/C, impossibles à aligner lorsque l'échantillonnage inclus des taxons trop divergents. L'introduction de nombreux indel, notamment chez le locus *trnH-psbA* (Shaw et al., 2005), implique les mêmes difficultés. Certaines portions sont inversées dans l'alignement de *trnH-psbA*, *rps16* et *trnT-F*. Même après les avoir inversées et complétées, il s'est avéré que quelques unes présentaient des mutations. Ces portions n'ont donc pas été incluses dans les analyses et remplacées par des données manquantes puisqu'il n'était pas possible de savoir si l'inversion avait eu lieu avant ou après les mutations observées. Certains segments des loci ITS et ETS sont trop polymorphes et traduisent potentiellement des substitutions multiples, qui peuvent avoir une répercussion sur les phylogénies reconstruites.

Pour améliorer la qualité des analyses phylogénétiques basées sur ces matrices, toutes les régions ambiguës ont été éliminées des matrices d'alignements à l'aide du logiciel BMGE (Criscuolo & Gribaldo, 2010). La méthode implémentée calcule l'estimation de l'entropie globale d'un alignement et de celle de chaque position de base. Lorsque la valeur entropique d'un site est trop élevée, la position est éliminée de l'alignement. Sont ainsi concernés, les régions indel et les portions de sites trop polymorphes. Malgré l'analyse des alignements à l'aide du logiciel BMGE, certaines régions ambiguës ont persisté au sein des matrices, notamment les régions poly A/T et poly G/C de *rps16* et *trnT-F*. Par conséquent elles ont été supprimées manuellement. Les alignements d'ADN ainsi générés ont été utilisés dans des analyses de reconstruction phylogénétique, établissant de fait les relations de parenté entre les espèces de l'échantillonnage.

## **8. Reconstructions phylogénétiques**

Les différentes méthodes de reconstruction phylogénétique décrites ci-dessous, ont été appliquées pour chacun des cinq jeux de données de l'étude (« Palicoureeae », « Psy-Pal », « Pacifique Clade », « Rubioideae », « clade NC2 »), dont les caractéristiques et le paramétrage sont fournis en annexe 2.

### **8.1. Principes de base**

Trois grandes méthodes de reconstruction phylogénétique sont disponibles à l'heure actuelle. Elles ont été largement employées dans le cadre de ces travaux, afin de comparer la concordance de leurs résultats : le Maximum de Parcimonie (MP), qui fait partie de la catégorie des analyses cladistiques, le Maximum de Vraisemblance (ML) et l'Inférence Bayésienne (IB), les deux dernières relevant d'analyses probabilistes. Dans les trois cas, les positions de bases polymorphes, qui traduisent des changements évolutifs au cours du temps (les mutations), sont repérées sur l'ensemble des alignements étudiés. Ces analyses permettent d'établir pour chaque paire de taxons quels sont les nucléotides identiques et ceux qui diffèrent. Le partage d'un même caractère (p.ex. d'une même mutation) peut être dérivé d'un ancêtre commun (« homologie vraie ») ou au contraire issu d'évènements indépendants (« homologie fausse » ou encore homoplasie). L'intérêt de ces méthodes réside dans la puissance de calculs qui permet de tester le placement de chaque espèce par rapport aux autres grâce à la prise en compte de ces sites polymorphes. L'arbre qui maximise un critère général d'optimisation est reconstruit. Il permet à posteriori de faire le tri entre les homologies « vraies » et « fausses ». Outre l'établissement des relations de parenté, ces méthodes permettent également d'avoir accès à des taux d'évolution pour chaque branche de l'arbre phylogénétique obtenu (c.-à-d. les longueurs de branches traduisant des taux de mutations) qui seront utilisés par la suite dans d'autres catégories d'analyses (cf. infra). Elles diffèrent

toutefois de par leurs postulats de base, leurs critères d'optimisation, leurs modes exploratoires dans l'espace des arbres possibles, et l'évaluation de la solidité des nœuds des arbres reconstruits.

## **8.2. Recherche d'incongruences**

Souvent le degré de résolution d'analyses phylogénétiques basées sur un unique locus d'ADN n'est pas suffisant pour résoudre l'ensemble des relations de parenté avec des supports statistiques de nœuds robustes. Pour pallier à ce problème, des analyses combinant plusieurs loci d'ADN sont couramment effectuées. Une première phase d'analyses dites simple-gène doit être menée afin d'obtenir une topologie phylogénétique pour chaque locus. Ces topologies sont confrontées pour repérer d'éventuelles incongruences soutenues, notamment entre les loci chloroplastiques et nucléaires. Dans une telle situation, il n'est alors pas possible de combiner tous les loci d'ADN. Dans le cas où les incongruences sont absentes, ou non soutenues, la combinaison des loci est autorisée. Dans cette étude, après vérification de l'absence d'incongruences soutenues statistiquement entre les analyses simple-gène, des analyses combinant tous les loci d'ADN étudiés ont été lancées, suivant les trois méthodes de reconstruction phylogénétique précédemment citées.

## **8.3. Analyses de Parcimonie**

Dans l'approche par MP (Hennig, 1966), le critère d'optimisation est celui de minimiser le nombre de changements évolutifs et le nombre d'homoplasies trouvés dans l'alignement considéré (Douzery et al., 2010). Une première optimisation consiste, pour chaque site polymorphe, à déterminer quelle est la topologie qui implique le plus petit nombre de changements d'états de caractères. Cette optimisation est réitérée pour chaque caractère polymorphe de l'alignement et permet d'aboutir à une topologie phylogénétique. Une seconde

optimisation visera à choisir parmi tous les arbres reconstruits de la manière précédente, celui qui présente le moins de changements évolutifs (c.-à-d. nombre de pas ; Douzery et al., 2010). Comme pour toutes les méthodes de reconstruction phylogénétique, il n'est pas possible en MP d'explorer tous les arbres possibles construits à partir d'un même jeu de données (exploration exhaustive), compte tenu des limitations imposées par la taille et le temps des calculs. Le mode exploratoire en MP se fait selon une recherche dite heuristique qui est une approximation, ne garantissant pas nécessairement la découverte de l'arbre le plus parcimonieux. Différents algorithmes de réarrangement de branches, explorant de manière plus ou moins vaste l'espace des arbres possibles, sont disponibles. Le but final est de trouver un compromis entre un champ exploratoire le plus vaste possible, et des temps de calculs acceptables. Dans le cas où plusieurs arbres de même longueur ont été trouvés, un consensus des topologies doit être effectué par leur concaténation. L'évaluation des supports de branches est donnée via la méthode du bootstrap (Felsenstein, 1985), qui consiste à ré-échantillonner les caractères de départ et à reconstruire un nouvel arbre pour voir dans quelle mesure ce dernier est proche de l'arbre initialement proposé (Douzery et al., 2010). Cette opération est répétée selon un nombre de réplicats donné et les arbres obtenus sont à nouveau concaténés sous la forme d'un consensus. La fréquence à laquelle apparaît chaque nœud dans ces arbres correspond à la valeur du bootstrap. Un clade obtenu pour un bootstrap (BS) supérieur ou égal à 80 % (Douzery et al., 2010) a été considéré comme soutenu, et ayant une forte probabilité d'exister. Pour cette étude, les analyses en MP ont été réalisées à l'aide du logiciel PAUP\* (Swofford, 1998). Leur paramétrage a été variable d'un jeu de données à l'autre et a dépendu généralement du compromis entre un vaste mode exploratoire et des temps de calculs raisonnables (p.ex. paramétrage du nombre d'arbres retenus, option Multrees, etc...). L'algorithme de la recherche heuristique a toutefois été systématiquement choisi en mode

« tree-bisection-reconnection », avec un nombre de réplicats supérieur à 1000. Les arbres consensus ont été obtenus suivant une loi de « majority-rule » à 50 %.

#### **8.4. Calcul des modèles d'évolution et analyses probabilistes**

Le scénario sous-jacent du MP est celui d'une histoire évolutive qui serait la moins coûteuse en évènements mutationnels. Concrètement, la plupart des auteurs s'accordent sur le fait que ce modèle est dans la majorité des cas inapproprié (Darlu & Tassy, 1993 ; Posada & Crandall, 2001), et que l'évolution d'une région d'ADN est plus complexe que ce simple postulat. Des méthodes d'estimation de modèles d'évolution de gène ont été par conséquent élaborées et tiennent compte, entre autre, de la proportion en bases azotées, des taux de transversions et de transitions, de la proportion des sites invariants, et de la loi de distribution des sites hétérogènes en termes de vitesse d'évolution (Posada & Crandall, 1998, 2001). Dans cette étude, le logiciel jmodeltest (Posada, 2008) a été utilisé afin de rechercher le modèle d'évolution qui concorde le mieux avec le jeu de données fourni pour chaque locus d'ADN. Le critère de sélection du modèle final est celui d'Akaike (Akaike, 1973). Le modèle de chaque locus d'ADN a été ensuite utilisé afin de paramétrer les analyses phylogénétiques probabilistes.

##### **8.4.1. Analyses en Maximum de Vraisemblance**

Les analyses en ML consistent à rechercher dans l'espace des arbres possibles celui qui maximise la probabilité d'observer le jeu de données (en l'occurrence, l'alignement d'ADN et son modèle d'évolution) sachant l'arbre considéré ; probabilité autrement appelée la vraisemblance. Le mode exploratoire se fait comme dans le cas du MP, selon une recherche heuristique. Un seul arbre est découvert, et correspond à un maximum de vraisemblance local.

Le mode exploratoire de type heuristique ne garantit pas qu'il s'agisse du meilleur arbre possible, qui peut, dans ce cas, correspondre à un autre maximum de vraisemblance local (Douzery et al., 2010). L'évaluation des supports des nœuds est également effectuée selon la technique du bootstrap. Comme dans le cas du MP, un clade obtenu pour un bootstrap (BS) supérieur ou égal à 80 % (Douzery et al., 2010) a été considéré comme soutenu, et ayant une forte probabilité d'exister. Dans cette étude, les analyses de ML et d'évaluation des supports de branches ont été conduites à l'aide du logiciel Seaview (Galtier et al., 1993) et de l'interface internet de RaxML (Stamatakis, 2006). Le modèle d'évolution a été paramétré en début d'analyse et le nombre de réplicats du bootstrap généralement fixé pour une valeur supérieure à 1000.

#### **8.4.2. Analyses en Inférence Bayésienne**

Le postulat de base de la seconde méthode probabiliste, l'IB, est fondé sur le théorème de Bayes (Huelsenbeck & Ronquist, 2001). La recherche consiste à décrire la distribution d'une probabilité sur l'espace des arbres possibles. Pour chaque arbre donné, sa probabilité d'existence sachant le jeu de données (c.-à-d. l'alignement de séquences d'ADN et le modèle d'évolution) est calculée, autrement appelée probabilité à posteriori. Cette probabilité est proportionnelle au produit de la probabilité à priori de l'arbre (c'est-à-dire celle spécifiée avant toute observation des données) par sa vraisemblance (Douzery et al., 2010). Cette méthode va donc rechercher l'arbre optimal par l'optimisation de la vraisemblance, mais contrairement au ML en tenant compte de l'incertitude autour de cet optimum découvert. Lorsque cette incertitude s'avère élevée, il faut alors étendre le mode exploratoire à l'aide d'une méthode d'échantillonnage d'arbres selon un processus de Monte-Carlo, qui implique l'utilisation de chaînes de Markov-Metropolis. Ce processus permet d'opérer une marche non aléatoire dans l'espace des arbres possibles selon une règle de décision fixée par l'utilisateur.

L'objectif est de découvrir les arbres dont les probabilités à posteriori sont les plus élevées et qui dominent l'ensemble de leurs distributions respectives (Douzery et al., 2010). La robustesse des analyses est directement donnée par cette méthode d'échantillonnage qui établit alors un consensus sur tous les arbres optimum découverts, et évalue la fréquence à laquelle apparaît chaque nœud dans ces arbres. Un clade obtenu pour une probabilité de nœud à posteriori (PP) supérieure ou égale à 0,95 a été considéré comme soutenu, et ayant une forte probabilité d'exister. Dans cette étude, les analyses ont été générées à l'aide du logiciel MrBayes (Ronquist & Huelsenbeck, 2003). Pour chacune d'elles, le jeu de données a été divisé en partitions. Chaque partition correspond à une région précise de l'ADN, autorisée à avoir ses propres paramètres estimés durant l'analyse, après avoir configuré son modèle d'évolution (Ronquist & Huelsenbeck, 2003 ; Nylander et al., 2004). La marche aléatoire a été effectuée par l'utilisation de quatre chaînes de Markov-Metropolis, pour une température de 0,2 et un arbre échantillonné toutes les 1000 générations. Le nombre de réitérations a généralement dépassé les 20 millions de générations. Les analyses ont été répétées au moins deux fois afin de vérifier la reproductibilité des résultats (c.-à-d. convergence). L'arbre initial des recherches a été tiré aléatoirement dans l'espace des arbres possibles. Afin de savoir si l'échantillonnage de la marche aléatoire était suffisant pour l'estimation de l'ensemble des paramètres de chaque analyse, l'indicateur « effective sampling size » (ESS) a été visualisé dans le logiciel Tracer (Rambaut & Drummond, 2009), et considéré comme suffisamment élevé lorsqu'il dépassait la valeur de 200. Selon l'utilisation postérieure des résultats de ces analyses, les arbres retenus ont été concaténés sous forme d'un arbre consensus à moitié (« half-compatible », suivant une loi de majority-rule à 50 %, où les clades ayant une PP < 0,5 sont placés comme irrésolus), ou entièrement compatible (« all-compatible », entièrement résolu), après une élimination manuelle des arbres de début d'analyses (c.-à-d. la phase de « burnin ») qui ne correspondent généralement pas à des optimums locaux. Compte tenu des temps de calculs longs, les analyses en IB ont été lancées sur

trois regroupements d'ordinateurs (clusters) : au laboratoire LOCEAN de l'IRD à Nouméa, au Jodrell Laboratory de Kew Gardens, et sur le portail internet de l'Université d'Oslo (<http://www.biportal.uio.no/>).

### **8.5. Tests d'hypothèses et comparaison de phylogénies alternatives**

Des tests d'hypothèses ont été lancés afin de comparer des topologies différentes obtenues pour un même jeu de données. Il s'agit de comparer, via le calcul des vraisemblances, la topologie issue d'une analyse non contrainte à des topologies alternatives pour lesquelles des contraintes différentes ont été imposées au niveau d'un ou plusieurs nœuds. Cette approche permet de sélectionner la topologie qui présente la valeur de la vraisemblance la plus élevée, sous condition que ces tests de comparaison soient significatifs. En cas de significativité, il est alors possible de discuter de l'existence d'un nœud d'intérêt, par exemple impliquant le placement ambigu d'une espèce-type.

La comparaison statistique de topologies consensus contraintes et non contraintes a été faite selon l'application du test de Shimodaira-Hasegawa (test SH, Shimodaira & Hasegawa, 1999). Ces topologies ont été au préalable établies lors d'analyses en IB, puis injectées dans PAUP\* (Swofford, 1998). Pour chaque réplicat du test SH, les vraisemblances des topologies à comparer ont été calculées en utilisant un unique modèle d'évolution (évalué sous jmodeltest) pour l'ensemble du jeu de données, les partitions n'étant pas autorisées. Le test a été réitéré pour un nombre donné de réplicats selon une méthode d'échantillonnage de type bootstrap.



## **9. Datation moléculaire**

### **9.1. Principes de base**

L'objectif des datations moléculaires est de corrélérer des temps de divergence avec des distances génétiques par l'utilisation d'une reconstruction phylogénétique (Douzery et al., 2006), permettant d'établir simultanément les relations de parenté entre les lignées étudiées. Les calculs se basent sur les longueurs de branches (nombres de substitutions) et l'incorporation de modèles d'évolution ainsi que d'une composante temporelle. Les arbres obtenus sont fonction du temps, donc rendus ultramétriques (les chronogrammes). Chaque lignée de l'arbre est caractérisée par l'âge de sa racine (âge d'apparition) et l'âge de sa couronne (âge de la première divergence entre les lignées filles = âge de la radiation).

### **9.2. Loci d'ADN et échantillonnage taxonomique**

Dans le cadre d'analyses de datation moléculaire, il est préférable d'inclure plusieurs régions d'ADN plutôt que de baser l'estimation des temps de divergence et des taux d'évolution sur un seul gène (Renner, 2005), afin d'éviter de ne considérer que la vitesse d'évolution du locus d'ADN choisi, au détriment de celle des espèces étudiées. Par conséquent, tous les loci d'ADN ont été combinés et utilisés pour les analyses de datation du genre *Psychotria* s.l. En outre, l'échantillonnage taxonomique doit être aussi vaste que possible. L'idéal est d'inclure toutes les lignées majeures du groupe étudié afin de pouvoir obtenir une meilleure estimation des longueurs de branches, et par conséquent une meilleure estimation des taux d'évolution et des âges (Sauquet et al., 2012). Cet échantillonnage dépend des points de calibration de l'étude (cf. paragraphe 9.3). La précision des analyses sera d'autant plus grande que les nombres de lignées intermédiaires entre le groupe étudié et les points de calibration seront grands (échantillonnage équilibré). Dans le cas du genre *Psychotria*, toutes les lignées appartenant à la sous-famille des Rubioideae ont été incorporées

dans l'échantillonnage (cf. paragraphe 9.3), et représentées par au moins une espèce afin de satisfaire les deux conditions précédentes.

### **9.3. Les points de calibration internes**

Les points de calibration (paléontologiques ou géologiques) sont utilisés afin de convertir les distances moléculaires en âges réels. Une calibration fossile doit être datée de façon précise et identifiée avec certitude afin d'être placée convenablement sur un nœud de l'arbre (Hug & Roger, 2007). Dans cette étude, une calibration de type paléontologique (autrement dit appartenant au registre fossile) a été adoptée afin d'éviter des risques de raisonnement circulaire liés aux calibrations géologiques (événements géologiques ; Renner, 2005). Les valeurs qui ont été assignées aux nœuds correspondent aux limites temporelles des ères géologiques auxquelles ces calibrations appartiennent, et déterminées par les derniers travaux du groupe d'étude Geological Time Scale (Gradstein & Ogg, 2004 ; Walker & Geissman, 2009).

Il est également conseillé d'utiliser plusieurs points de calibration plutôt qu'un seul afin d'augmenter la précision des estimations (Renner, 2005 ; Sauquet et al., 2012). Il s'agit d'un compromis entre une approche multi-fossiles et l'incorporation de fossiles douteux qui impliquent des hypothèses initiales fausses (Near et al., 2005 ; Parham et al., 2012). Dans le cas des *Psychotria* s.l., l'approche fossile-unique a été adoptée. Le registre fossile des Rubiaceae comporte un grand nombre de spécimens selon une étude récente (Graham, 2009). Toutefois seulement quatre d'entre eux sont fiables en ce qui concerne leurs identifications et leurs datations respectives (Antonelli et al., 2009 ; Bremer & Eriksson, 2009 ; Smedmark et al., 2010 ; Manns et al., 2012). Parmi eux, un seul fait partie de la sous-famille des Rubioideae (pollen appartenant au genre *Faramea* Aubl., trouvé à Panama et daté de l'Eocène Supérieur ; Graham, 1985). Il constitue l'unique fossile fiable pouvant être inclus dans cette étude.

De nombreuses controverses actuelles concernent le placement de ces calibrations dans les arbres phylogénétiques et les erreurs qu'elles induisent (p.ex. Forest et al., 2005 ; Sauquet et al., 2012). Les calibrations peuvent être placées à la racine ou à la couronne de la lignée d'assignement, uniquement à l'intérieur du groupe interne, uniquement à l'intérieur du groupe externe, ou à l'intérieur des deux à la fois. Le fossile de cette étude a été positionné à la couronne du genre *Faramea* afin d'éviter une sous-estimation des âges de divergence comme préconisé par Smedmark et al. (2010).

#### **9.4. Calibration de la racine**

La racine basale de l'arbre phylogénétique doit être calibrée afin d'éviter des valeurs non réalistes des estimations des temps de divergence (Sanders & Lee, 2007). Le cas idéal est d'y attribuer l'âge d'un fossile fiable. Généralement, ce sont des estimations de l'âge de la première divergence basale de l'arbre considéré, établies dans des études antérieures, qui sont utilisées. Encore une fois, il est préférable d'assigner un intervalle d'âge à la racine pour prendre en compte l'incertitude de la datation de référence. Pour le genre *Psychotria* s.l., l'âge de la racine de l'arbre correspond au temps de divergence entre une tribu basale de Rubioideae (les Coussareeae) et son groupe-frère qui inclut le genre *Psychotria* (estimé par Bremer & Eriksson, 2009).

#### **9.5. Cas particulier des points secondaires de calibration et l'approche en deux étapes**

L'usage des points secondaires de calibration a été largement critiqué, car une telle approche peut conduire à une sous-estimation des temps de divergence (Sauquet et al., 2012) et au cumul de la marge d'erreur estimée (Renner, 2005). Toutefois en l'absence d'autres

fossiles fiables, il s'agit du seul moyen d'avoir accès aux temps de divergence (Hedges & Kumar, 2004 ; Ho, 2007). Dans cette étude, une approche en deux étapes a été adoptée, telle que recommandée dans une situation où peu de fossiles sont disponibles (Renner, 2005). Dans la première étape, deux points de calibrations ont été utilisés : l'âge de la racine de l'arbre et le fossile de *Faramaea*. L'échantillonnage taxonomique des Rubioideae, permettant l'incorporation du fossile, est complet, contrairement à celui du groupe interne qui est élagué. Les loci d'ADN utilisés dans cette étape sont uniquement de nature chloroplastique (*ndhF*, *trnT-F* et *rps16* ; cf. annexe 2), ce qui a permis d'établir les relations phylogénétiques pour des taxons éloignés sans faire de fausses hypothèses d'homologie par l'analyse de régions trop polymorphes (tels ITS et ETS). Dans la seconde étape, un unique point secondaire de calibration est placé à la racine et correspond à l'âge de la divergence considérée, estimé dans la première étape. L'échantillonnage des Rubioideae est alors réduit et celui du groupe interne complet. Ce nouvel échantillonnage a permis d'incorporer des loci d'ADN plus polymorphes (ITS, ETS, *trnH-psbA* et *nspGS* ; non disponibles sur GenBank pour les Rubioideae), afin de pouvoir établir des relations de parenté entre espèces proches, ainsi que de minimiser l'impact des données manquantes du groupe externe.

#### **9.6. Les modèles de variation des taux d'évolution**

Pour établir une datation moléculaire, il est conseillé de prendre en compte l'existence d'une hétérogénéité au cours du temps des taux d'évolution le long des branches de l'arbre reconstruit (Douzery et al., 2006). En effet, l'hypothèse de l'horloge moléculaire, ou horloge globale (c.-à-d. un taux d'évolution constant au cours du temps depuis la racine jusqu'aux taxons terminaux), est généralement rejetée (Yoder & Yang, 2000). Il s'agit donc de trouver le modèle de variation des taux d'évolution (horloge relâchée ou horloge assouplie) via différentes méthodes de calculs, qui décriront au mieux l'évolution de ces taux. Différentes

approches ont ainsi été développées depuis une quarantaine d'années (Rutschmann, 2006). L'horloge moléculaire globale suppose un taux d'évolution constant et est établie à l'aide de la méthode des distances (Douzery et al., 2006). Par exemple, l'approche établie sous le logiciel r8s (Sanderson, 1997, 2002) permet de complexifier les modèles de variation des taux, en utilisant des méthodes de maximum de vraisemblance, semi-paramétriques et non paramétriques. L'horloge peut être relâchée à l'aide d'un lissage des paramètres, et via l'usage de pénalités portées sur les vraisemblances, évitant ainsi une variation trop importante des taux d'évolution à travers l'arbre phylogénétique (Sanderson, 2002). Toutefois, dans ces méthodes, l'incertitude des paramètres n'est pas évaluée, bien que des études récentes aient produit des datations en se basant non plus sur un unique arbre, mais sur plusieurs (Buerki et al., 2011 ; Buerki et al., 2012a). Une dernière approche probabiliste, basée sur le théorème de Bayes, a été développée (Thorne et al., 1998 ; Kishino et al., 2001) et implémentée, entre autre, sous le logiciel BEAST (Drummond & Rambaut, 2007). Elle permet de tenir compte de cette incertitude et de produire de meilleures estimations des paramètres, notamment des taux d'évolution et des temps de divergence (Renner, 2005 ; Smedmark et al., 2010). C'est cette dernière approche qui a été retenue pour les analyses de datation de cette étude.

### **9.7. Datation moléculaire par Inférence Bayésienne**

Dans cette catégorie de datation, le postulat de base, le critère d'optimisation, la marche aléatoire et l'évaluation des supports de branches sont les mêmes que pour une reconstruction phylogénétique en IB. Il s'agit de définir, dans un premier temps, des probabilités à priori ainsi que leurs lois de distribution respectives. Les probabilités et leurs marges d'incertitudes, estimées tout au long des analyses, correspondent aux probabilités à posteriori. Les probabilités à priori sont définies par l'assignation de contraintes imposées sur certains nœuds, l'âge des points de calibration, le modèle de l'horloge locale (modèle de

variation des taux dévolution), le modèle de spéciation et le modèle d'évolution de chaque région d'ADN. Dans cette étude, les probabilités à priori ont été définies sous l'interface BEAUti (Drummond & Rambaut, 2007), et suivant le paramétrage qui suit. Une horloge relâchée et non corrélée a été utilisée suivant une loi de distribution lognormal afin d'autoriser des variations indépendantes des taux d'évolution à travers les branches des arbres. Le taux de spéciation par lignée a été assumé constant à travers le temps suivant un processus de Yule (spéciation constante et extinction nulle, cf. paragraphe 10.5.1 ; Yule, 1924). Les calibrations paléontologiques ont suivi une loi de distribution lognormal, et les calibrations de la racine, une loi uniforme. Les modèles d'évolution des loci d'ADN ont été encore une fois évalués sous jmodeltest. Les analyses ont été ensuite générées plusieurs fois sous BEAST (Drummond & Rambaut, 2007). Après vérification d'une bonne convergence des analyses à l'aide du logiciel Tracer et après une phase de « burnin », tous les arbres correspondant à des optimums locaux ont été concaténés sous forme d'un arbre, appelé « maximum clade credibility » à l'aide de l'interface Treannotator (Drummond & Rambaut, 2007). L'arbre obtenu est l'équivalent d'un consensus « all-compatible », qui présente pour chaque nœud un support (probabilité à posteriori), un âge médian et son intervalle de confiance (le 95 % High Probability Density, HPD).

## **10. Analyses de diversification**

### **10.1. Principes de base**

L'évolution d'un groupe de plantes n'est généralement pas le résultat d'un simple hasard (Slowinsky & Guyer, 1993). Certaines diversifications ont en effet été guidées par des facteurs extrinsèques et intrinsèques au groupe considéré (Slowinsky & Guyer, 1993 ; Barraclough et al., 1998). Ces facteurs peuvent être des adaptations morphologiques,

physiologiques ou biologiques particulières (p.ex. les innovations clés ; Hunter, 1998) conférant au groupe un avantage sélectif certain leur permettant d'être plus compétitif localement que d'autres lignées de plantes, ou d'occuper de nouvelles niches écologiques. Dans d'autres cas, ce sont des changements environnementaux brusques ou progressifs (événements climatiques ou géologiques) qui vont guider cette évolution (Antonelli et al., 2009 ; Antonelli & Sanmartin, 2011 ; Buerki et al., 2012a). La richesse spécifique actuelle observée d'une lignée de plantes n'est ainsi que le reflet des événements évolutifs auxquels elle a été soumise par le passé. Cette richesse a pu évoluer au cours du temps selon des vitesses et rythmes différents. Certains groupes sont ainsi aujourd'hui en « fin de parcours de diversification » (lignées reliques, en cours d'extinction), d'autres sont en pleine phase de diversification (radiations explosives), d'autres enfin sont dans une phase d'équilibre. Une diversification correspond au résultat de l'action conjointe de deux paramètres, la spéciation (c.-à-d. la formation d'espèces nouvelles) et l'extinction (c.-à-d. la disparition d'espèces ; Nee et al., 1994a ; Pybus & Harvey, 2000).

L'étude de la diversification d'une lignée de plantes monophylétique permet d'évaluer au cours du temps comment l'évolution au sein du clade s'est déroulée. Les vitesses et rythmes d'évolution du groupe sont actuellement estimés selon un large panel de méthodes, développées depuis une dizaine d'années et généralement lancées sous le logiciel R (p.ex. Paradis et al., 2004 ; Rabosky, 2006a ; Fitzjohn et al., 2009 ; Fitzjohn, 2010 ; Kembel et al., 2010 ; Goldberg et al., 2011). Ces méthodes se basent sur une information temporelle contenue dans les longueurs de branches (Barraclough et al., 1998), obtenues soit lors d'analyses simples de phylogénie (c.-à-d. taux de mutation), soit à l'occasion d'analyses de datation moléculaire (différence entre les âges de la racine et de la couronne de chaque nœud de l'arbre daté). Elles permettent, dans un premier temps, l'estimation des taux de diversification de chaque nœud interne de la lignée considérée, et également l'évaluation des

fractions respectives de la spéciation et de l'extinction (taux de diversification = taux de spéciation – taux d'extinction ; Nee et al., 1994a), dans le cas d'une diversification constante au cours du temps. Elles permettent, dans un second temps, de déceler d'éventuelles variations et changements brusques temporels de ces taux, ainsi que de trouver le modèle de processus évolutifs (c.-à-d. modèle de diversification) qui coïncide le mieux avec le groupe étudié. Enfin, dans un troisième temps, les résultats précédents sont confrontés aux caractéristiques (biologiques, morphologiques et écologiques) de la lignée ainsi qu'aux caractéristiques environnementales de son milieu de vie (actuelles et passées) afin d'identifier les potentiels facteurs biotiques et / ou abiotiques ayant participé à son évolution.

## **10.2. Stratégie d'échantillonnage**

Les analyses de diversification sont sensibles à la taille de l'échantillonnage (Pybus & Harvey, 2000 ; Höhna et al., 2001 ; Barraclough & Vogler, 2002 ; Stadler, 2011b). La lignée étudiée doit dans la mesure du possible être échantillonnée dans son intégralité afin d'obtenir une estimation précise des taux. Compte tenu de l'existence possible d'espèces intermédiaires actuellement éteintes (et donc non visibles) au cours de l'évolution du groupe, un premier biais est incorporé à l'estimation des taux de diversification (Magallón & Sanderson, 2001). Si en outre des espèces actuelles ne sont pas incluses dans l'échantillonnage, un second biais s'y ajoute, augmentant ainsi les marges d'erreur (Nee, 2001). Enfin un échantillonnage non-équilibré, c'est-à-dire dans lequel les espèces manquantes ne sont pas réparties de façon aléatoire tout au long de la phylogénie du groupe d'étude, peut également avoir un impact important (Cusimano et al., 2012). Des méthodes récentes permettent d'estimer ces marges d'erreur et leurs répercussions sur l'estimation des taux de diversification par des simulations, et parfois de contourner les biais rencontrés (Höhna et al., 2001 ; Stadler, 2011b, a ; Cusimano et al., 2012). Il est communément accordé un certain degré de confiance pour des analyses



dont moins de 20 % des espèces manquent à l'échantillonnage (Cusimano & Renner, 2010). Dans le cadre de cette étude, les analyses de diversification ont été seulement lancées pour les lignées néo-calédoniennes, compte tenu des biais liés à un échantillonnage encore trop limité dans la région Indo-Pacifique. Dans un premier temps, elles ont permis de caractériser chaque lignée monophylétique majeure du territoire (cf. chapitre III), puis dans un second temps, elles ont porté plus spécifiquement sur un groupe néo-calédonien particulièrement riche en termes de nombre d'espèces (cf. chapitre IV). Dans ce dernier cas, seulement 9 % de ses espèces n'ont pas pu être incorporés dans les analyses de diversification (cf. paragraphe 4.1).

### **10.3. Elaboration de diagrammes « Lineages Through Time »**

Dans cette étude, les analyses de diversification ont été entreprises à partir des chronogrammes (entièrement résolus, c.-à-d. « all-compatibles ») obtenus sous le logiciel BEAST, après avoir au préalable éliminé les espèces constituant le groupe externe. Un diagramme dit « Lineages Through Time » (= lignées à travers le temps, LTT) a été construit à partir de l'arbre daté de la lignée la plus riche des *Psychotria* néo-calédoniens (cf. chapitre IV). Chaque nœud de l'arbre correspond à au moins un événement de spéciation (c.-à-d. division d'une espèce hypothétique ancestrale en deux espèces sœurs). Celui-ci est positionné sur un graphique en fonction du temps, lequel permet alors de visualiser l'accumulation du nombre d'espèces depuis l'origine de la lignée considérée jusqu'à l'époque actuelle. Les inflexions de cette courbe permettent de repérer des variations de la richesse spécifique et d'éventuelles phases d'accélération, ralentissement, ou d'équilibre de diversification. Toutefois, l'interprétation de ces courbes reste délicate, car dans certains cas une même signature du diagramme LTT peut correspondre à deux histoires évolutives différentes (Nee et al., 1994b ; Rabosky, 2006b, 2008 ; Crisp & Cook, 2009 ; Cusimano & Renner, 2010 ;

Antonelli & Sanmartin, 2011). Il devient alors nécessaire de coupler ces observations avec des calculs plus élaborés des taux de diversification.

#### **10.4. Calculs des taux de diversification nets par lignée dans le cadre d'une approche conservative**

Le calcul des taux de diversification nets peut être obtenu de différentes manières, telles que proposées par Linder (2008) ou Magallón & Sanderson (2001). C'est cette dernière approche qui a été adoptée dans cette étude car largement utilisée dans de nombreux travaux récents sur la diversification des plantes (p.ex. Sauquet et al., 2009 ; Antonelli & Sanmartin, 2011 ; Espeland & Muriene, 2011 ; Drummond et al., 2012), et disponible dans la plupart des packages R (Medusa, Geiger, Laser, Diversitree,...). Les taux de diversification ( $R_c$ ) ont été évalués sous Laser (Rabosky, 2006a), à partir de l'âge de la couronne ( $T_c$ ) des nœuds d'intérêts (c.-à-d. les clades d'intérêt de l'arbre considéré) et de leurs richesses spécifiques ( $N$ ) selon l'équation 7 de Magallón & Sanderson (2001).

$$R_c = \frac{1}{T_c} \left\{ \ln \left[ \frac{1}{2} N(1 - \varepsilon^2) + 2\varepsilon + \frac{1}{2} (1 - \varepsilon) \sqrt{N(N\varepsilon^2 - 8\varepsilon + 2N\varepsilon + N)} \right] - \ln(2) \right\}$$

Généralement les taux d'extinction (notés  $\varepsilon$ ) ne peuvent pas être calculés en l'absence de données fossiles, et dans le cas où les taux de diversification ont varié à l'intérieur des lignées étudiées (Rabosky, 2010). Par conséquent, les taux de diversification ont d'abord été évalués pour un taux d'extinction nul (correspondant dans ce cas là aux taux de spéciation), puis pour un taux élevé de 0,9. Les marges d'incertitude de ces taux ont été estimées en effectuant les mêmes calculs, appliqués à l'intervalle de confiance à 95 % de  $T_c$  (95 % HPD), sous le package Geiger (Harmon et al., 2008). Les valeurs obtenues ont ainsi permis, dans une approche conservative, d'établir des comparaisons entre clades, d'identifier ceux qui évoluent

rapidement et ceux lentement, ainsi que de mettre en évidence des dynamiques évolutives inégales.

### **10.5. Evaluation des modèles de diversification**

Plusieurs modèles de diversification (décrivant les variations des taux) sont disponibles et ont pu être largement décrits depuis le développement des méthodes d'analyses de diversification. Ces modèles, dérivant des modèles simples « Pure-Birth » et « Birth-Death » (Yule, 1924 ; Kendall, 1948), permettent de répondre aux questions suivantes :

✓ Les taux de spéciation et d'extinction sont-ils constants au cours du temps (modèle « Birth-Death » ? Si oui, l'extinction peut-elle être considérée comme négligeable (c.-à-d. nulle, modèle « Pure-Birth ») ?

✓ Observe-t-on une augmentation ou une décroissance des taux de diversification (p.ex. modèles densité-dépendants DDL et DDX ; Rabosky & Lovette, 2008 ; Espeland & Muriene, 2011) ?

✓ Existe-t-il des variations temporelles brusques de ces taux ? Si oui de quelle magnitude et combien de fois au cours du temps (p.ex. modèles « Yule-N-rates » présentant N taux de diversification et donc N-1 changements temporels ; Drummond et al., 2012) ?

L'objectif de cette partie de l'étude a été de tester ces différents modèles afin de rechercher celui qui correspondait le mieux au jeu de données considéré, grâce à l'application de tests statistiques tels que la statistique  $\gamma$  de Pybus & Harvey (2000) ou encore le  $\Delta AIC_{cr}$  de (Rabosky, 2006a), valables pour un échantillonnage équilibré (Cusimano et al., 2012). Pour ce faire, toutes les analyses ont été effectuées sous le package Laser dans le logiciel R (Rabosky, 2006a).

### 10.5.1. Application de la statistique $\gamma$

La statistique  $\gamma$  (le test CR de Pybus & Harvey, 2000) permet de tester l'hypothèse nulle d'un taux de diversification constant au cours du temps dans une lignée considérée. Cette hypothèse est rejetée lorsque la valeur de  $\gamma$  est inférieure à -1.645 (Pybus & Harvey, 2000). Il convient alors dans une telle situation de tester d'autres modèles de diversification plus complexes. De plus, considérant les biais liés à un échantillonnage incomplet, ces mêmes auteurs ont développé une seconde méthode qui tient compte du nombre d'espèces manquantes, afin d'obtenir la loi de distribution de  $\gamma$  sous l'hypothèse nulle suivant des simulations dites de Monte-Carlo (le test MCCR). Dans la présente étude, ces simulations ont été lancées pour 5000 réplicats, en injectant le nombre d'espèces manquantes à l'échantillonnage.

### 10.5.2. Application du $\Delta AIC_{CR}$

Dans le cas d'un rejet statistique du test précédant, plusieurs modèles à taux variables ont été testés dans cette étude, et ce à l'aide du test  $\Delta AIC_{CR}$  de Rabosky (2006a), qui utilise un critère de sélection de Akaike (Akaike, 1973) basé sur le calcul des vraisemblances de chacun de ces modèles (Rabosky, 2006b) :

$$AIC = -2\ln(L) + 2p$$

où  $L$  correspond à la vraisemblance du modèle investigué, et  $p$  son nombre de paramètres libres.

Le modèle à taux variables ayant le plus petit score AIC (et donc la plus grande vraisemblance) est confronté au modèle à taux constants présentant également le plus petit

AIC. La statistique est calculée à l'aide de la différence entre les deux scores précédents (Rabosky, 2006a, b) :

$$\Delta AIC_{rc} = AIC_{rc} - AIC_{rv}$$

où  $AIC_{rc}$  correspond au score AIC du modèle à taux constants, et  $AIC_{rv}$  à celui du modèle à taux variables.

Si cette différence est positive, le modèle le plus approprié, et correspondant le mieux au jeu de données, est celui à taux variables. Il a été montré que ce test était sujet à une erreur de type I élevée lorsque le nombre de modèles à taux variables testés augmentait (Rabosky, 2006b). Les résultats sont donc à interpréter avec précaution. Comme dans le cas de la statistique  $\gamma$ , la loi de distribution de  $\Delta AIC_{rc}$  sous l'hypothèse nulle a été générée à partir de 5000 phylogénies simulées, ayant le même nombre de taxons que celle étudiée afin de voir si la valeur de  $\Delta AIC_{rc}$  était significativement différente d'une situation où les deux modèles (à taux constants et à taux variables) seraient similaires (Rabosky, 2006a, b). Au final l'ensemble de ces tests ont permis de déterminer le modèle de diversification convenant le mieux au jeu de données, et de repérer d'éventuels changements de rythmes dans l'évolution du groupe étudié.

#### **10.6. Couplage avec des données écologiques : application de la statistique K**

Une approche statistique a été adoptée afin de détecter d'éventuels signaux phylogénétiques. Un signal phylogénétique est une mesure quantitative du degré pour lequel une phylogénie peut prédire la similarité écologique d'espèces affines (Kembel et al., 2010). La statistique K permet de quantifier le signal d'un trait écologique dans une phylogénie donnée, et de le comparer au signal de ce même trait suivant un modèle de mouvement

brownien (Blomberg et al., 2003). Une valeur de K proche de zéro indique une évolution aléatoire ou convergente du trait testé. Au contraire une valeur plus grande que 1 indique un signal phylogénétique élevé du trait à travers la phylogénie étudiée. Dans cette étude la statistique K a été calculée en utilisant le package Picante sous R (Kembel et al., 2010) à partir de l'arbre ultramétrique daté et de quelques traits écologiques choisis en fonction de tendances observées dans les phylogénies étudiées.

## **11. Reconstruction d'états de caractères ancestraux**

Une dernière catégorie d'analyses a été effectuée dans le cadre de cette étude, la reconstruction d'états de caractères ancestraux le long d'une phylogénie. Pour chaque caractère ou trait de vie étudié, l'état supposé ancestral de chaque nœud de l'arbre est reconstruit. Ces analyses permettent ainsi d'inférer l'histoire évolutive de ces traits (grâce à leurs distributions dans l'arbre), et d'interpréter les processus à l'origine de leurs changements au cours de l'évolution du groupe d'étude. Comme pour des analyses de reconstructions phylogénétiques, trois grandes méthodes peuvent être appliquées au jeu de données qui diffèrent par leurs postulats de base, leurs critères d'optimisation, et leurs modes exploratoires : la Parcimonie, le Maximum de Vraisemblance, et l'Inférence Bayésienne. Dans cette étude le critère d'optimisation de Parcimonie a été utilisé sous le logiciel MESQUITE (Maddison & Maddison, 2011), qui minimise le nombre de changements évolutifs de ces traits dans l'arbre phylogénétique. L'arbre ultramétrique daté lors des analyses de datation et les paramètres écologiques cités dans le paragraphe 3.3 ont été utilisés pour conduire ces analyses.

## II. SYSTÉMATIQUE DU GENRE *PSYCHOTRIA* L. EN NOUVELLE-CALÉDONIE

Préambule : Cette partie s'appuie sur les articles suivants : *Articles I, II, III, et IV*, tout en incluant des résultats destinés à être publiés ultérieurement. Les dernières révisions taxonomiques portant sur les espèces du genre *Psychotria* s.l. de Nouvelle-Calédonie sont actuellement désuètes. Ce premier chapitre est consacré à la réactualisation des concepts spécifiques du groupe à l'aide d'une révision nomenclaturale et taxonomique. Un cadre taxonomique formel préliminaire a été établi par une étude phylogénétique portant sur un échantillonnage couvrant principalement la région Pacifique et la Nouvelle-Calédonie. Les espèces néo-calédoniennes ont été positionnées phylogénétiquement afin de vérifier leurs identités génériques. Enfin, ces différentes entités génériques ont été caractérisées sur une base morphologique, et une clé d'identification pratique a été générée.

### 1. La classification du genre *Psychotria* ou le cauchemar des botanistes

#### 1.1. Une richesse spécifique démesurée

L'histoire taxonomique du genre *Psychotria* débute avec la description générique formelle de Linné dans son *Systemae Naturae* (1759), en se basant sur une espèce attribuée à Browne (1756), et dont l'identité et l'origine géographique sont restées longtemps incertaines (Petit, 1964 ; Robbrecht, 1988 ; Taylor, 1996). L'ambiguïté ne sera levée que 240 ans plus tard avec la lectotypification du genre par l'attribution de l'espèce type à *Psychotria asiatica* L., une espèce largement répartie entre l'Asie tropicale et l'Indonésie (Davis et al., 2001 ; Govaerts et al., 2012). Depuis deux siècles et demi la richesse du genre ne cesse de croître suite à de nombreuses descriptions d'espèces. Les dernières estimations portent à environ

1800 le nombre total de ses représentants (Davis et al., 2009 ; Govaerts et al., 2012). *Psychotria* est ainsi le plus grand genre de Rubiaceae et le troisième genre d'Angiospermes de par le nombre de ses espèces (Frodin, 2004 ; Davis et al., 2009).

## **1.2. Les difficultés d'échelles géographiques**

Un des problèmes majeurs auxquels sont confrontés les systématiciens, face à un genre de cette taille, réside dans l'impossibilité de le traiter dans son intégralité en une seule étude (Piesschaert, 2001 ; Frodin, 2004). Dans le cas de *Psychotria* s.l. peu de traitements taxonomiques récents (moins de 60 ans) ont été rédigés. De plus, ils ne concernent généralement qu'une flore régionale qui suit des limites souvent politiques sans réalité biologique. La révision taxonomique des espèces de *Psychotria* s.l. pour un pays donné sera imparfaite si elle ne tient pas compte des espèces qui sont présentes dans les pays voisins, notamment dans une situation continentale. Le défi a toutefois été relevé en Afrique continentale puisque toutes les espèces du continent ont pu être revues par Petit (1964, 1966). En Afrique insulaire, Madagascar et les Comores, les Seychelles, et les Mascareignes ont fait l'objet de différents travaux (Tableau 4). En Amérique, seuls des traitements régionaux ont été rédigés de façon ponctuelle (p.ex. Taylor, 1995 ; Taylor & Zappi, 2006 ; Hamilton, 1989a, c, b). L'Asie du Sud-Est n'a quasiment pas été abordée à l'exception de la Chine Tropicale (Tableau 4 ; Chen & Taylor, 2011).

## **1.3. Exemple de la région Indo-Pacifique**

Dans la région Indo-Pacifique (du moins dans les archipels du Pacifique), le travail est plus aisé car les espèces sont généralement restreintes à des archipels (c.-à-d. souvent endémiques), limitant les difficultés évoquées ci-dessus. Les espèces de Hawaii (Sohmer, 1977), Samoa (Whistler, 1986), Micronésie (Fosberg et al., 1993), Fidji (Smith & Darwin,



1988), des Marquises (Lorence & Wagner, 2005), de Nouvelle-Guinée et de l'archipel des Bismarck (Sohmer, 1988), des Philippines (Sohmer & Davis, 2007), et de Nouvelle-Calédonie (Guillaumin, 1930, 1948) ont été toutes traitées à l'occasion d'études régionales (Tableau 4). Malgré l'existence de telles révisions, relativement récentes, le nombre d'espèces estimé pour une région donnée ne reflète pas nécessairement sa richesse spécifique réelle en *Psychotria* s.l. ; comme en témoigne l'accroissement du nombre d'espèces nouvelles décrites depuis une dizaine d'années pour la Nouvelle-Guinée (Takeuchi, 1999 ; Takeuchi & Pipoly, 1999 ; Takeuchi, 2000, 2001, 2003, 2010, 2011). Ces traitements taxonomiques doivent être à nouveau repris en intégrant les résultats récents issus d'études moléculaires.

	Traitements taxonomiques récents		Traitements taxonomiques récents
<b>Afrique continentale</b>	Petit 1964, Petit 1966	<b>Micronésie</b>	Fosberg et al. 1993
<b>Afrique insulaire</b>	Bremekamp 1963, Verdcourt 1983, Friedmann 1994	<b>Nouvelle-Guinée</b>	Sohmer 1988
<b>Amérique</b>	traitements régionaux	<b>Bismarck</b>	Sohmer 1988
<b>Inde</b>	NA	<b>Salomon</b>	NA
<b>Bangladesh</b>	NA	<b>Australie</b>	NA
<b>Chine</b>	Chen & Taylor 2011	<b>Vanuatu</b>	NA
<b>Vietnam</b>	NA	<b>Nouvelle-Calédonie</b>	Guillaumin 1930, 1948
<b>Thaïlande</b>	NA	<b>Marquises</b>	Wagner & Lorence 2005
<b>Laos</b>	NA	<b>Australes</b>	NA
<b>Birmanie</b>	NA	<b>Gambier</b>	NA
<b>Malaisie</b>	NA	<b>Société</b>	NA
<b>Sumatra</b>	NA	<b>Fidji</b>	Smith & Darwin 1988
<b>Java</b>	NA	<b>Samoa</b>	Whistler 1988
<b>Borneo</b>	NA	<b>Tonga</b>	NA
<b>Sulawesi</b>	NA	<b>Hawaii</b>	Sohmer 1977
<b>Philippines</b>	Sohmer & Davis 2007		

**Tableau 4 :** Liste des principaux traitements taxonomiques récents (moins de 80 ans) et régionaux du genre *Psychotria* s.l. par grand secteur géographique (continents) et pour chaque pays de la région Indo-Pacifique. Les références bibliographiques correspondantes sont indiquées. Dans le cas de l'Amérique, aucun traitement global n'a encore été généré pour chaque pays du continent. L'abréviation NA signifie l'inexistence de tels traitements.

#### 1.4. Les difficultés de délimitation générique

Une deuxième difficulté réside dans l'établissement des concepts génériques. Il a été démontré que le concept de *Psychotria* s.l. englobe un grand nombre de genres distincts (Petit,

1964 ; Robbrecht, 1988 ; Taylor, 1996 ; Nepokroeff et al., 1999 ; Piesschaert, 2001 ; Andersson, 2002a), comme en témoigne la liste exhaustive, toutefois incomplète, des noms nomenclaturaux de genres affiliés à ou synonymes de *Psychotria* s.l. affichés dans la liste des noms de Rubiaceae de Kew (Govaerts et al., 2012). Cependant la validité et la typification d'une grande majorité de ces noms n'ont pas encore été étudiées, rendant délicate leur application. Les travaux morpho-anatomiques de Piesschaert (2001) ont permis d'établir un premier tri et de proposer une liste des genres principaux réellement alliés à *Psychotria* s.l. (Tableau 5). Cette liste a généralement servi de base de travail pour l'établissement de plans d'échantillonnages en vue d'études moléculaires (Andersson, 2001, 2002a, 2002b). Elle est progressivement réactualisée suite aux actions conjointes de ces études et des traitements taxonomiques récents guidés par les résultats phylogénétiques qui en découlent (Tableau 5 ; p.ex., *Amaracarpus* Blume, Davis & Bridson, 2004 ; *Dolianthus* C.H.Wright, Davis & Bridson, 2001 ; *Margaritopsis* C.Wright in Sauvalle, Taylor, 2005).

### **1.5. Les difficultés de caractérisation morphologique**

Une troisième difficulté réside dans la caractérisation morphologique du genre, inhérente à cette richesse spécifique élevée. Il s'avère impossible de trouver un ou des caractères communs aux 1800 espèces de *Psychotria*, qui puissent les différencier des autres genres de Rubiaceae. Les classifications anciennes se prononcent rarement ou restent évasives pour caractériser uniquement le genre *Psychotria*. Elles donnent généralement la combinaison diagnostique suivante pour le groupe et ses genres satellites : une corolle à préfloraison valvaire, des stipules divisées, un fruit charnu indéhiscent (drupe), un ovaire biloculaire, un ovule dressé par locule, des graines non ailées, la présence d'un albumen et d'une radicule infère (De Candolle, 1830 ; Bentham & Hooker, 1873 ; Schumann, 1891 ; Verdcourt, 1958). Mais en réalité des espèces appartenant à d'autres tribus (p.ex. parmi les Coussareeae, ou

Genre / Clade majeur	Statut des genres selon Piesschaert 2001	Répartition géographique				Espèce type	Tribu	Nepokroeff (1999, 2003)	Espèce type échantillonnée	Andersson (2001, 2002a, 2002b)	Espèce type échantillonnée	cette étude	Espèce type échantillonnée
		Amérique tropicale	Afrique continentale	Afrique insulaire	Asie tropicale								
<i>Amaracarpus</i> Blume	1					<i>Amaracarpus pubescens</i> Blume	Psy	clade Pacifique		clade Pacifique			
<i>Anthorrhiza</i> C.R. Huxley & Jebb	1					<i>Anthorrhiza echinella</i> C.R.Huxley & Jebb	Psy	clade Pacifique		NA			
<i>Calycosia</i> A.Gray	1					<i>Calycosia petiolata</i> A.Gray	Psy	NA		clade Pacifique		clade Pacifique	
<i>Camptopus</i> Hook.f.	3					<i>Camptopus mannii</i> Hook.f.	Psy	NA		NA		<i>Psychotria</i> sensu Andersson	
<i>Carapichea</i> Aubl.	3					<i>Carapichea guianensis</i> Aubl.	Pal	<i>Carapichea</i>		<i>Carapichea</i>		<i>Carapichea</i>	
<i>Cephaelis</i> Sw.	3					<i>Cephaelis muscosa</i> (Jacq.) Sw.	Pal	<i>Palicourea</i>	x	<i>Palicourea</i>	x	NA	
<i>Chaetostachyidium</i> Airy Shaw	1					<i>Chaetostachyidium versteegii</i> (Valeton) Airy Shaw	Psy ?	NA		NA		NA	
<i>Chassalia</i> Comm. ex Poir.	1					<i>Chassalia capitata</i> DC.	Pal	NA		<i>Chassalia</i>		<i>Chassalia</i>	
<i>Chazaliella</i> E.M.A.Petit	1					<i>Chazaliella abrupta</i> (Hiem) E.M.A.Petit & Verdc.	Pal	<i>Chazaliella</i> ou <i>Margaritopsis</i>	x	<i>Chazaliella</i> ou <i>Margaritopsis</i>		<i>Chazaliella</i> ou <i>Margaritopsis</i>	
<i>Chytropsia</i> Bremek.	1					<i>Chytropsia astrellantha</i> (Wernham) Bremek.	Pal	NA		<i>Margaritopsis</i>	x	<i>Margaritopsis</i>	
<i>Coccochondra</i> Rauschert	2					<i>Coccochondra laevis</i> (Steyem.) Rauschert	?	NA		NA		NA	
<i>Coelopyrena</i> Valeton	1					<i>Coelopyrena salicifolia</i> Valeton	Psy ?	NA		NA		NA	
<i>Cremocarpon</i> Boivin ex Baill.	2					<i>Cremocarpon boivianum</i> Baill.	Psy	NA				clade <i>Cremocarpon</i>	
<i>Dolianthus</i> C.H.Wright	1					<i>Dolianthus vaccinioides</i> C.H.Wright	Psy	NA		clade Pacifique	x	clade Pacifique	
<i>Eumorphanthus</i> A.C.Sm.	1					<i>Eumorphanthus fragrans</i> A.C.Sm.	Psy	NA		clade Pacifique		clade Pacifique	
<i>Gamotopea</i>	3					<i>Gamotopea purpurea</i> (Aubl.) Bremek.	Pal	NA		NA		NA	
<i>Geophila</i> D.Don	1					<i>Geophila repens</i> (L.) I.M.Johnst.	Pal	<i>Geophila</i>		<i>Geophila</i>	x	<i>Geophila</i>	
<i>Gillespiea</i> A.C.Sm.	2					<i>Gillespiea speciosa</i> A.C.Sm.	Psy ?	NA		NA		NA	
<i>Hedstromia</i> A.C.Sm.	3					<i>Hedstromia latifolia</i> A.C.Sm.	Psy	NA		NA		clade Pacifique	
<i>Hydnophytum</i> Jack	1					<i>Hydnophytum fornicarum</i> Jack	Psy	clade Pacifique	x	clade Pacifique	x	clade Pacifique	
<i>Hodgkinsonia</i> F.Muell., pro parte	3					<i>Hodgkinsonia ovaliflora</i> F.Muell.	Pal	NA		NA		<i>Margaritopsis</i>	
<i>Hymenocoleus</i> Robbr.	1					<i>Hymenocoleus hirsutus</i> (Benth.) Robbr.	Pal	<i>Hymenocoleus</i>	x	<i>Hymenocoleus</i>	x	<i>Hymenocoleus</i>	
<i>Lecariocalyx</i> Bremek.	2					<i>Lecariocalyx borneensis</i> Bremek.	Psy ?	NA		NA		NA	
<i>Mapouria</i> Aubl.	3					<i>Mapouria guianensis</i> Aubl.	Psy	<i>Psychotria</i>	x	<i>Psychotria</i> sensu Andersson	x	<i>Psychotria</i> sensu Andersson	
<i>Margaritopsis</i> Sauvalle	1					<i>Margaritopsis nudiflora</i> (Griseb.) K.Schum	Pal	NA		<i>Margaritopsis</i>	x	<i>Margaritopsis</i>	

**Tableau 5** : Liste des noms de genres de Psychotriaceae-Palicoureeae proposée par Piesschaert (2001), et réactualisée suite aux derniers travaux de phylogénie moléculaire (la présente étude, Nepokroeff et al. 1999, 2003, et Andersson, 2001, 2002a, 2002b). Pour chaque nom de genre est donné le statut accordé par Piesschaert (1 = genre accepté ; 2 = genre provisoirement accepté ; 3 = genre placé en synonymie de *Psychotria*). La distribution géographique de chaque nom générique à l'échelle mondiale est fournie, ainsi que le nom de son espèce-type et sa position à l'intérieur d'une des deux tribus (Psy = Psychotriaceae ; Pal = Palicoureeae ; ? = placement incertain). Le placement phylogénétique de chaque nom de genre au sein des six lignées majeures de Psychotriaceae et des huit lignées de Palicoureeae est fourni et détaillé pour chacune des études phylogénétiques précédemment citées (x = espèce-type testée dans ces études ; NA = genre non testé). Les noms de genres placés en synonymie d'autres noms de genres acceptés sur une base phylogénétique sont surlignés en bleu, et en gris sur une base morphologique.

Genre / Clade majeur	Statut des genres selon Piescheant 2001	Statut des genres selon Piescheant 2001					Espèce type	Tribu	Nepokroeff (1999, 2003)	Espèce type échantillonnée	Andersson (2001, 2002a, 2002b)	Espèce type échantillonnée	cette étude	Espèce type échantillonnée
		Amérique tropicale	Afrique continentale	Afrique insulaire	Asie tropicale	Archipel Indonésien								
<i>Montamans</i> Dwyer	3						<i>Montamans panamensis</i> Dwyer	Pal	NA	NA		NA		
<i>Myrmecodia</i> Jack	1						<i>Myrmecodia tuberosa</i> Jack	Psy	clade Pacifique	clade Pacifique	x	clade Pacifique		x
<i>Myrmephytum</i> Becc.	1						<i>Myrmephytum selebicum</i> (Becc.) Becc.	Psy	clade Pacifique	x	clade Pacifique	x	clade Pacifique	x
<i>Naletonia</i> Bremek.	3						<i>Naletonia violacea</i> (Aubl.) Bremek.	Pal	NA	NA		NA		
<i>Nonatelia</i>	3						<i>Nonatelia violacea</i> Aubl.	Pal	NA	NA		NA		
<i>Notopleura</i> (Hook.f.) Bremek.	1						<i>Notopleura marginata</i> (Benth.) Bullock	Pal	<i>Notopleura</i>	<i>Notopleura</i>		<i>Notopleura</i>		
<i>Palicourea</i> Aubl. s.s.	x						<i>Palicourea guianensis</i> Aubl.	Pal	<i>Palicourea</i>	<i>Palicourea</i>	x	<i>Palicourea</i>		
<i>Paripeplus</i> Pierre	1						<i>Paripeplus bracteosus</i> (Hiern) E.M.A.Petit	Psy ?	NA	NA		NA		
<i>Petagomea</i> Bremek.							<i>Petagomea hirta</i> (Miq.) Bremek.	Pal	<i>Palicourea</i>	x	NA	NA		
<i>Polyozus</i> Lour.	1						?	Psy ?	NA	NA		NA		
<i>Procephaleium</i> Korth.	3						<i>Procephaleium javanicum</i> (Blume) Korth.	Pal	NA	NA		NA		
<i>Psathura</i> Comm. ex A.Juss.	2						<i>Psathura borbonica</i> J.F.Gmel.	Psy	NA	NA		clade <i>Cremocarpon</i>		
<i>Psychotria</i> clade I	1							Psy		<i>Psychotria</i> sensu Andersson		<i>Psychotria</i> sensu Andersson		
<i>Psychotria</i> clade II	1							Psy		<i>Psychotria</i> sensu Andersson		<i>Psychotria</i> sensu Andersson		
<i>Psychotria</i> clade III	1						<i>Psychotria asiatica</i> L.	Psy		<i>Psychotria</i> sensu Andersson	x	<i>Psychotria</i> sensu Andersson		x
<i>Psychotria</i> clade IV	1							Psy		<i>Psychotria</i> sensu Andersson		<i>Psychotria</i> sensu Andersson		
<i>Pyragra</i> Bremek.	2						<i>Pyragra obtusifolia</i> Bremek.	Psy ?	NA	NA		NA		
<i>Readea</i> Gillespie	1						<i>Readea membranacea</i> Gillespie	Pal		<i>Margaritopsis</i>	x	<i>Margaritopsis</i>		x
<i>Rudgea</i> Salisb.	1						<i>Rudgea lanceifolia</i> Salisb.	Pal	<i>Rudgea</i>	<i>Rudgea</i>		<i>Rudgea</i>		
<i>Squamellaria</i> Becc.	1						<i>Squamellaria imberbis</i> (A.Gray) Becc.	Psy	NA	clade Pacifique	x	clade Pacifique		x
<i>Stachyococcus</i> Standl.	1						<i>Stachyococcus adinanthus</i> (Standl.) Standl.	?	NA	NA		NA		
<i>Straussia</i> A.Gray	2						<i>Straussia kuduana</i> (Cham & Schtdl.) A.Gray	Psy	clade Pacifique	x	clade Pacifique	x	clade Pacifique	x
<i>Streblosa</i> Korth.	1						<i>Streblosa tortilis</i> (Blume) Korth.	Psy		clade Pacifique		clade Pacifique		
<i>Strepmpelia</i> A.Rich. ex DC.	3						<i>Strepmpelia guyanensis</i> A.Rich.	Pal-Rudgea	NA	NA		NA		
<i>Suteria</i> DC.	2						<i>Suteria calycina</i> (Lindl.) DC.	Pal-Rudgea	NA	NA		NA		
<i>Tapogomea</i> Aubl.	3						<i>Tapogomea violacea</i> Aubl.	Pal-Palicourea	NA	NA		NA		
<i>Trigonopyren</i> Bremek.	2						<i>Trigonopyren pauciflorus</i> Bremek.	Psy				clade <i>Cremocarpon</i>		

Tableau 5 (suite)

encore les Anthospermeae ; Bremer & Manen, 2000) présentent également ces caractères, et un grand nombre d'exceptions sont observées à l'intérieur même de *Psychotria* (p.ex. stipules entières ou fruits secs schizocarpiques chez certaines espèces néo-calédoniennes). La prise en compte depuis une dizaine d'années des structures externe et interne des pyrènes s'est avérée utile pour la définition de grandes lignées de *Psychotria* s.l. (Piesschaert et al., 1999 ; Piesschaert, 2001 ; Piesschaert et al., 2001 ; Andersson, 2002a). Toutefois d'autres caractères sont nécessaires pour définir les taxons de rang inférieur tels que les lignées infragénériques (p.ex. structure des stipules, structure de l'inflorescence). Ainsi l'approche contemporaine consiste à établir des combinaisons de caractères diagnostiques pour un ensemble d'espèces, s'apparentant généralement à un genre ou un sous-genre (p.ex. les neufs groupes informels des *Psychotria* fidjiens ; Smith & Darwin, 1988). Quelques genres alliés à *Psychotria* sont facilement identifiables par des caractères typiques et uniques tels que les épiphytes myrmécophiles de la sous-tribu des Hydnophytinae C.R.Huxley & Jebb (Huxley & Jebb, 1991c). D'autres au contraire sont difficiles à différencier de *Psychotria*, et leur positionnement taxonomique a souvent changé d'une classification à l'autre (p.ex. *Amaracarpus* ; Davis & Bridson, 2004).

## **2. Vers une stabilisation progressive mais inachevée de la classification de *Psychotria* s.l. et de ses genres alliés**

### **2.1. L'essor des phylogénies moléculaires**

Depuis une vingtaine d'années, avec l'essor des phylogénies basées sur l'analyse des séquences d'ADN, la délimitation de *Psychotria* et de ses genres alliés s'est affinée tout en restant toutefois inachevée. Neuf études majeures de phylogénie moléculaire ont permis, par le remaniement des niveaux taxonomiques supérieurs, de poser les bases de la classification

du genre (Andersson & Rova, 1999 ; Nepokroeff et al., 1999 ; Andersson, 2001, 2002a, 2002b ; Nepokroeff et al., 2003 ; Razafimandimbison et al., 2008 ; Paul et al., 2009 ; Lemaire et al., 2012). Les études de Nepokroeff (1999) et d'Andersson (2002a) constituent des étapes préliminaires dans la délimitation des lignées majeures de *Psychotria* s.l. grâce à leurs échantillonnages mondiaux. Seules trois études moléculaires ont pour l'instant porté plus particulièrement sur une région donnée, à Hawaii (Nepokroeff et al., 2003), en Amérique tropicale (Paul et al., 2009) et en Afrique continentale (Lemaire et al., 2012).

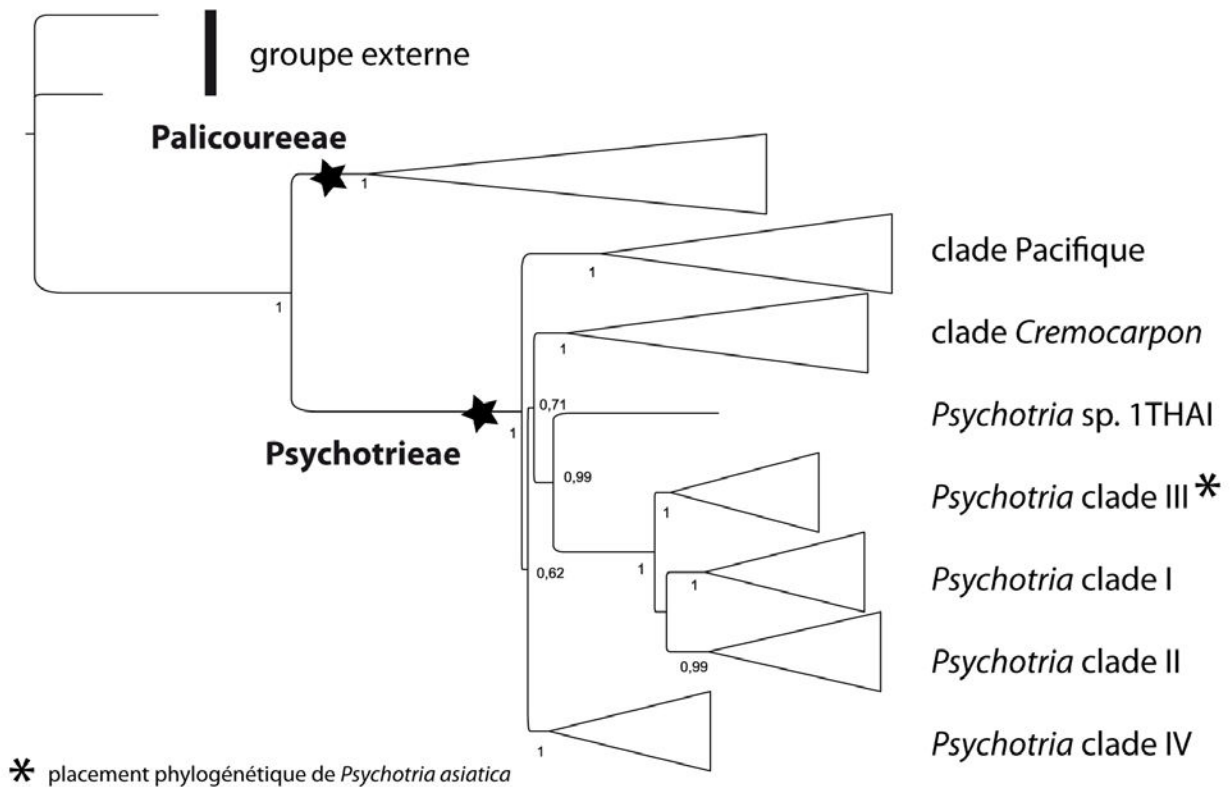
## **2.2. L'émergence de deux tribus sœurs et de leurs lignées majeures**

La plupart des auteurs s'accordent sur la répartition phylogénétique des espèces de *Psychotria* s.l. et de ses genres alliés entre deux tribus sœurs pantropicales, les Psychotrieae et les Palicoureeae, autrement appelées, « complexe *Psychotria* » et « complexe *Palicourea* » (Andersson, 2002a, Figure 7). Toutefois, dans une démarche conservative, certains auteurs préfèrent rester prudents et ne considérer que l'unique tribu des Psychotrieae (Bremer, 2009 ; Bremer & Eriksson, 2009).

La tribu des Palicoureeae comporte huit lignées majeures (Figure 8). Quatre sont largement distribuées sous les Néotropiques : *Palicourea* Aubl. s.l. (c.-à-d. *Palicourea* s.s. et les représentants du sous-genre *Psychotria* subgen. *Heteropsychotria* sensu Steyermark ; Steyermark, 1972 ; Taylor, 1997 ; Borhidi, 2011), *Notopleura* (Hook.f.) Bremek. (incl. *Psychotria* sect. *Notopleura* sensu Bentham & Hooker ; Bentham & Hooker, 1873 ; Taylor, 2001), *Rudgea* Salisb., et *Carapichea* Aubl. Les genres *Chazaliella* E.M.A.Petit et *Hymenocoleus* Robbr. ne sont recensés qu'en Afrique continentale (Figure 8). Le genre *Chassalia* Comm. ex Poir. présente une distribution sur tout le pourtour de l'Océan Indien (c.-à-d. incluant l'Afrique continentale et insulaire, l'Inde et ses régions adjacentes, l'Asie



tropicale et l'Indonésie). Le genre *Geophila* D.Don a une distribution pantropicale. Le genre *Margaritopsis* a une répartition disjointe entre la région Indo-Pacifique et les Néotropiques (Figure 8 ; Andersson, 2001 ; cf. Article I).



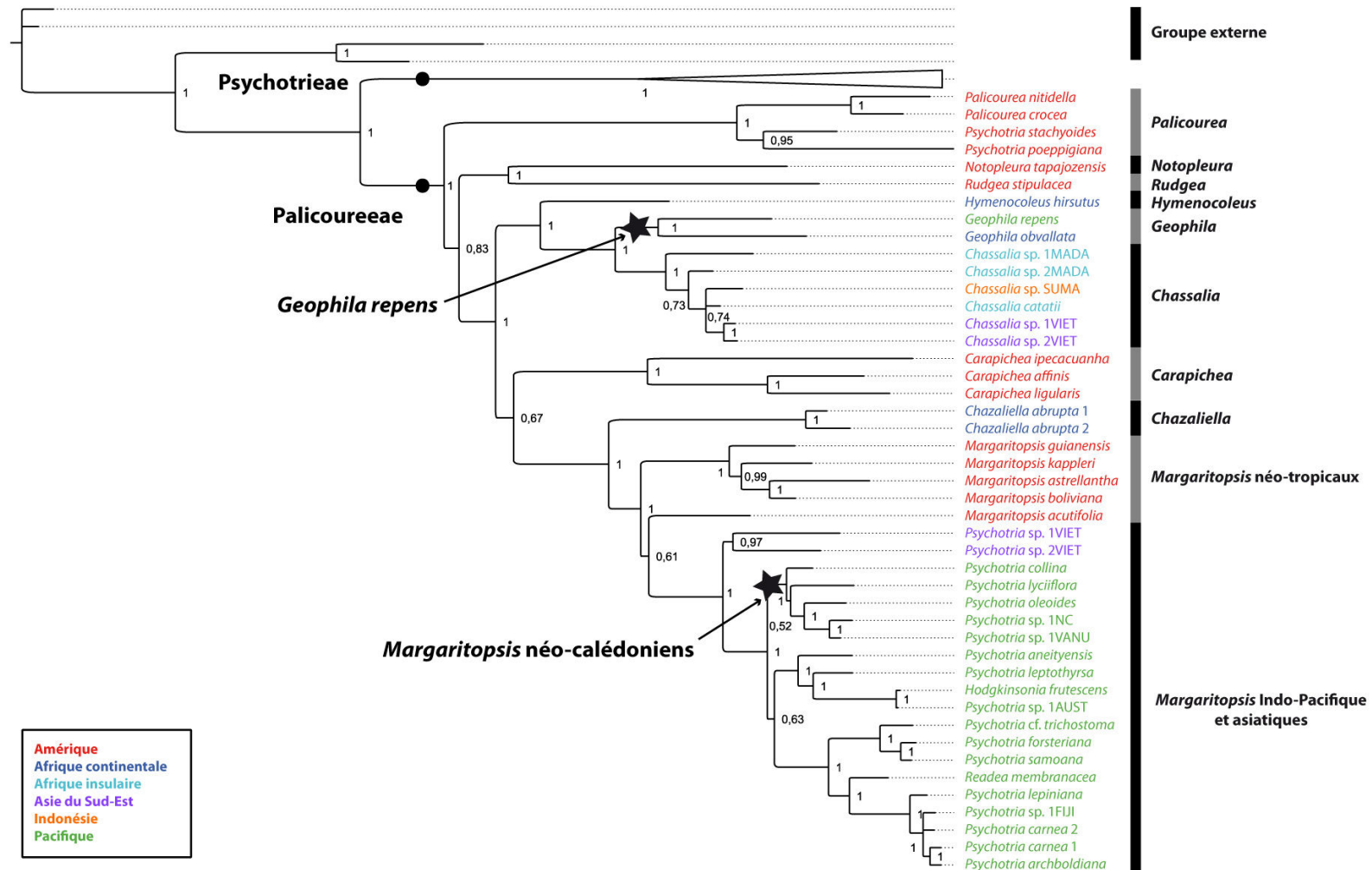
**Figure 7 :** Lignées majeures des Psychotrieae-Palicoureeae et leurs relations de parenté. Arbre phylogénétique « half-compatible » du jeu de données « Psy-Pal », issu d'analyses combinées de six locus d'ADN, par inférence bayésienne (cf. annexes 1 et 2 pour le paramétrage des analyses). Les probabilités à posteriori sont indiquées sous chaque nœud.

La tribu des Psychotrieae est composée de cinq lignées (Figure 9). Le clade Pacifique et le clade *Psychotria* IV *sensu* Andersson sont essentiellement restreints aux régions Indo-Pacifique et asiatique (Figures 10 et 11). Le clade *Psychotria* I *sensu* Andersson est présent à la fois en Amérique néotropicale et en Afrique continentale (Lemaire et al., 2012). Les espèces du clade *Psychotria* II *sensu* Andersson sont toutes d'Afrique continentale (sous-

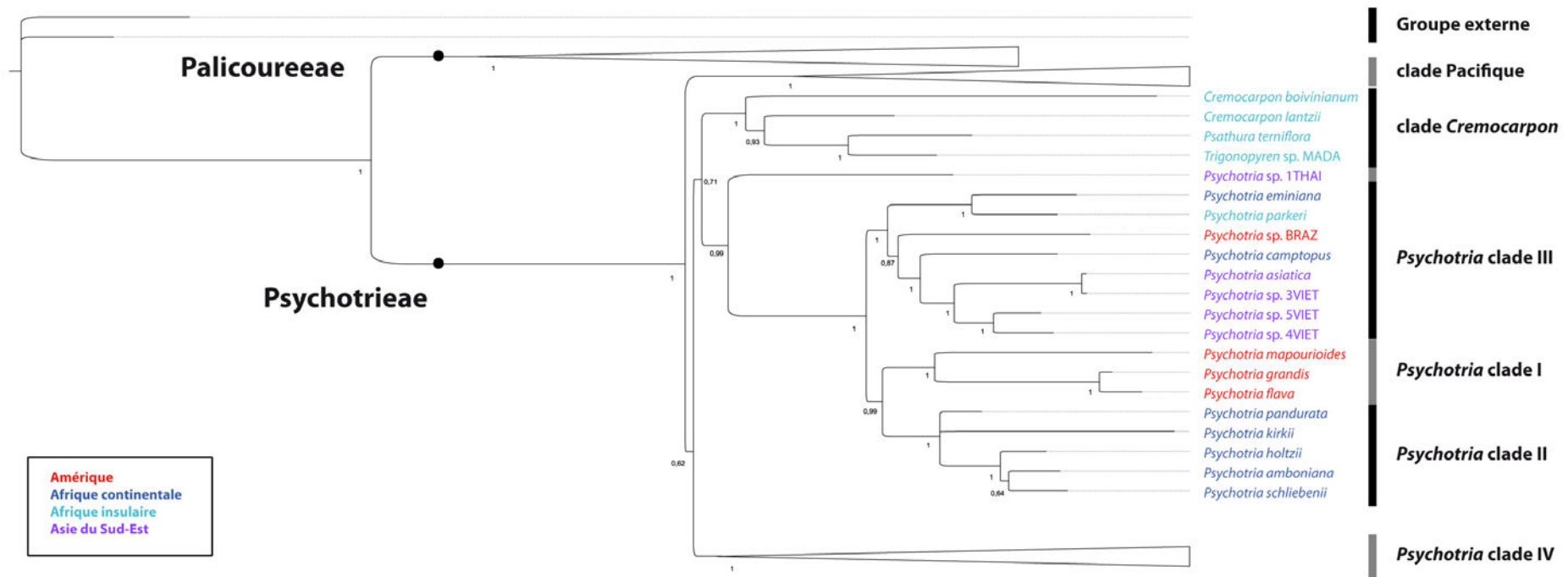
genre *Psychotria* subgen. *Tetramerae* (Hiern) E.M.A.Petit ; Petit, 1964, 1966) et établissent une endosymbiose bactériale foliaire de type nodulaire (synapomorphie du groupe ; Petit, 1966 ; Lemaire et al., 2011 ; Lemaire et al., 2012). Enfin le clade *Psychotria* III *sensu* Andersson (qui inclut l'espèce type *P. asiatica*) est présent sous tous les tropiques à l'exception du Pacifique (Figure 9).

Dans la présente étude ces lignées majeures ont été confirmées et fortement soutenues par les valeurs statistiques de support de branches, suite à des analyses phylogénétiques combinant cinq loci d'ADN (chloroplastiques et nucléaires ; Figures 7 et 8). Une sixième lignée de Psychotrieae a pu être nouvellement identifiée : le clade *Cremocarpon*, présent dans la partie ouest de l'Océan Indien (Figure 9). Les espèces des genres *Cremocarpon* Boiv. ex Baill., *Trigonopyren* Bremek. et *Psathura* Comm. ex A.Juss. y forment un ensemble monophylétique (Figure 9), qui n'avait jamais été révélé auparavant malgré l'inclusion de deux espèces de *Cremocarpon* dans l'étude d'Andersson (2002a). Les espèces de cette lignée présentent des caractères fructifères divergents des autres représentants des Psychotrieae (p.ex. 3 à 6 pyrènes par fruit, présence de schizocarpes ; Bremekamp, 1958, 1963 ; Piesschaert, 2001), qui mettaient déjà en doute leur appartenance au genre *Psychotria* (Piesschaert, 2001 ; Andersson, 2002a). L'unique espèce de Thaïlande (*P.* sp. 1THAI), positionnée à la base des clades *Psychotria* I, II et III (Figure 9), pourrait constituer une septième lignée de Psychotrieae, d'autant plus qu'elle présente une structure de l'inflorescence en grappe verticillée, inédite et absente chez les autres lignées de Psychotrieae (obs. pers.).

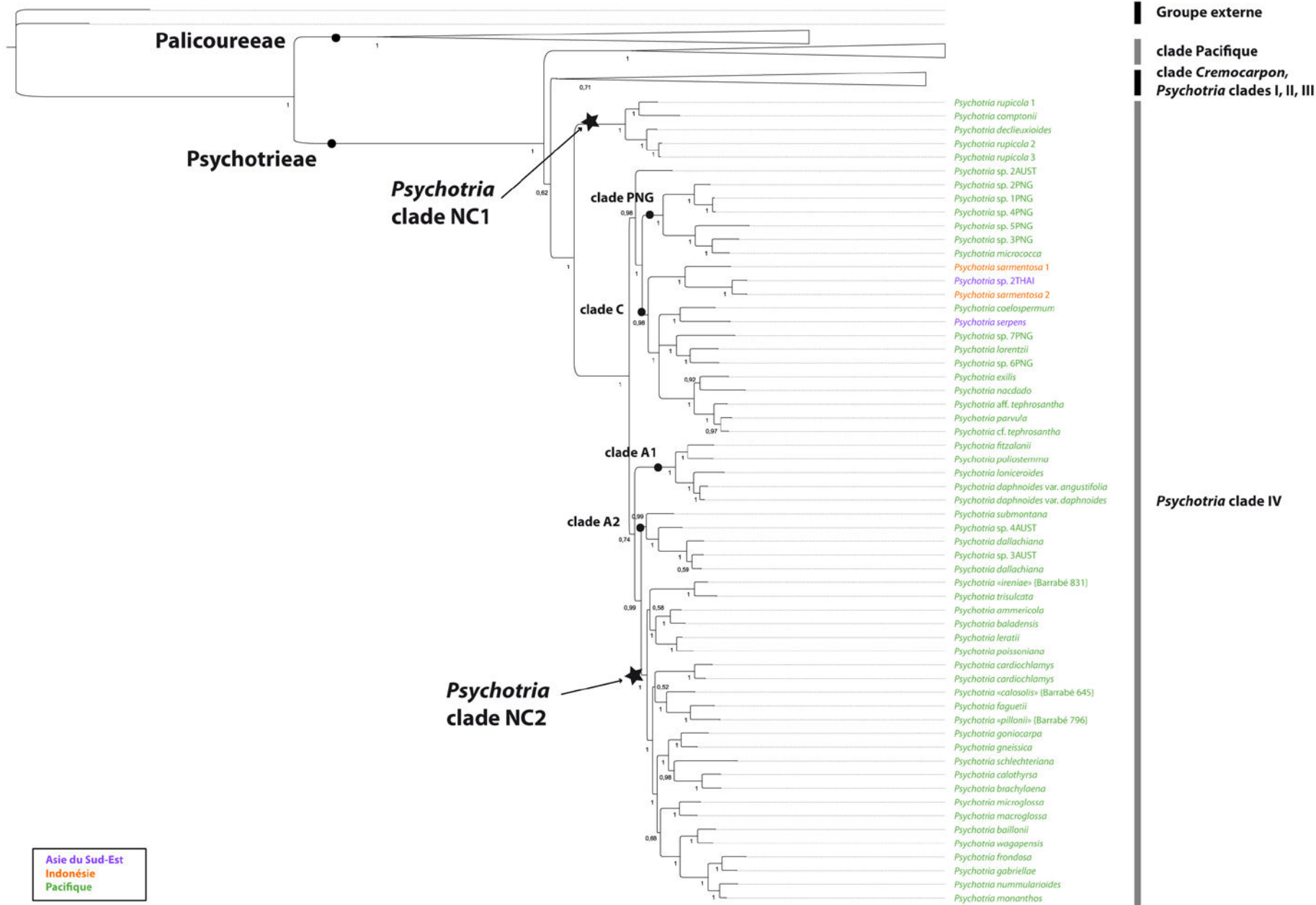




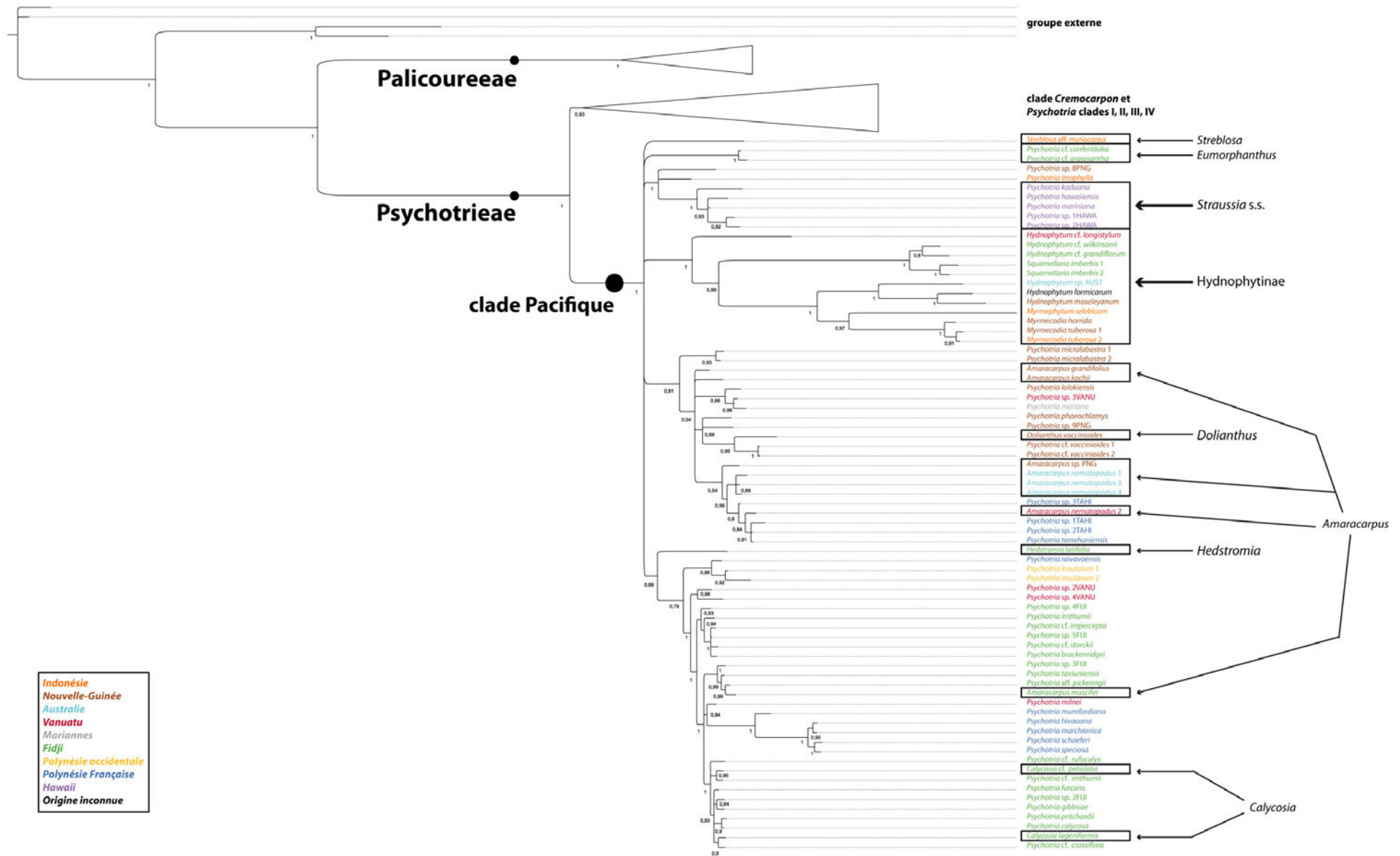
**Figure 8 :** Limites phylogénétiques et relations de parenté internes des lignées majeures de Palicoureeae. Arbre phylogénétique « half-compatible » du jeu de données « Palicoureeae », issu d'analyses combinées de cinq locus d'ADN, par inférence bayésienne (cf. annexes 1 et 2 pour le paramétrage des analyses). Les probabilités à posteriori sont indiquées à droite de chaque nœud. L'origine géographique de chaque spécimen de l'arbre est codée par couleur (cf. en bas, à gauche). Les clades représentés en Nouvelle-Calédonie sont indiqués par des étoiles.



**Figure 9 :** Limites phylogénétiques et relations de parenté internes des lignées majeures de Psychotriaceae, Partie I : *Cremocarpon* clade, *Psychotria* clades I, II, et III. Arbre phylogénétique « half-compatible » du jeu de données « Psy-Pal », issu d'analyses combinées de six locus d'ADN, par inférence bayésienne (cf. annexes 1 et 2 pour le paramétrage des analyses). Les probabilités à posteriori sont indiquées sous chaque nœud. L'origine géographique de chaque spécimen de l'arbre est codée par couleur (cf. en bas, à gauche).



**Figure 10 :** Limites phylogénétiques et relations de parenté internes des lignées majeures de Psychotriaceae, Partie II : *Psychotria* clade IV. Arbre phylogénétique « half-compatible » du jeu de données « Psy-Pal », issu d'analyses combinées de six locus d'ADN, par inférence bayésienne (cf. annexes 1 et 2 pour le paramétrage des analyses). Les probabilités à posteriori sont indiquées sous chaque nœud. L'origine géographique de chaque spécimen de l'arbre est codée par couleur (cf. en bas, à gauche). Les clades représentés en Nouvelle-Calédonie sont indiqués par des étoiles.



**Figure 11** : Limites phylogénétiques et relations de parenté internes des lignées majeures de Psychotriaceae, Partie III : clade Pacifique. Arbre phylogénétique « half-compatible » du jeu de données « Pacifique clade », issu d'analyses combinées de six locus d'ADN, par inférence bayésienne (cf. annexes 1 et 2 pour le paramétrage des analyses). Les probabilités à posteriori sont indiquées sous chaque nœud. L'origine géographique de chaque spécimen de l'arbre est codée par couleur (cf. en bas, à gauche). Les rectangles encadrent les spécimens appartenant à des genres ou tribus affiliés à *Psychotria*. Les flèches épaissies indiquent les genres ou tribus monophylétiques, et les flèches fines, les genres polyphylétiques ou dont la monophylie n'a pas pu être testée.

### 2.3. Les difficultés de résolution interne

Malgré ces efforts, de nombreuses incertitudes persistent dans l'organisation interne de chacune des deux tribus, inhérentes à l'utilisation de seulement une ou deux régions d'ADN peu informatives et / ou à un échantillonnage limité géographiquement. Ainsi, les relations de parenté entre les lignées majeures qui les constituent sont parfois peu soutenues voire irrésolues (Figures 8 à 11), et les échantillonnages moléculaires restent non représentatifs de leurs diversités taxonomiques respectives. Si l'on considère la liste de Piesschaert (2001) comme base de travail, il est possible d'établir un bilan de la classification des deux tribus découlant des travaux moléculaires et taxonomiques récents et de la présente étude (Figure 12 ; Tableau 5). L'utilisation de la liste mondiale des Rubiaceae de Kew (Govaerts et al., 2012) permet d'obtenir une estimation de la richesse spécifique pour chacun de leurs genres ainsi que leur distribution géographique par grand secteur.

Plusieurs genres ont ainsi pu être placés phylogénétiquement au sein des lignées majeures des deux tribus, mais pour la moitié l'espèce-type n'a pas encore été incorporée (Figure 12). En outre, les placements de huit d'entre eux restent indéterminés (*Chaetostachyidium* Airy Shaw, *Coccochondra* Raushert, *Coelopyrena* Valetton, *Gillespiea* A.C.Sm., *Lecariocalyx* Bremek., *Peripeplus* Pierre, *Pyragra* Bremek. et *Stachyococcus* Standl. ; Figure 12). La richesse globale de *Psychotria* s.l. est estimée à environ 380 espèces pour le Pacifique, 220 pour l'archipel indonésien, 120 pour l'Asie tropicale, 240 pour l'Afrique continentale, 110 pour l'Afrique insulaire et 770 pour l'Amérique tropicale (Figure 12 ; Govaerts et al., 2012). Toutefois, il est évident que parmi toutes ces espèces, un grand nombre d'entre elles devrait être ultérieurement transféré dans d'autres genres de Psychotrieae et Palicoureeae. Par exemple, en Amérique tropicale, plusieurs auteurs s'accordent sur le fait que les espèces placées actuellement sous *Psychotria* et appartenant au sous-genre *Heteropsychotria* doivent être déplacées sous *Palicourea* (Taylor, 1997 ; Nepokroeff et al.,





1999 ; Piesschaert, 2001 ; Borhidi, 2011) car possédant notamment des adaptations particulières liées à une pollinisation par des colibris (Taylor, 1997 ; Nepokroeff et al., 1999). La richesse des *Psychotria* d'Amérique, devrait ainsi être diminuée compte tenu que le sous-genre *Heteropsychotria* possède au moins 50 espèces (Steyermark, 1972).

### 3. Exemple de la région Indo-Pacifique

L'exemple régional Indo-Pacifique est ici utilisé pour illustrer la complexité du problème *Psychotria*, malgré des efforts récents alliant à la fois les outils moléculaires et l'approche taxonomique classique. Les espèces de cette région géographique se répartissent entre cinq lignées, dont trois appartenant aux Palicoureeae et deux aux Psychotrieae (Figures 8, 10 et 11). Des observations d'herbier complémentaires ont parfois permis de trouver des caractères morphologiques significatifs permettant de mieux définir ces lignées (cf. Matériel et méthodes). Elles sont exposées brièvement dans les paragraphes qui suivent.

#### 3.1. Les Palicoureeae

Les lignées des *Chassalia* et des *Geophila* comportent chacune une espèce dans le Pacifique (c.-à-d. *C. pedicellata* Valetton et *G. repens* (L.) I.M.Johnst.), et respectivement 28 et huit espèces en Indonésie (Govaerts et al., 2012). Elles font partie d'un même ensemble monophylétique fortement soutenu qui inclut également les représentants du genre africain *Hymenocoleus* (Figure 8). Le genre *Margaritopsis* a été initialement décrit pour une espèce cubaine (Sauvalle, 1869), puis étendu à 26 autres espèces des néotropiques continentales et insulaires (Taylor, 2005). Dans cette dernière étude, trois groupes néotropicaux informels ont été définis sur une base morphologique : les groupes « *Margaritopsis* » (trois espèces), « *Chazaliella* » (quatre espèces) et « *Chytropsia* » (20 espèces). Ce découpage amène

implicitement la question de l'inclusion ou non, au sein du genre *Margaritopsis*, des 20 espèces africaines placées actuellement sous *Chazaliella* qui pour l'instant n'ont pas encore été incorporées dans une phylogénie à l'exception de l'espèce-type, *C. abrupta* (Hiern) E.M.A.Petit & Verdcourt, placée comme groupe-frère des *Margaritopsis* (Figure 8 ; *Article I*).

La présente étude a montré que le concept générique de *Margaritopsis* pouvait être élargi à environ 40 espèces de la région Indo-Pacifique (p.ex. la majorité des espèces des groupes fidjiens *carnea* et *forsteriana* ; Smith & Darwin, 1988) et au moins quatre de l'Asie tropicale, autrefois placées dans les genres *Psychotria*, *Hodgkinsonia* F.Muell. et *Readea* Gillespie (Andersson & Rova, 1999 ; Andersson, 2001 ; cf. *Article I*). Le genre monospécifique fidjien *Readea* est donc synonyme de *Margaritopsis* (Andersson, 2001, 2002c), contrairement au genre bispécifique australien *Hodgkinsonia* puisque son espèce-type (*H. ovatiflora* F.Muell.) appartient à la tribu des Guettardeae (Manns & Bremer, 2010). Enfin, seule l'espèce *H. frutescens* C.T.White doit être placée sous *Margaritopsis* (cf. *Article I*).

Le nom *Margaritopsis* a été choisi pour représenter ce clade réparti entre les néotropiques et la région Indo-Pacifique, au détriment du nom valide *Eumachia* DC., décrit antérieurement (De Candolle, 1830 ; Smith, 1936 ; Smith & Darwin, 1988 ; Piesschaert, 2001). En effet, le nom *Margaritopsis* est maintenant couramment utilisé par les spécialistes des deux tribus. De plus, 27 noms d'espèces américaines existent déjà sous *Margaritopsis*. L'adoption du nom *Eumachia* impliquerait l'établissement d'un grand nombre de combinaisons nouvelles. Enfin, l'espèce type *E. carnea* DC., appartient à un groupe polynésien et mélanésien de *Margaritopsis*, lequel présente une morphologie unique et particulière (*Articles I & II*). L'application de la description formelle d'*Eumachia* aux autres espèces de la région Indo-Pacifique et d'Amérique serait ainsi rendue délicate. Afin de ne pas violer les règles de priorité du Code International de Nomenclature Botanique (McNeill et al., 2005 publ. 2007), une proposition au rejet d'*Eumachia* contre *Margaritopsis* a été rédigée (cf.



*Article II*). Une ambiguïté avait été soulevée au sujet du nom de genre *Polyozus* Lour. (de Loureiro, 1790) par Piesschaert (2001), pour qui ce nom aurait dû être appliqué aux espèces constituant les représentants Indo-Pacifiques de *Margaritopsis*. Toutefois, les deux espèces ayant servies à la description du genre, *Polyozus lanceolata* Lour. et *Polyozus bipinnata* Lour., sont respectivement des synonymes de *Psychotria asiatica* et *Psydrax dicoccos* Gaertn. (Robbrecht, 1994 ; Govaerts et al., 2012).

### **3.2. Le clade Pacifique**

Le clade Pacifique est un ensemble composite qui regroupe à la fois des espèces placées sous *Psychotria* et d'autres appartenant à des genres alliés. Sa résolution interne reste faible malgré l'utilisation dans cette étude de six loci d'ADN (Figure 11). Il est donc difficile de pouvoir tirer des conclusions taxonomiques à partir des topologies obtenues. Toutefois, des résultats similaires et complémentaires aux études de Nepokroeff et al. (1999), Andersson (2002a), et Nepokroeff et al. (2003) sont retrouvés. Les genres dont l'espèce-type a pu être placée dans le clade Pacifique sont *Calycosia* A.Gray, *Dolianthus*, *Hedstromia* A.C.Sm., *Hydnophytum* Jack, *Myrmecodia* Jack, *Myrmephytum* Becc., *Squamellaria* Becc. et *Straussia* A.Gray (Figure 11). Les genres dont l'espèce-type n'a pas été incorporée, mais dont au moins une autre espèce a été placée, sont *Amaracarpus*, *Anthorrhiza* C.R.Huxley & Jebb, *Eumorphanthus* DC. et *Streblosa* Korth. (Figure 11).

#### **3.2.1. Les genres satellites**

Aucune conclusion sur le statut phylogénétique du genre *Dolianthus*, endémique de Nouvelle-Guinée (13 espèces ; Govaerts et al., 2012), ne peut être émise, car seule son espèce-type a été placée (Figure 11 ; *D. vaccinioides* C.H.Wright). Malgré la rédaction de deux révisions successives portant sur les genres *Dolianthus* (Davis & Bridson, 2001) et

*Amaracarpus* (Davis & Bridson, 2004), les relations phylogénétiques entre ces deux genres restent difficiles à établir (Andersson, 2002a ; cette étude). D'autant plus qu'*Amaracarpus* (comportant 31 espèces ; Govaerts et al., 2012) apparaît une fois de plus hautement paraphylétique, puisque ses espèces se répartissent dans plusieurs ensembles monophylétiques différents du clade Pacifique (Figure 11). Sa distribution géographique est principalement axée sur la région Indo-Pacifique, avec également une espèce largement répandue, recensée jusqu'aux Seychelles (Govaerts et al., 2012).

Le genre *Calycosia* apparaît également paraphylétique (Figure 11). Actuellement constitué de huit espèces (Govaerts et al., 2012) et restreint au Pacifique Sud-Ouest, sa définition reste équivoque. Initialement le genre a été distingué de *Psychotria* par Gray (1860) en raison d'un calice surdéveloppé, rotacé et vivement coloré, de feuilles larges, d'inflorescences robustes, amples et subcapitulées, enveloppées d'un involucre de bractées (Smith, 1936 ; Darwin, 1979 ; Smith & Darwin, 1988). Toutefois, il s'avère que plusieurs espèces fidjiennes et vanuataises actuellement placées sous *Psychotria* possèdent également certains de ces caractères remarquables (Smith & Darwin, 1988 ; obs. pers.).

Le genre fidjien *Eumorphanthus*, monospécifique (Smith, 1936), a été mis en synonymie par Smith & Darwin (1988) avec *Psychotria* (*P. eumorphanthus* Fosberg) et rapproché d'un groupe de cinq espèces fidjiennes à morphologie similaire (c.-à-d. *P.* groupe *confertilobae*). Dans cette étude, la position phylogénétique de cette espèce n'a pas été testée mais deux représentants du groupe *confertilobae*, *P.* cf. *confertiloba* A.C.Sm. et *P.* cf. *araiosantha* A.C.Sm. & Darwin, s'intègrent au clade Pacifique, et forment un sous-clade fortement soutenu, impliquant un possible rétablissement du genre *Eumorphanthus* (Figure 11).

Le genre fidjien *Hedstromia*, également monospécifique (Smith, 1936) est positionné pour la première fois dans une phylogénie (Figure 11 ; cette étude). Son inclusion dans le

clade Pacifique confirme les hypothèses de Piesschaert (2001) et d'Andersson (2002a) qui avaient observé une morphologie semblable à celle d'un groupe de *Psychotria* fidjiens, placés dans ce dernier clade, et ce malgré l'existence de caractères inédits (p.ex., pétales libres et réduits, étamines soudées à la base de la corolle ; Smith & Darwin, 1988).

La sous-tribu des Hydnophytinae, largement répartie dans la région Indo-Pacifique forme un ensemble nettement soutenu (Figure 11), composé par environ 140 espèces appartenant aux genres *Anthorrhiza* (neuf espèces), *Hydnophytum* (92), *Myrmecodia* (27), *Myrmephytum* (cinq), et *Squamellaria* (quatre ; Huxley & Jebb, 1991c, a, b, 1993b, a ; Govaerts et al., 2012). Les espèces de cette sous-tribu sont facilement identifiables car toutes épiphytes, et possédant une tige principale tubérisée, dans laquelle peut s'établir une symbiose avec des fourmis (Huxley, 1978 ; Huxley & Jebb, 1991c).

Le genre *Straussia* a été initialement décrit pour trois espèces d'Hawaii (Gray, 1860), puis étendu aux huit autres espèces de l'archipel (Govaerts et al., 2012). Ces espèces, transférées ultérieurement sous *Psychotria* (Sohmer, 1977, 1978), forment un ensemble monophylétique appartenant au clade Pacifique et endémique de Hawaii (Nepokroeff et al., 2003). Des affinités avec des espèces indonésiennes et de Nouvelle-Guinée avaient été suggérées par Andersson (2002a), supposant l'extension de *Straussia* à ces régions ; ce qui est corroboré par les résultats de la présente étude (Figure 11 ; placement phylogénétique de *P.* sp. 8PNG et *P. iteophylla* Stapf).

Le genre *Streblosa*, distribué en Asie et en Indonésie, possède une morphologie unique : feuilles à nervation réticulée, inflorescences pseudo-axillaires, monochasiales, fruits de taille très réduite et structure des pyrènes inédite pour le clade Pacifique (une excavation sur la face ventrale ; pas de PGS ; présence d'un SCP ; Piesschaert, 2001 ; Andersson, 2002a). Une seule de ses 24 espèces a été placée dans une phylogénie (Figure 11). La monophylie du

genre doit par conséquent être testée en rajoutant d'autres espèces, dont *S. tortilis* (Blume) Korth., l'espèce-type.

### 3.2.2. Les *Psychotria* du clade Pacifique

Un grand nombre d'espèces de la région, placées actuellement sous *Psychotria* appartiennent au clade Pacifique (Figure 11). Elles proviennent majoritairement du Pacifique Sud-Ouest. D'après des observations personnelles, et d'après la topologie phylogénétique obtenue, la majorité des espèces fidjiennes appartenant aux groupes *macrocalyces*, *turbinatae*, *pickeringiae*, *filipedes* et *brackenridgeae* devraient faire partie de ce clade (soit environ 60 espèces ; Smith & Darwin, 1988), et former une des plus grosses radiations régionales du clade Pacifique, incluant également les *Calycosia* ainsi que des espèces d'autres archipels (Figure 11). Compte tenu des similarités morphologiques observées avec les espèces fidjiennes (obs. pers.), toutes les autres espèces de Polynésie Occidentale (Samoa, Tonga, Wallis et Futuna ; soit environ 15 espèces selon les estimations du présent travail ; Whistler, 1986 ; Govaerts et al., 2012) devraient également être incorporées au clade Pacifique, à l'exception des *Margaritopsis samoans* (cf. *Article I*), et de l'espèce *P. leiophylla* Merr. & L.M.Perry (cf. paragraphe suivant). En Micronésie, la situation est identique, puisque presque toutes les espèces présentent une morphologie similaire (soit environ 12 espèces ; Fosberg et al., 1993 ; Govaerts et al., 2012), à trois exceptions près (un *Margaritopsis* et deux *Psychotria* clade IV ; cf. paragraphe suivant ; *Article I*). La majorité des espèces de Polynésie Orientale (soit environ 25 espèces dans les archipels des Marquises, Australes, et de la Société ; excepté *P. lepiniana* (Baill. ex Drake) Drake ; cf. *Article I* ; Lorence & Wagner, 2005 ; Govaerts et al., 2012) et de Vanuatu (soit quatre espèces, à l'exception de *P. aneityensis* Guillaumin, *P. cf. trichostoma* Merr. & L.M.Perry, *P. sp. V*, et *P. coelospermum* F.M.Bailey ; cf. ci-dessous et *Article I*) devraient appartenir au clade Pacifique. Cependant ces deux derniers archipels ont

été colonisés à multiples reprises (Figure 11). En Australie, deux espèces *P. carronis* C.Moore & F.Muell. et *P. nesophila* F.Muell., possèdent des structures florales, stipulaires et des pyrènes similaires à d'autres espèces déjà placées dans le clade Pacifique (obs. pers. ; Piesschaert, 2001). Pour la Nouvelle-Guinée et l'Indonésie, il est plus difficile de se prononcer, même s'il est évident que nombre de leurs espèces sont également incluses dans le clade Pacifique (Figure 11).

### 3.3. Le clade IV du genre *Psychotria*

La topologie interne du clade *Psychotria* IV est bien résolue dans cette étude et les six sous-clades délimités fortement soutenus (Figure 10). Toutes les espèces du groupe sont actuellement placées sous le genre *Psychotria*. Une unique espèce, « *P. sp. 2AUST* » constitue une lignée australienne isolée. Cinq des sous-clades présentent des distributions géographiques cohérentes. Le clade PNG est restreint à la Nouvelle-Guinée dans la phylogénie proposée (six espèces ; Figure 10), et devrait inclure un grand nombre d'espèces de l'île continentale. Toutefois, plusieurs espèces de ce clade (*P. micrococca* (Lauterb. & K.Schum.) Valeton et *P. sp. 4PNG*) ont une structure des pyrènes et des stipules particulières (p.ex. pas de PGS mais présence d'un trou apical sur la face dorsale ; obs. pers. ; Piesschaert, 2001). Ces caractères ont été retrouvés chez d'autres espèces de Polynésie Occidentale (*P. leiophylla*), de Mélanésie (*P. aff. forsteriana* A.Gray) et de Micronésie (*P. rotensis* Kaneh.) ; signifiant que ce clade aurait une aire de distribution beaucoup plus vaste. Les clades A1 et A2 sont présents uniquement en Australie, et comportent chacun quatre espèces dans cette étude. Six autres espèces australiennes devraient appartenir également à cette lignée car présentant des similarités morphologiques (obs. pers ; Cooper & Cooper, 2004). Les clades NC1 et NC2 sont endémiques de Nouvelle-Calédonie, et devraient comporter à eux seuls, la majorité des espèces de l'archipel, soit plus de 80 espèces (Jaffré et al., 2001 ; Morat et al.,

2012). Les espèces du clade C sont largement distribuées en Asie tropicale, en Indonésie, dans le Pacifique Sud-Ouest, et sont des plantes grimpantes pourvues de racines adventives. Ces espèces sont facilement identifiables dans les herbiers, et dans différentes flores de la région, ce qui facilite l'estimation de la richesse spécifique de ce clade (Trimen et al., 1894 ; Backer & Bakhuizen van den Brink, 1965 ; Smith & Darwin, 1988 ; Sohmer, 1988 ; Fosberg et al., 1993 ; Sohmer & Davis, 2007 ; Chen & Taylor, 2011 ; Govaerts et al., 2012). Sont ainsi recensées une espèce en Australie (*P. coelospermum*), une en Micronésie (*P. diospyrifolia* Kaneh.), une à Vanuatu (*P. nacdado* Guillaumin), quatre à Fidji (groupe *tephrosanthae*), une dizaine pour la Nouvelle-Guinée, les Salomon et les Bismarck, et enfin une vingtaine pour l'Indonésie et l'Asie du Sud-Est (Govaerts et al., 2012).

### **3.4. Les genres à placement incertain**

Quatre genres de la région Indo-Pacifique, affiliés à *Psychotria* s.l. ont été décrits mais n'ont jamais été intégrés dans une phylogénie moléculaire (Figure 12). Toutefois leurs morphologies respectives permet de les placer de façon temporaire au sein des Psychotrieae et des Palicoureeae (Figure 12 ; Piesschaert, 2001 ; Andersson, 2002a). Les genres monospécifiques *Coelopyrena*, *Gillespiea* et *Lecariocalyx* ont été respectivement décrits à partir d'espèces des Moluques (Valeton, 1909), de Fidji (Smith, 1936) et de Bornéo (Bremekamp, 1940). Aucun des trois ne présente de collections d'herbiers au stade fructifère (ou du moins avancé en maturité), rendant difficile leur rattachement à une des deux tribus (Smith & Darwin, 1988 ; Piesschaert, 2001 ; Andersson, 2002a). Toutefois, dans le cas de *Lecariocalyx*, l'existence d'un calice surdéveloppé et rotacé témoigne en faveur de son placement au sein du clade Pacifique (obs. pers.). Le genre *Chaetostachydium* a été décrit pour une espèce de Nouvelle-Guinée (Airy Shaw, 1965), en se basant sur un genre antérieur illégitime *Chaetostachys* Valeton (Valeton, 1911). Depuis, deux autres espèces de l'île ont été

décrites sous *Chaetostachydium* (Ridsdale, 1975). Compte tenu de ses caractéristiques morphologiques distinctives, Piesschaert (2001) et Andersson (2002a) considèrent que le genre doit être maintenu (arbustes monocaulés, inflorescences fortement condensées et pendantes, calices à lobes longuement effilés, etc...). Il doit également être inclus au sein du clade Pacifique, car la structure des pyrènes de l'espèce-type, *Chaetostachydium versteegii* (Valeton) Airy Shaw, coïncide avec celle de nombreuses espèces du clade. Toutefois, l'examen poussé des pyrènes de *Chaetostachydium barbatum* Ridsdale (obs. pers.), montre une structure totalement différente, mettant en doute la délimitation de *Chaetostachydium*.

### **3.5. Bilan de classification des *Psychotria* s.l. Indo-Pacifiques**

Bien qu'incomplète, cette étude phylogénétique et morphologique, permet de poser les premières bases de la classification de *Psychotria* s.l. à l'échelle de la région Indo-Pacifique. Dans les Palicoureeae, trois lignées à identités génériques connues sont recensées :

- Les *Chassalia*, avec 28 espèces présentes dans toute l'Indonésie et avec la Nouvelle-Guinée pour limite longitudinale orientale (Govaerts et al., 2012).

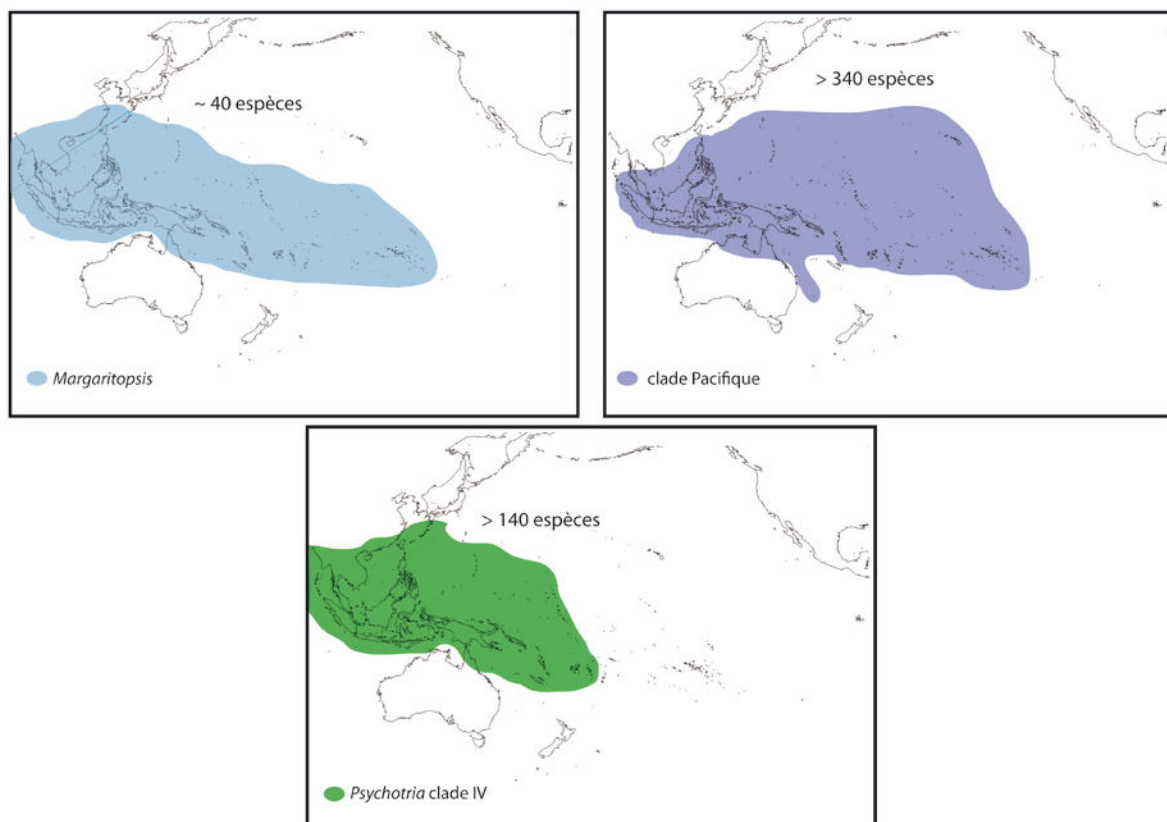
- Les *Geophila*, avec neuf espèces, présentes dans toute la région sans exception (Govaerts et al., 2012).

- Les *Margaritopsis*, avec environ 40 espèces, présentes également dans toute la région, à l'exception d'Hawaii (Figure 13 ; Govaerts et al., 2012), et dont une majorité sont encore placées sous *Psychotria* (cf. Article I).

Dans les Psychotrieae, deux grandes lignées sont mises en évidence :

- Le clade Pacifique qui comporte plus de 340 espèces, largement distribuées à travers l'Indonésie et le Pacifique, à l'exception de la Nouvelle-Calédonie (Figure 13). Il s'agit de la seule lignée de Psychotrieae-Palicoureeae ayant atteint Hawaii (à l'exception des *Geophila*).

- Le clade des *Psychotria* IV, qui comporte plus de 140 espèces, largement distribuées en Indonésie et dans le Pacifique, avec Fidji pour limite longitudinale orientale (Figure 13). Sa richesse spécifique est plus importante que préalablement suggérée par Andersson (2002a), pour qui la majorité des espèces de la région Indo-Pacifique, placées sous *Psychotria*, auraient dues être transférées au sein du clade Pacifique, et de fait minimiser l'importance du clade IV. Le genre *Psychotria* s.s. *sensu* Andersson est toutefois absent d'Hawaii et des Polynésies orientale et occidentale. En outre seules les espèces du clade C et des espèces affiliées à *P. leiophylla*, ont atteint les îles Pacifique soit un peu plus de 40 espèces, les restantes se trouvant concentrées en Nouvelle-Calédonie (forte contribution de l'archipel, cf. ci-dessous), Australie et Nouvelle-Guinée.



**Figure 13** : Carte de répartition des trois lignées : *Margaritopsis*, *Psychotria* clade IV, et clade Pacifique, à l'échelle de la région Indo-Pacifique. Leurs nombres d'espèces respectifs sont indiqués.



### 3.6. Le concept de *Psychotria* s.s.

Bien que la distinction entre les tribus des Palicoureeae et des Psychotrieae soit maintenant couramment acceptée parmi les spécialistes des Rubiaceae, un grand nombre de lacunes persistent et bloquent l'établissement définitif de la classification de *Psychotria* s.s. et de ses genres satellites, comme le montre l'exemple du clade Pacifique. La définition même de *Psychotria* s.s. reste équivoque, compte tenu du manque de résolution entre les lignées majeures des Psychotrieae. Chez les Palicoureeae, les relations entre les grandes lignées sont généralement bien soutenues à l'exception du placement de *Carapichea* (Figure 8). Toutefois, les différentes études phylogénétiques portant sur cette tribu admettent un échantillonnage trop limité. Chez les Psychotrieae, les échantillonnages régionaux commencent à être représentatifs, mais les relations profondes au sein de la tribu ne sont toujours pas résolues, notamment les placements phylogénétiques du clade Pacifique, de *Psychotria* clade IV et du clade *Cremocarpon* (Figures 9 et 10).

Une première certitude est que toutes les espèces de Palicoureeae doivent être exclues du concept *Psychotria* s.l. Certains auteurs soutiennent que *Psychotria* s.s. doit englober toutes les espèces de Psychotrieae (« délimitation large » ; Nepokroeff et al., 1999). Pour d'autres auteurs, l'existence d'espèces ayant des traits évolutifs majeurs ou présentant des changements morphologiques importants (telles que celles appartenant aux Hydnophytinae) doit impliquer une scission générique au sein des Psychotrieae afin d'accommoder ces groupes particuliers. Andersson (2002a) a ainsi proposé une délimitation plus restreinte de *Psychotria* s.s. en incluant les clades *Psychotria* I à IV, et en excluant le clade Pacifique (« délimitation moyenne »). Une troisième approche peut être considérée compte tenu de la morphologie particulière et du mode de vie des espèces de certains clades de Psychotrieae (p.ex. clade C, clade *Cremocarpon*). Les Psychotrieae pourraient être divisées en plusieurs

genres afin d'accommoder ces groupes, et seuls les clades « *Psychotria* I, II et III » qui forment un ensemble monophylétique constitueraient *Psychotria* s.s. (« délimitation étroite »).

Le problème systématique de *Psychotria* reste complexe. Les études moléculaires guident les études taxonomiques, et les études taxonomiques guident les études moléculaires. Dans une situation où les systématiciens sont confrontés à un genre de cette taille, des résultats combinés des deux approches précédentes sont nécessaires pour progresser. Dans tous les cas, tant que les concepts génériques des deux tribus ne seront pas stables, et qu'un consensus à l'échelle mondiale ne sera pas établi, la définition précise du genre *Psychotria* s.s. restera en suspens. Par conséquent, il a été choisi dans le reste de l'étude d'adopter le nom Psychotrieae-Palicooreae pour désigner *Psychotria* s.l. Les noms de genres satellites du clade Pacifique seront utilisés afin d'alléger les discussions abordées.

#### **4. Remaniements des concepts génériques des Psychotrieae-Palicooreae néo-calédoniennes**

##### **4.1. Richesse générique des Psychotrieae-Palicooreae néo-calédoniennes**

La comparaison morphologique avec les autres Rubiaceae de Nouvelle-Calédonie permet d'établir les caractéristiques propres aux Psychotrieae-Palicooreae de l'archipel : des inflorescences terminales, une préfloraison valvaire, des étamines soudées vers l'extrémité du tube de la corolle, un ovaire biloculaire, un unique ovule par loge et inséré à sa base, un micropyle infère, des fruits drupeux (modifiés ou non ; Guillaumin, 1930, 1948). Les analyses de reconstruction phylogénétique obtenues dans la présente étude établissent à quatre le nombre de lignées monophylétiques néo-calédoniennes. Deux appartiennent aux Palicooreae et se rattachent à deux genres différents (Figure 8), et les deux autres aux Psychotrieae, à l'intérieur du clade *Psychotria* IV (Figure 10). Le nombre de genres de Psychotrieae-

Palicoureeae présent en Nouvelle-Calédonie s'élève ainsi à trois, voire quatre si la « délimitation étroite » de *Psychotria* s.s. est adoptée.

## **4.2. Le genre *Geophila***

### **4.2.1. Nomenclature du nom de genre**

La première lignée de Palicoureeae est constituée par une unique espèce appartenant au genre *Geophila* (Figure 8 ; Tableau 6). Cette espèce, *G. repens*, est largement distribué sur toute la ceinture tropicale du globe (Govaerts et al., 2012). Ce genre pantropical comporte 28 espèces et n'a pas encore fait l'objet d'une révision globale, ni même en Nouvelle-Calédonie, et ce malgré l'examen poussé de la morphologie de ses pyrènes (Piesschaert et al., 1999 ; Piesschaert, 2001 ; Piesschaert et al., 2001). Le genre n'a toutefois jamais été confondu avec *Psychotria* compte tenu de sa morphologie bien distincte (cf. ci-dessous).

### **4.2.2. Caractérisation morphologique**

Cette espèce est caractérisée avant tout par son port herbacé rampant et sa capacité à se reproduire végétativement (Robbrecht, 1975) par l'émission de rejets (Tableau 7 ; Figure 14, A). Ses feuilles sont de forme ronde et leurs bases cordées. Les inflorescences pauciflores ne comportent généralement qu'une seule fleur à corolle blanche. Le fruit est une drupe rouge comme pour de nombreuses espèces de Palicoureeae (obs. pers.), de taille inférieure à 0,5 cm de diamètre (mesures relevées sur les spécimens d'herbier). La dissémination doit probablement s'effectuer par endozoochorie, et donc impliquer des vecteurs tels que des oiseaux, reptiles ou éventuellement des mammifères. La structure des pyrènes est typique de la tribu (Andersson, 2001 ; Piesschaert, 2001) : pyrène hémisphérique, présence de deux PGS marginales et ventrales, endosperme non ruminé, absence d'un SCP.

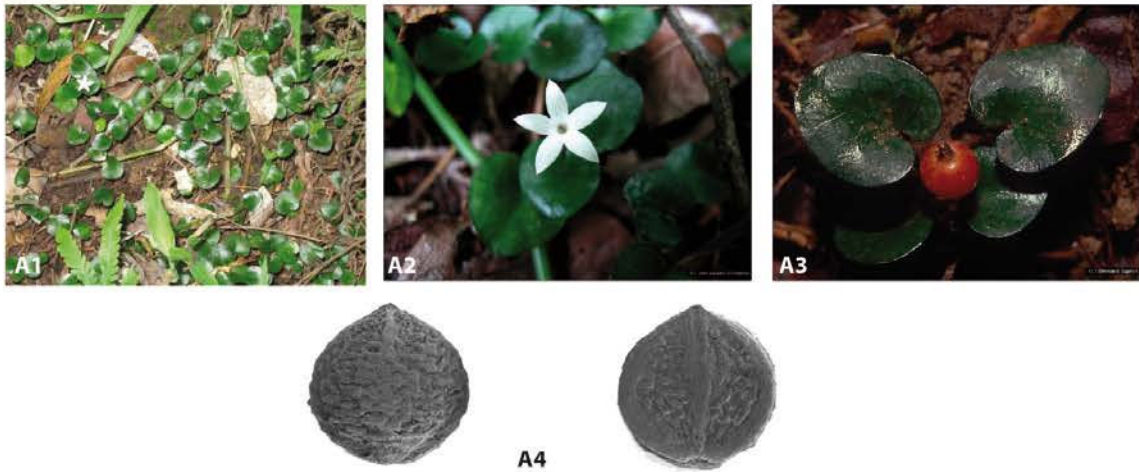
		<i>Psychotria</i> NC2	<i>Psychotria</i> NC1	<i>Margaritopsis</i>	<i>Geophila</i>
Genre		<i>Psychotria</i>		<i>Margaritopsis</i>	<i>Geophila</i>
Nombre de lectotypifications	génériques	2			
	spécifiques	28	1	2	
	sous-spécifiques	1	1		
Nombre de mises en synonymie	génériques d'auteur	3 ( <i>Cephaelis</i> , <i>Mapouria</i> , <i>Uragoga</i> )	1 ( <i>Cremoncarpon</i> )		
	génériques	2 ( <i>Delpechia</i> , <i>Douarrea</i> )			
	sous-génériques	6	1		
	spécifiques	18		2	
	sous-spécifiques	5	1		
	générique invalide		1 ( <i>Furcatella</i> )		
	sous-générique invalide	1			
Nombre d'espèces valides et acceptées		53	3	3	1
Nombre d'espèces incertaines		4			
Nombre d'espèces connues uniquement du spécimen-type		2 ( <i>P. sagittalis</i> et <i>P. nathaliae</i> )			
Nombre de combinaisons nouvelles		2		3	
Nombre de noms nouveaux		4			
Nombre d'espèces nouvelles		25	1 ?	1	
Nombre total d'espèces acceptées		78	3 ou 4	4	1

**Tableau 6** : Bilan nomenclatural des quatre lignées de Psychotriaceae-Palicoceae présentes en Nouvelle-Calédonie. La richesse spécifique totale de chacune est fournie.

	Palicoceae		Psychotriaceae	
	<i>Geophila</i>	<i>Margaritopsis</i>	<i>Psychotria</i> clade NC1	<i>Psychotria</i> clade NC2
Port	herbacées rampantes, rejets végétatifs	arbustes et petits arbres	arbustes et petits arbres	arbustes et petits arbres
Couleur des parties végétatives en herbier	généralement brun verdâtre	toujours vert	généralement brun rougeâtre	généralement brun rougeâtre
Fusion des stipules	libres	soudées	soudées	libres ou soudées, parfois calyptées
Forme des stipules	entières	tronquées, indurées, secondairement fragmentées en deux	tronquées	variables
Persistence des stipules	semi-caduques	semi-caduques	persistantes	caduques
Feuilles	rondes à base cordée	lancéolées à base aigüe	lancéolées à base aigüe	variables mais base jamais cordée
Structures des inflorescences	uniflores	pluriflores, cymeuses	pluriflores, cymeuses	uniflores, pluriflores, variables
Couleur des axes de l'inflorescence	vert	vert	blanc	vert (et blanc)
Sclérification des axes de l'inflorescence lors de la fructification	non	non	oui	non
Couleur des fleurs	blanc	vert jaunâtre	blanc et bleu	blanc, bleu, rose, vert
Couleur du fruit	rouge	rouge, orange	vert	blanc, bleu, noir (et rouge)
Exocarpe et mésocarpe	charnus	charnus	sclérifiés	charnus
Présence de schizocarpes	non	non	oui	non
Présence de PGS	oui	oui	non	oui (et non)
Présence d'un SCP	non	non	oui	non
Ornementation dorsale des pyrènes	surface lisse ou grumeleuse	surface lisse ou grumeleuse	surface lisse	surface lisse, grumeleuse, excavée, canalisée, avec des crêtes ou des bourrelets

**Tableau 7** : Caractéristiques morphologiques des quatre lignées de Psychotriaceae-Palicoceae de Nouvelle-Calédonie. Les caractères discriminants sont ombragés en gris.

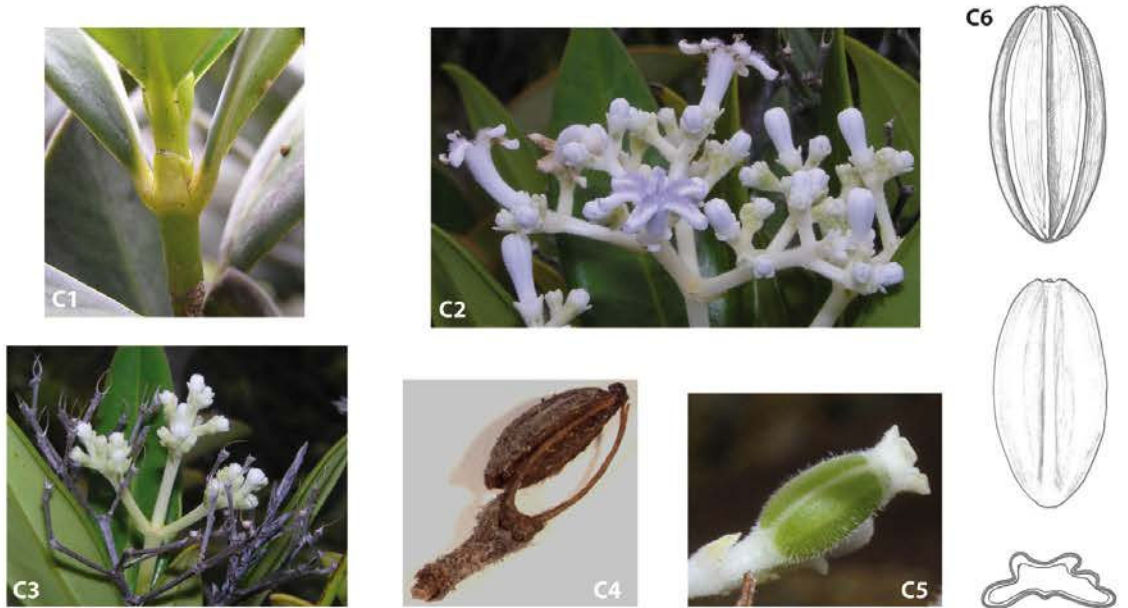
A



B



C

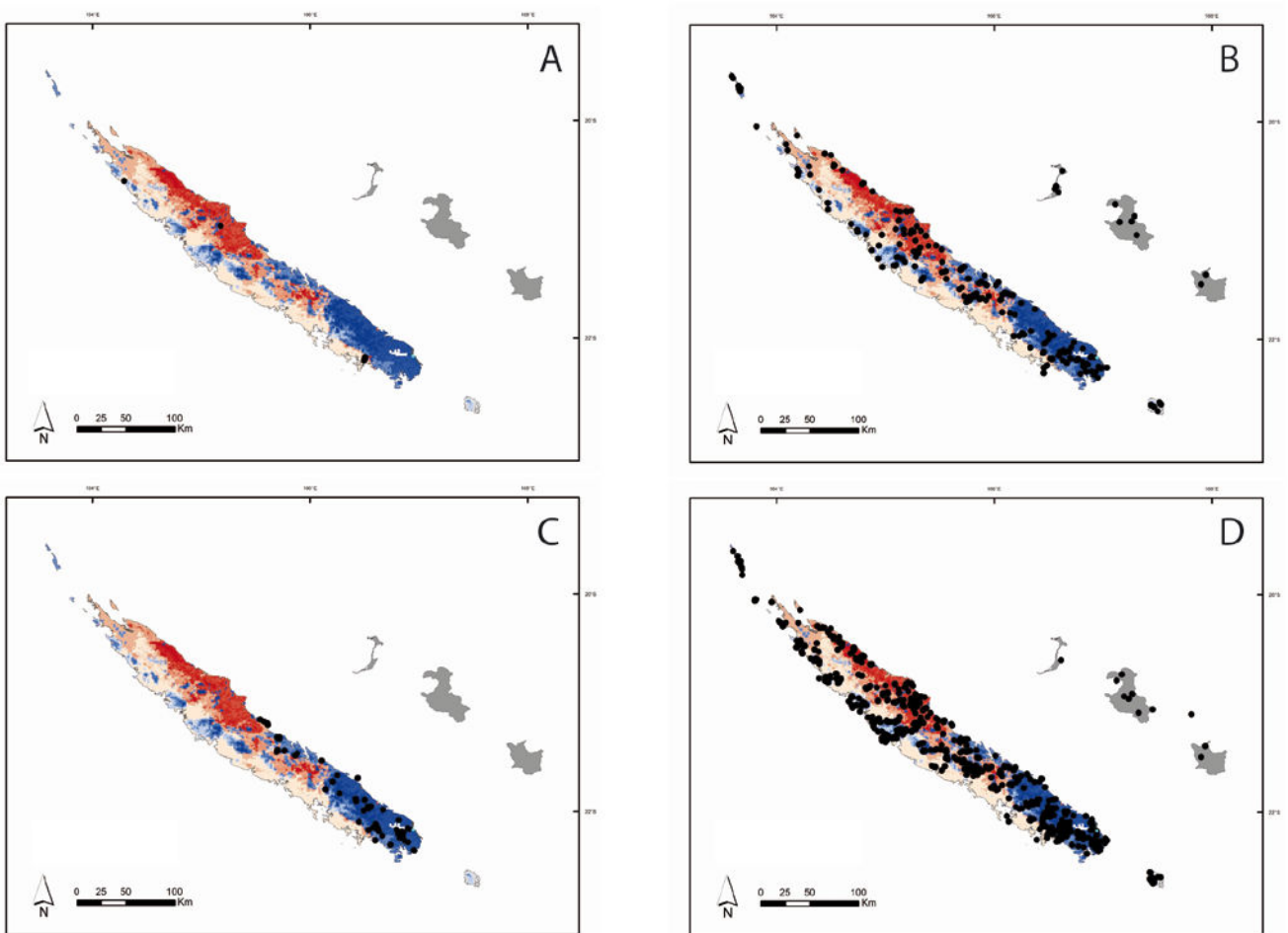


**Figure 14** : Illustration des caractéristiques morphologiques des lignées des *Geophila* (A : A1 = port végétatif, A2 = fleur, A3 = fruit, A4 = vues dorsale (à gauche) et ventrale (à droite) des pyrènes) ; *Margaritopsis* (B : B1 = stipules, B2 = inflorescences et fleurs, B3 = fruit, B4 = vues dorsale (en haut), ventrale (au milieu) et transversale (en bas) des pyrènes) et *Psychotria* clade NC1 (C : C1 = stipules, C2 = inflorescences et fleurs, C3 = jeune inflorescence et vieille infrutescence, C4 = schizocarpe, C5 = fruit mûr, C6 = vues dorsale (en haut), ventrale (au milieu) et transversale (en bas) des pyrènes).



### 4.2.3. Géographie et écologie

Cette espèce est présente au nord-est, nord-ouest et sud-est de la Grande Terre. Son aire de distribution est disjointe et seulement quatre localités sont connues (Figure 15A). L'écologie de l'espèce est mal connue, mais il semblerait qu'elle soit adaptée à des conditions environnementales variables. Elle croît visiblement dans le sous bois des forêts humides aussi bien sur terrains sédimentaires, ultramafiques que métamorphiques, et dans des conditions pluviométriques variables



**Figure 15** : Distributions géographiques et spectres écologiques des quatre lignées de Psychotriaceae-Palicoureae de Nouvelle-Calédonie : *Geophila* (A), *Margaritopsis* (B), *Psychotria* clade NC1 (C), *Psychotria* clade NC2 (D). Les occurrences géographiques issues du SIG apparaissent sous forme de points noirs, et sont figurées sur le fond cartographique représentant les principales niches écologiques de l'archipel (cf. Introduction, Figure 4D) à partir du couplage des trois paramètres : natures des substrats géologiques, altitudes, pluviométries.

### **4.3. Le genre *Margaritopsis***

#### **4.3.1. Nomenclature du nom de genre**

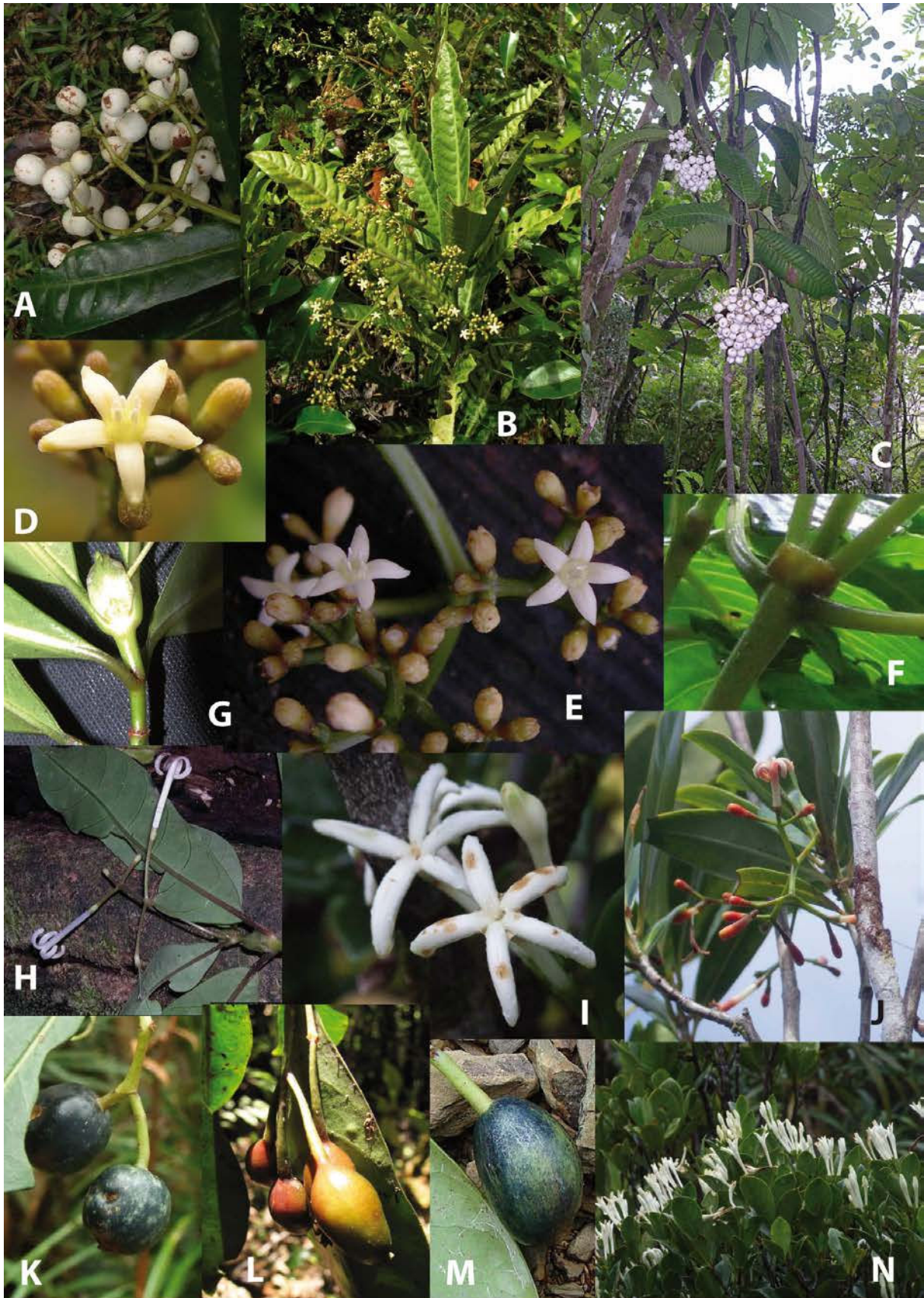
La deuxième lignée de Palicoureeae comporte quatre espèces qui appartiennent au genre *Margaritopsis* (Figure 8 ; Tableau 6 ; cf. paragraphe 3.1). Elles sont actuellement placées sous le nom de *Psychotria* mais devraient être transférées sous *Margaritopsis* suite aux travaux de nomenclature (cf. *Articles I et III*).

#### **4.3.2. Caractérisation morphologique**

Ces espèces présentent une morphologie très similaire aux autres *Margaritopsis* de la région Indo-Pacifique (*Article I*). Seuls deux caractères uniques ont été trouvés pour le groupe (Tableau 7 ; Figure 14B). La combinaison diagnostique de caractères permettant d'identifier les *Margaritopsis* de Nouvelle-Calédonie est indiquée dans le Tableau 7. Les espèces sont des arbustes ou des petits arbres. La coloration verte de l'appareil végétatif est généralement persistante sur les herbiers secs. Les feuilles sont lancéolées à base aigüe. Les stipules sont tronquées, soudées, indurées (rigidification et coloration jaunâtre) et secondairement fragmentées en deux. Les inflorescences sont des cymes composées pluriflores, plus ou moins chargées en fleurs (inflorescences 3-pluri-flores). La corolle est généralement de taille réduite (inférieure à 1 cm) et peu colorée (jaune verdâtre). La structure du fruit et du pyrène est similaire à celle de *G. repens*, et le mode de dissémination probablement endozoochore (cf. ci-dessus). La taille de la drupe reste inférieure à 1,5 cm de diamètre (mesures relevées sur les spécimens d'herbier).

#### **4.3.3. Géographie et écologie**

Cette lignée est présente sur toute la Grande Terre ainsi que sur toutes les îles adjacentes (Figure 15B). Elle est écologiquement très plastique car occupant visiblement une



**Figure 16 :** Illustrations de la diversité morphologique des *Psychotria* groupes *baillonii* et *goniocarpa*. - ***Psychotria* groupe *baillonii***. - A) Fruits (*P. wagapensis*) ; B) Inflorescence (*P. wagapensis*) ; C) Infructescence (*P. baillonii*) ; D) et E) Fleurs (*P. wagapensis*) ; F) Stipules (*P. baillonii*). - ***Psychotria* groupe *goniocarpa***. - G) Stipules (*P. goniocarpa*) ; H) Inflorescence (*P. goniocarpa*) ; I) Fleurs (*P. gneiSSica*) ; J) Inflorescence (*P. roseotincta*) ; K) Fruits (*P. gneiSSica*) ; L) Fruits (*P. goniocarpa*) ; M) Fruits (*P. roseotincta*) ; N) Port (*P. gneiSSica*).



grande variété de niches de la Nouvelle-Calédonie. Elle croît sur terrains sédimentaires, ultramafiques et métamorphiques. Elle se trouve en forêt humide, forêt sclérophylle, maquis minier, savanes, à toutes les altitudes et pour des conditions pluviométriques variables.

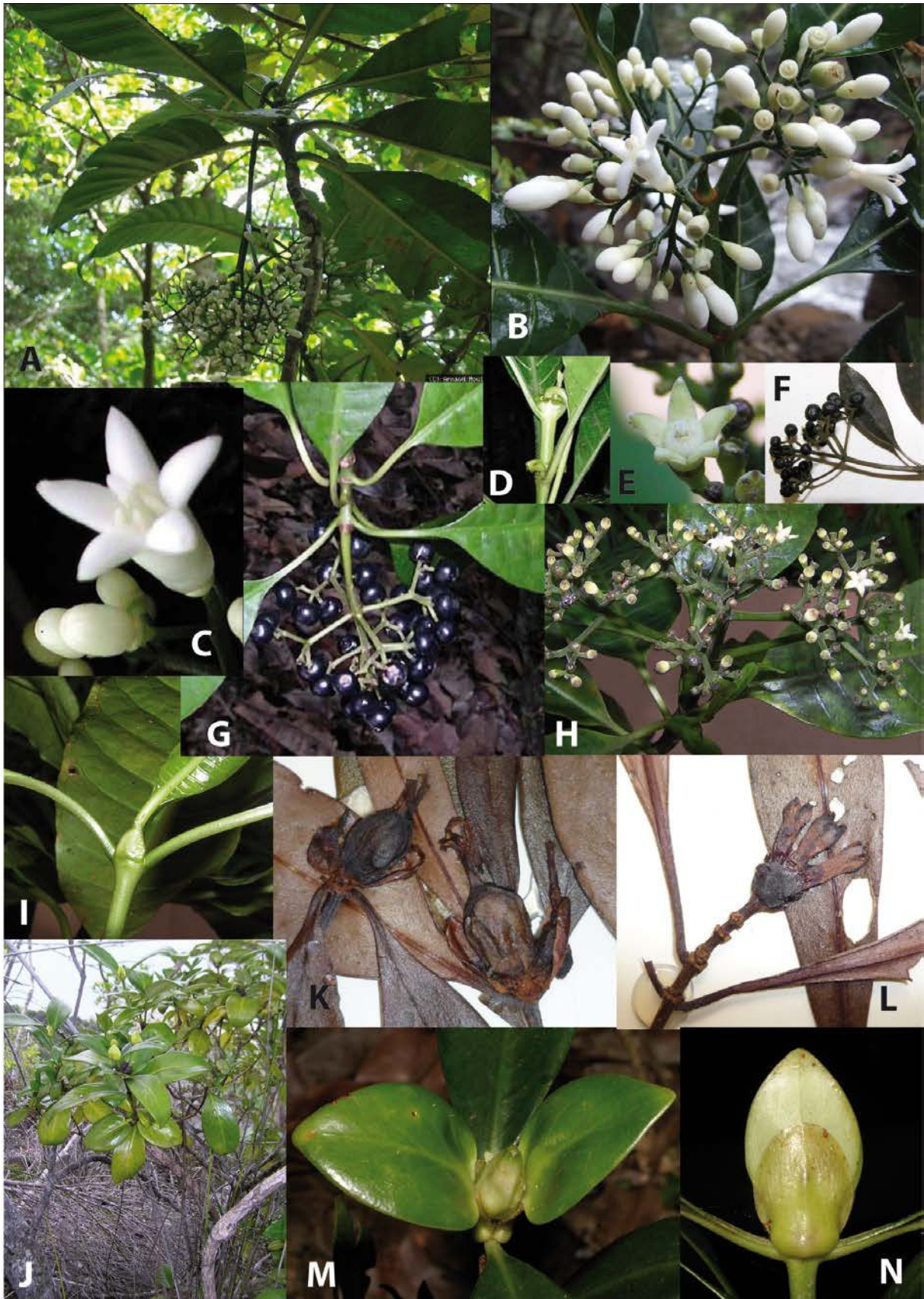
#### **4.4. Le clade des *Psychotria* NC1**

##### **4.4.1. Nomenclature du nom de genre**

La première lignée de Psychotrieae comporte trois espèces décrites (Figure 10 ; Tableau 6). Une affinité entre l'espèce *Psychotria rupicola* (Baill.) Schltr. et le genre *Cremocarpon*, originaire de Madagascar et des Comores, avait été suggérée par Bremekamp (1958) et Piesschaert (2001) en raison d'une structure schizocarpique du fruit similaire (cf. ci-dessous). Toutefois compte tenu du placement phylogénétique du clade NC1 au sein du clade *Psychotria* IV, isolé du clade *Cremocarpon*, ces espèces n'appartiennent pas au genre *Cremocarpon*, lequel est donc absent de Nouvelle-Calédonie. Si la « délimitation large » ou la « délimitation moyenne » sont retenues pour la définition de *Psychotria* s.s. (cf. ci-dessus), le groupe doit conserver le nom de *Psychotria*. Si la « délimitation étroite » est adoptée, ce clade doit porter un nouveau nom. Le nom *Furcatella* Baum.-Bod. créé pour *P. rupicola* (Baumann-Bodenheim, 1989) s'avère invalide (Tableau 6 ; cf. *Article III*). Il n'y a donc aucun nom générique valide de disponible pour le clade NC1. La description d'un genre nouveau de Psychotrieae pour la Nouvelle-Calédonie devra être nécessaire si une définition limitée de *Psychotria* s.s. est retenue.

##### **4.4.2. Caractérisation morphologique**

La morphologie des espèces du clade est unique pour la région Indo-Pacifique (obs. pers.). Elles peuvent être distinguées des autres lignées de Psychotrieae-Palicoureae du



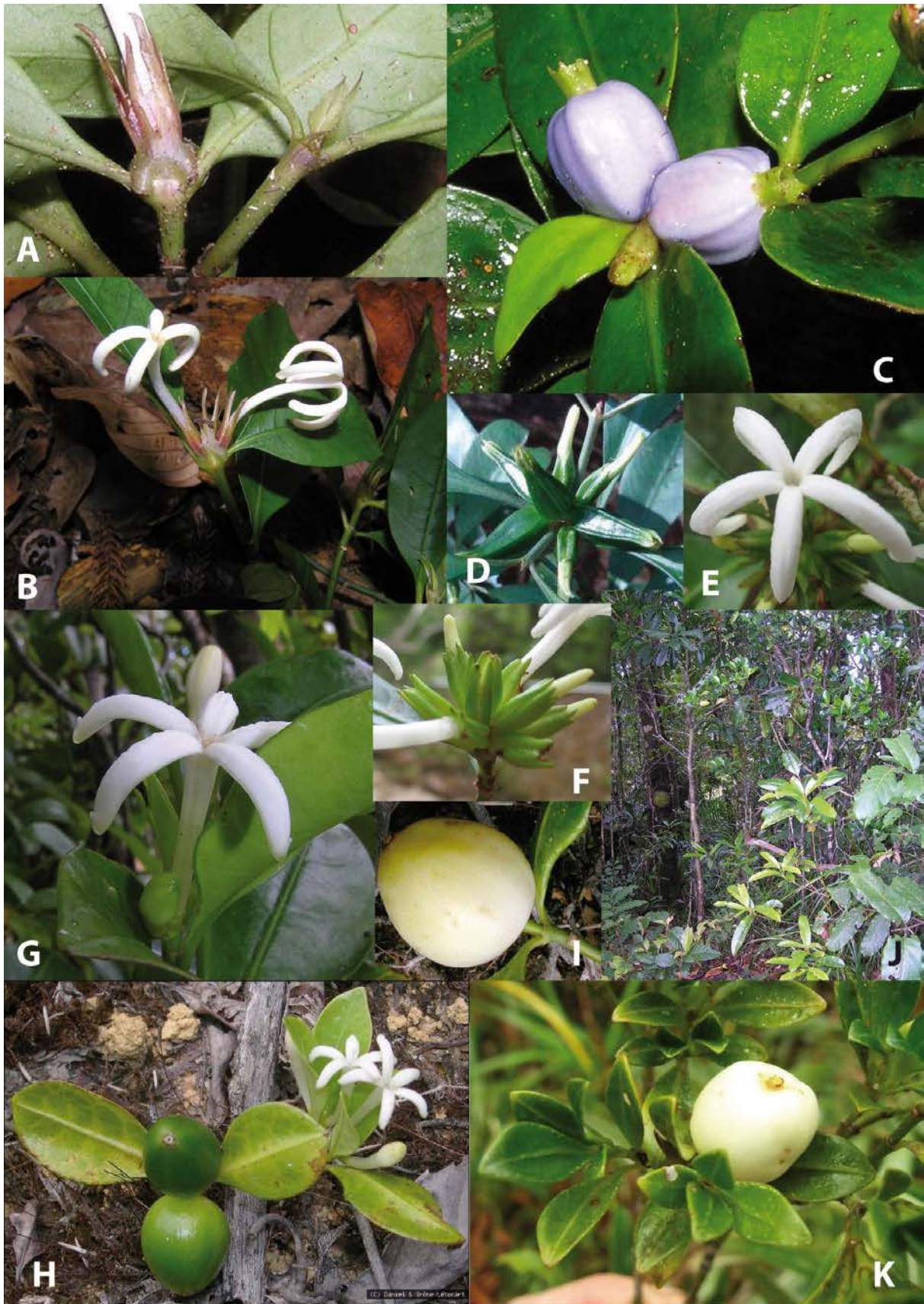
**Figure 17 :** Illustrations de la diversité morphologique des *Psychotria* groupes *calothyrsa*, *schlechteriana* et *cardiochlamys*. - *Psychotria* groupe *calothyrsa*. - A) Inflorescence (*P. calothyrsa*); B) Inflorescence (*P. brachylaena*); C) Fleur (*P. calothyrsa*); D) Stipules (*P. calothyrsa*). - *Psychotria* groupe *schlechteriana*. - E) Fleur; F) et G) Infrutescence; H) Inflorescence; I) Stipules. - *Psychotria* groupe *cardiochlamys*. - J) Port et habitat (*P. cardiochlamys*); K) Fruits secs (*P. « veillonii »*); L) Boutons secs (*P. « veillonii »*); M) Jeune inflorescence (*P. cardiochlamys*); N) Stipules (*P. cardiochlamys*).

territoire par un certain nombre de traits (Tableau 7 ; Figure 14C). Les espèces sont des arbrisseaux ou des arbustes. Les feuilles sont lancéolées à base aigüe. Les stipules sont soudées, engainantes et semi-persistantes. Les inflorescences sont des cymes composées pluriflores, assez chargées en fleurs. Les axes des inflorescences sont toujours blancs et se sclérifient avec la maturité du fruit. La corolle est généralement de taille assez réduite (inférieure à 1 cm), blanche et / ou bleue. Le fruit reste vert à un stade avancé de maturité, et de taille inférieure à 2 cm de diamètre (mesures relevées sur les spécimens d'herbier). Ses mésocarpe et endocarpe, relativement fins, finissent par se sclérifier et isoler les deux pyrènes, alors suspendus chacun par leur apex à deux structures, dites schizocarpiques, en forme de cornes (c.-à-d. les schizocarpes). Des observations, lors des campagnes de terrain, ont montré que les deux pyrènes se balançaient au bout des schizocarpes lorsque le vent se levait ; ce qui laisse supposer un mode de dispersion anémochore. Toutefois aucune structure adaptée au vent n'est observée sur les graines (Bremekamp, 1958), et la dissémination pourrait simplement être effectuée par barochorie, induisant une faible distance de dispersion des graines s'il n'existe aucune association avec un second mode de dispersion (Castro et al., 2010). Les pyrènes sont hémisphériques, ne comportent pas de PGS, l'endosperme n'est pas ruminé, et un SCP est présent.

#### **4.4.3. Géographie et écologie**

Cette lignée est présente uniquement dans le Grand Massif du Sud de la Grande Terre, dans un grand nombre de localités (Figure 15C). Elle est écologiquement très spécialisée. Elle ne croît qu'en maquis minier sur substrats ultramafiques, et exclusivement sur les sols ferrallitiques ferritiques. Elle est soumise à des taux de pluviométrie élevés (supérieurs à 2000 mm par an).





**Figure 18 :** Illustrations de la diversité morphologique des *Psychotria* groupes *microglossa* et *trisulcata*. - *Psychotria* groupe *microglossa*. - A) Stipules (*P. microglossa*) ; B) Inflorescence (*P. microglossa*) ; C) Fruits (*P. microglossa*) ; D) Jeunes fruits (*P. macroglossa*) ; E) Fleur (*P. macroglossa*) ; F) Calices (*P. macroglossa*). - *Psychotria* groupe *trisulcata*. - G) Fleur (*P. « ireniae »*) ; H) Fleurs et jeunes fruits (*P. « ireniae »*) ; I) Fruit mûr (*P. « ireniae »*) ; J) Port et habitat (*P. « ireniae »*) ; K) Fruit (*P. « trisulcata »*).

## **4.5. Le clade des *Psychotria* NC2**

### **4.5.1. Nomenclature du nom de genre**

La seconde lignée de Psychotrieae comporte toutes les autres espèces du territoire, actuellement placées sous le nom de genre *Psychotria* (Figure 10 ; Tableau 6 ; cf. chapitre IV). Comme dans le cas du clade NC1, si les « délimitation large » ou « délimitation moyenne » sont adoptées pour définir *Psychotria* s.s., le groupe doit conserver le nom de *Psychotria*. Si la « délimitation étroite » est retenue, le groupe doit alors changer de nom générique. Deux anciens noms valides, créés la même année par Montrouzier (1860) sont disponibles, à savoir *Delpechia* Montrouz. et *Douarrea* Montrouz. (Tableau 6 ; cf. *Article III*). Il faudra alors choisir entre ces deux noms, celui dont la diagnose morphologique du protologue est la plus représentative de toutes les espèces du clade NC2.

### **4.5.2. Caractérisation morphologique**

Les espèces du clade présentent des morphologies uniques pour la région Indo-Pacifique (obs. pers.). Mais contrairement aux autres lignées de Psychotrieae-Palicooreae de Nouvelle-Calédonie, aucun caractère distinctif n'a pu être trouvé pour le clade NC2 compte tenu de sa grande richesse spécifique (cf. ci-dessous) et de la variabilité de ses formes morphologiques (Tableau 7 ; Figures 16 à 23). Il a été également impossible de trouver une combinaison morphologique diagnostique commune à toutes les espèces du clade. Ce sont des arbrisseaux, arbustes ou petits arbres. Les stipules sont toujours caduques, et les feuilles sont de forme, texture, et pilosité variables. L'inflorescence est une cyme simple, triflore ou pluriflore, pédonculée ou non, dont les axes sont verts ou parfois blancs, qui ne se sclérifient jamais. Les fleurs sont de couleurs variables : blanches, bleues, roses, et parfois vertes. Les fruits sont des drupes comme une majorité des espèces de la tribu (Bremer & Eriksson, 1992 ; Piesschaert, 2001 ; Andersson, 2002a). Leur taille est comprise entre 0,3 et 2 cm de





**Figure 19 :** Illustrations de la diversité morphologique des *Psychotria* groupes *poissoniana* et *saltiensi*. - ***Psychotria* groupe *poissoniana***. - A) Stipules (*P. « nigotei »*) ; B) Stipules (*P. leratii*) ; C) Fleurs (*P. poissoniana*) ; D) Port et habitat (*P. « nigotei »*) ; E) Inflorescence (*P. « nigotei »*) ; F) Inflorescence (*P. leratii*) ; G) Fruits (*P. « xaracuensis »*) ; H) Fleurs (*P. leratii*). - ***Psychotria* groupe *saltiensi***. - I) Port et habitat (*P. pseudomicrodaphne*) ; J) Inflorescence (*P. baladensis*) ; K) Inflorescence (*P. pseudomicrodaphne*) ; L) Stipules (*P. pseudomicrodaphne*) ; M) Infrutescence (*P. ammericola*) ; N) Fruit (*P. pseudomicrodaphne*) ; O) Stipules (*P. ammericola*).

diamètre (mesures relevées sur les spécimens d'herbier) et leurs exocarpes peuvent être noirs, bleus, blancs, ou rouges. Le mode de dissémination est probablement endozoochore. Les tailles de la corolle et des fruits sont variables. Le mésocarpe peut être spongieux ou au contraire très fin. Les pyrènes sont hémisphériques ou plats, fortement ornementés ou lisse dorsalement, comportent ou non des PGS, l'endosperme n'est jamais ruminé, et aucun SCP n'a été observé (Tableau 7 ; Figures 16 à 23).

#### **4.5.3. Géographie et écologie**

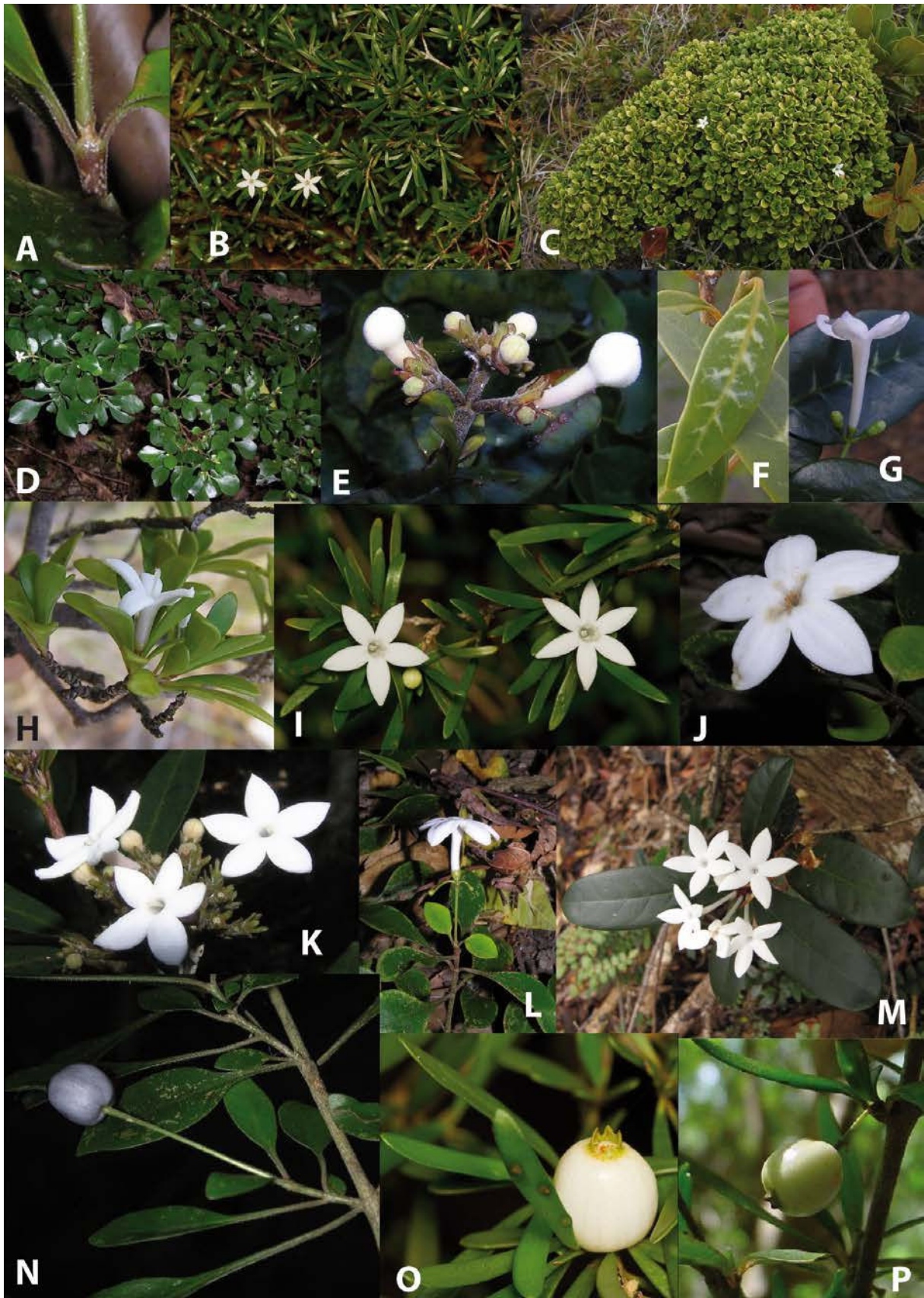
Cette lignée est présente sur toute la Grande Terre et sur toutes les petites îles adjacentes (Figure 15D). Elle est écologiquement très plastique car occupant une grande variété de niches écologiques. Elle croît sur terrains sédimentaires, ultramafiques et métamorphiques. En outre 61 % des espèces du clade sont capables de croître sur les sols dérivés des roches ultramafiques (cf. annexe 3). Elle est trouvée en forêt humide, forêt sclérophylle, maquis minier, savanes, à toutes les altitudes et pour des conditions pluviométriques variables.

### **5. Remaniements des concepts spécifiques et délimitation de lignées sous-génériques**

#### **5.1. Bilan nomenclatural des Psychotriaceae-Palicoureeae de Nouvelle-Calédonie**

Outre le remaniement des concepts génériques, les concepts d'espèces en Nouvelle-Calédonie ont été redéfinis. Les travaux de nomenclature et de taxonomie de cette étude ont permis de faire le tri dans l'abondance des noms existants (cf. *Article III*). Au total 31 noms d'espèces ont été lectotypifiés, ainsi que deux noms de genre et deux sous-espèces, tous groupes confondus (Tableau 6). Il a été possible de repérer un certain nombre de noms





**Figure 20 :** Illustrations de la diversité morphologique des *Psychotria* groupe *monanthos*. - A) Stipules (*P. « danielii »*); B) Port et habitat (*P. deverdiana*); C) Port et habitat (*P. micromyrtus*); D) Port et habitat (*P. nummularioides*); E) Boutons (*P. montrouzieri*); F) Feuilles (*P. coptosperma*); G) Fleur (*P. coptosperma*); H) Fleur (*P. micromyrtus*); I) Fleurs (*P. deverdiana*); J) Fleur (*P. « danielii »*); K) Fleurs (*P. montrouzieri*); L) Inflorescence (*P. « danielii »*); M) Inflorescence (*P. « jackiae »*); N) Fruit (*P. « danielii »*); O) Fruit (*P. deverdiana*); P) Fruit (*P. monanthos*).



illégitimes et invalides (*Article III*). Le bilan nomenclatural établit à 60 le nombre d'espèces de Psychotriaceae-Palicooureae néo-calédoniennes, acceptées et validement publiées selon les règles du Code International de Nomenclature Botanique (Tableau 6) et correspondant à des entités distinctes. Les autres noms valides, correspondant à certaines de ces espèces, mais publiés postérieurement, ont été placés en synonymie selon le principe de priorité du Code, soit 20 noms spécifiques et six sous-spécifiques. En outre, deux noms génériques et sept sous-génériques ont été placés comme synonymes de *Psychotria* (cf. *Article III*). Deux taxons spécifiques, correctement publiés, ne sont connus que des spécimen-types : *P. nathaliae* (Baill.) Guillaumin et *P. sagittalis* (Baill.) Guillaumin ex Barrabé & J.Florence ined., mais semblent très proches morphologiquement de *P. calothyrsa* (Baill.) Guillaumin et *P. ouatouensis* Guillaumin, respectivement. Les travaux ont également permis de délimiter 25 espèces nouvelles pour le clade NC2 et une pour les *Margaritopsis*, dont quatre ont fait l'objet d'une description formelle (*P. nigotei* Barrabé, *sp. nov. ined.*, *P. jackiae* Barrabé, *sp. nov. ined.*, *P. ireniae* Barrabé, *sp. nov. ined.*, et *P. veillonii* Barrabé, *sp. nov. ined.* ; cf. *Article IV*). Dans le cas du clade NC1, l'espèce *P. rupicola* apparaît polyphylétique (Figure 10 ; Tableau 6). Les investigations d'herbiers n'ont pas permis de trouver de caractères morphologiques suffisamment robustes pour différencier des espèces différentes parmi les spécimens d'herbier appartenant à cette entité. Le genre *Geophila* comporte toujours une seule espèce.

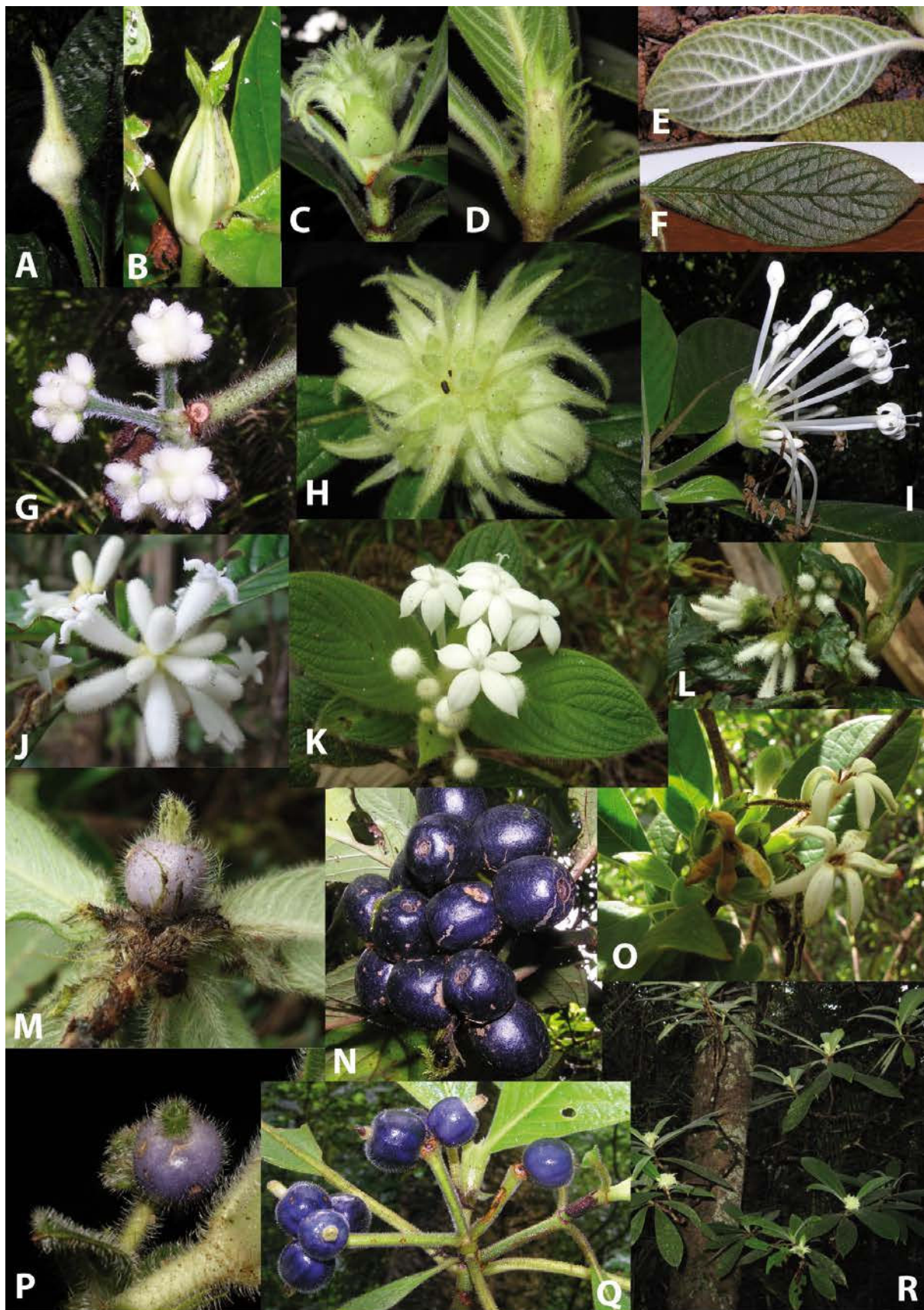
## **5.2. Evaluation de la richesse spécifique des Psychotriaceae-Palicooureae de Nouvelle-Calédonie**

L'ensemble des travaux de systématique de l'étude ont abouti à l'évaluation finale de la richesse des quatre lignées néo-calédoniennes de Psychotriaceae-Palicooureae (Tableau 8). La liste de toutes les espèces a pu être compilée et proposée pour une future révision

Tribu	Clade	Lignée	Statut	Espèce
Psychotriaceae	Psychotria clade NC2	groupe <i>goniocarpa</i>	Espèces acceptées	<i>Psychotria amieuensis</i> Guillaumin
		groupe <i>saltiensis</i>		<i>Psychotria ammericola</i> Guillaumin
		groupe <i>baillonii</i>		<i>Psychotria baillonii</i> Schltr.
		groupe <i>saltiensis</i>		<i>Psychotria baladensis</i> (Baill.) Guillaumin
		groupe <i>gabrielae</i>		<i>Psychotria belepensis</i> Barrabé & Mouly, nom. nov.
		groupe <i>monanthos</i>		<i>Psychotria bourailensis</i> Guillaumin
		groupe <i>calothyrsa</i>		<i>Psychotria brachylaena</i> (Baill.) Guillaumin
		groupe <i>monanthos</i>		<i>Psychotria callantha</i> (Baill.) Guillaumin
		groupe <i>gabrielae</i>		<i>Psychotria calorhamnus</i> (Baill.) Guillaumin ex Däniker
		groupe <i>calothyrsa</i>		<i>Psychotria calothyrsa</i> (Baill.) Guillaumin
		groupe <i>gabrielae</i>		<i>Psychotria canalensis</i> (Baill.) Guillaumin
		groupe <i>cardiochlamys</i>		<i>Psychotria cardiochlamys</i> (Baill.) Schltr.
		groupe <i>monanthos</i>		<i>Psychotria coptosperma</i> (Baill.) Guillaumin
		groupe <i>monanthos</i>		<i>Psychotria deverdiana</i> Guillaumin
		groupe <i>faguettii</i>		<i>Psychotria faguettii</i> (Baill.) Schltr.
		groupe <i>gabrielae</i>		<i>Psychotria ferdinandmuelleri</i> Guillaumin
		groupe <i>gabrielae</i>		<i>Psychotria frondosa</i> S.Moore
		groupe <i>faguettii</i>		<i>Psychotria fuscopilosa</i> Schltr.
		groupe <i>gabrielae</i>		<i>Psychotria gabrielae</i> (Baill.) Guillaumin
		groupe <i>goniocarpa</i>		<i>Psychotria gneissica</i> S.Moore
		groupe <i>goniocarpa</i>		<i>Psychotria goniocarpa</i> (Baill.) Guillaumin
		groupe <i>gabrielae</i>		<i>Psychotria guillauminiana</i> Barrabé & Mouly, nom. nov.
		groupe <i>baillonii</i>		<i>Psychotria hootmawaapensis</i> Barrabé & J.Florence, nom. nov.
		groupe <i>baillonii</i>		<i>Psychotria ianthina</i> Guillaumin
		groupe <i>poissoniana</i>		<i>Psychotria leratii</i> Guillaumin
		groupe <i>monanthos</i>		<i>Psychotria lycioides</i> (Baill.) Guillaumin
		groupe <i>microglossa</i>		<i>Psychotria macroglossa</i> (Baill.) Guillaumin
		groupe <i>microglossa</i>		<i>Psychotria microglossa</i> (Baill.) Guillaumin
		groupe <i>monanthos</i>		<i>Psychotria micromyrtus</i> (Baill.) Schltr.
		groupe <i>monanthos</i>		<i>Psychotria monanthos</i> (Baill.) Schltr.
		groupe <i>monanthos</i>		<i>Psychotria montrouzieri</i> Barrabé & J.Florence, nom. nov.
		groupe <i>monanthos</i>		<i>Psychotria nekouana</i> (Baill.) Guillaumin
		groupe <i>monanthos</i>		<i>Psychotria nummularioides</i> Baill. ex Guillaumin
		groupe <i>gabrielae</i>		<i>Psychotria oua-tlouensis</i> Guillaumin
		groupe <i>faguettii</i>		<i>Psychotria oubatchensis</i> Schltr.
		groupe <i>faguettii</i>		<i>Psychotria pancheri</i> (Baill.) Schltr.
		groupe <i>gabrielae</i>		<i>Psychotria pininsularis</i> Guillaumin
		groupe <i>poissoniana</i>		<i>Psychotria poissoniana</i> (Baill.) Guillaumin ex S.Moore
		groupe <i>saltiensis</i>		<i>Psychotria pseudomicrodaphne</i> Guillaumin
		groupe <i>poissoniana</i>		<i>Psychotria pubituba</i> S.Moore
		groupe <i>faguettii</i>		<i>Psychotria pulchrebracteata</i> Guillaumin
		groupe <i>goniocarpa</i>		<i>Psychotria roseotincta</i> S.Moore
		groupe <i>monanthos</i>		<i>Psychotria rosmarinifolia</i> (Baill.) Schltr.
		groupe <i>faguettii</i>		<i>Psychotria rubefacta</i> (S.Moore) Guillaumin
		groupe <i>saltiensis</i>		<i>Psychotria saltiensis</i> (S.Moore) Guillaumin
		groupe <i>schlechteriana</i>		<i>Psychotria schlechteriana</i> K.Krause
		groupe <i>faguettii</i>		<i>Psychotria schumanniana</i> Schltr.
		groupe <i>gabrielae</i>		<i>Psychotria semperflorens</i> (Pancher ex Beauvis.) Guillaumin
	groupe <i>monanthos</i>	<i>Psychotria spachiana</i> (Baill.) Guillaumin ex Barrabé & Mouly, comb. nov.		
	groupe <i>faguettii</i>	<i>Psychotria toninensis</i> S.Moore		
	groupe <i>trisulcata</i>	<i>Psychotria trisulcata</i> (Baill.) Guillaumin		
	groupe <i>faguettii</i>	<i>Psychotria vieillardii</i> (Baill.) Guillaumin		
	groupe <i>baillonii</i>	<i>Psychotria wagapensis</i> Guillaumin		
Psychotria clade NC1	groupe <i>rupicola</i>		<i>Psychotria comptonii</i> S.Moore	
			<i>Psychotria declieuxioides</i> S.Moore	
			<i>Psychotria rupicola</i> (Baill.) Schltr.	
Psychotriaceae	Psychotria clade NC2	groupe <i>faguettii</i>	Espèces nouvelles	<i>Psychotria "calosolis"</i> (Barrabé 645)
		groupe <i>faguettii</i>		<i>Psychotria "virotii"</i> (Viro 124)
		groupe <i>gabrielae</i>		<i>Psychotria "jaffrei"</i> (Jaffré 962)
		groupe <i>monanthos</i>		<i>Psychotria "flyschia"</i> (Schmid 2961)
		groupe <i>gabrielae</i>		<i>Psychotria "serpentina"</i> (Munzinger 4259)
		groupe <i>faguettii</i>		<i>Psychotria "butinii"</i> (Barrabé 1146a)
		groupe <i>faguettii</i>		<i>Psychotria "buerkii"</i> (Poullain 129)
		groupe <i>cardiochlamys</i>		<i>Psychotria "veillonii"</i> (Dagostini 71)
		groupe <i>faguettii</i>		<i>Psychotria "pillonii"</i> (Barrabé 796)
		groupe <i>faguettii</i>		<i>Psychotria "mcpersonii"</i> (MacKee 12586)
		groupe <i>faguettii</i>		<i>Psychotria "moulii"</i> (McPherson 6645)
		groupe <i>faguettii</i>		<i>Psychotria "ponciae"</i> (Barrabé 915)
		groupe <i>saltiensis</i>		<i>Psychotria "metamorphica"</i> (MacKee 35597)
		groupe <i>monanthos</i>		<i>Psychotria "jackiae"</i> (Barrabé 642)
		groupe <i>trisulcata</i>		<i>Psychotria "ireniae"</i> (Barrabé 831)
		groupe <i>poissoniana</i>		<i>Psychotria "xaracuensis"</i> (Barrabé 935 / Munzinger 4807)
		groupe <i>monanthos</i>		<i>Psychotria "mackei"</i> (MacKee 37178)
		groupe <i>monanthos</i>		<i>Psychotria "danielii"</i> (Barrabé 790)
		groupe <i>poissoniana</i>		<i>Psychotria "nigotii"</i> (Barrabé 981)
		groupe <i>gabrielae</i>		<i>Psychotria "hopkinsiae"</i> (Pillon 1419 / Pillon 1420)
		groupe <i>gabrielae</i>		<i>Psychotria "tontoutaensis"</i> (MacKee 30740)
		groupe <i>monanthos</i>		<i>Psychotria "grignonae"</i> (Fambart-Tinel 228)
		groupe <i>faguettii</i>		<i>Psychotria "schmidii"</i> (Viro 1553 / Mouly 757)
		groupe <i>faguettii</i>		<i>Psychotria "paicensis"</i> (Vandrot 258)
		groupe <i>gabrielae</i>		<i>Psychotria "douarrei"</i> (Fambart-tinel 231)
		groupe <i>calothyrsa</i> ?		Espèces connues uniquement du spécimen-type
groupe <i>gabrielae</i> ?	Espèces à statut incertain	<i>Psychotria sagittalis</i> (Baill.) Guillaumin ex Barrabé & J.Florence, comb. nov.		
groupe <i>gabrielae</i> ?		<i>Douarrea alba</i> Montrouz.		
groupe <i>monanthos</i> ?		<i>Psychotria artensis</i> (Montrouz.) Guillaumin		
groupe <i>faguettii</i> ?		<i>Psychotria lasiantha</i> Schltr. & K.Krause		
groupe <i>faguettii</i> ?		<i>Psychotria leucantha</i> Schltr. & K.Krause		
Palicoureeae	<i>Margaritopsis</i>	groupe <i>collina</i>	Espèces acceptées	<i>Margaritopsis collina</i> (Labill.) Barrabé & Mouly, comb. nov.
			Espèces nouvelles	<i>Margaritopsis lyciiflora</i> (Baill.) Barrabé & J.Florence, comb. nov.
	<i>Geophila</i>		Espèces acceptées	<i>Margaritopsis oleoides</i> (Baill.) Barrabé & Mouly, comb. nov.
			Espèces nouvelles	<i>Margaritopsis "ultramafica"</i> (McPherson 3327)
	<i>Geophila</i>		Espèces acceptées	<i>Geophila repens</i> (L.) I.M.Johnst.

**Tableau 8 :** Liste finale des espèces de Psychotriaceae-Palicoureeae de Nouvelle-Calédonie, incluant les espèces valides et acceptées, nouvelles, connues uniquement du spécimen-type et à statut incertain.





**Figure 21** : Illustrations de la diversité morphologique des *Psychotria* groupe *faguetaii*. – A) Stipules (*P. faguetaii*) ; B) Stipules (*P. pancheri*) ; C) Stipules (*P. rubefacta*) ; D) Stipules (*P. « schmidii »*) ; E) Feuilles (*P. fuscopilosa*) ; F) Feuilles (*P. « moulii »*) ; G) Boutons (*P. faguetaii*) ; Boutons (*P. rubefacta*) ; I) (*P. « pillonii »*) ; J) Fleurs (*P. faguetaii*) ; K) Inflorescence (*P. pulchrebracteata*) ; L) Boutons (*P. « ponciae »*) ; M) Fruit (*P. pulchrebracteata*) ; N) Fruits (*P. pancheri*) ; O) Fleurs (*P. « calosolis »*) ; P) Fruits (*P. « butinii »*) ; Q) Infrutescence (*P. « pillonii »*) ; R) Port et habitat (*P. rubefacta*).

taxonomique de la tribu à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie (Tableau 8). La lignée des *Geophila* comporte donc une espèce, et celle des *Margaritopsis* quatre. Le clade des *Psychotria* NC1 présente trois (voire quatre) espèces (cf. paragraphe précédent). C'est dans le clade des *Psychotria* NC2 que les modifications taxonomiques les plus importantes sont observées, compte tenu du grand nombre de noms synonymes, invalides et illégitimes (cf. *Article III*). Les estimations les plus récentes élevaient la richesse du groupe à 62 (Guillaumin, 1930), 64 (Guillaumin, 1948) puis 80 (Jaffré et al., 2001). Cette richesse reste presque similaire suite au remaniement des concepts spécifiques puisque 78 espèces au total ont été délimitées dans cette étude (Tableau 6).

### **5.3. Délimitation morphologique de groupes sous-génériques**

Les difficultés de caractérisation morphologique du groupe NC2 sont à mettre en lien avec sa vaste richesse spécifique. Suite aux investigations systématiques effectuées, 12 groupes non formels à l'intérieur du clade ont pu être délimités sur une base morphologique. Un tableau d'identification pratique a ainsi été produit (Tableau 9). Certains groupes sont supportés par un unique caractère (stipules cordiformes englobant entièrement l'inflorescence dans le groupe *cardiochlamys*, ou encore les axes de l'inflorescence toujours plats dans le groupe *baillonii*). Souvent, seule une combinaison diagnostique de caractères permet de les distinguer.

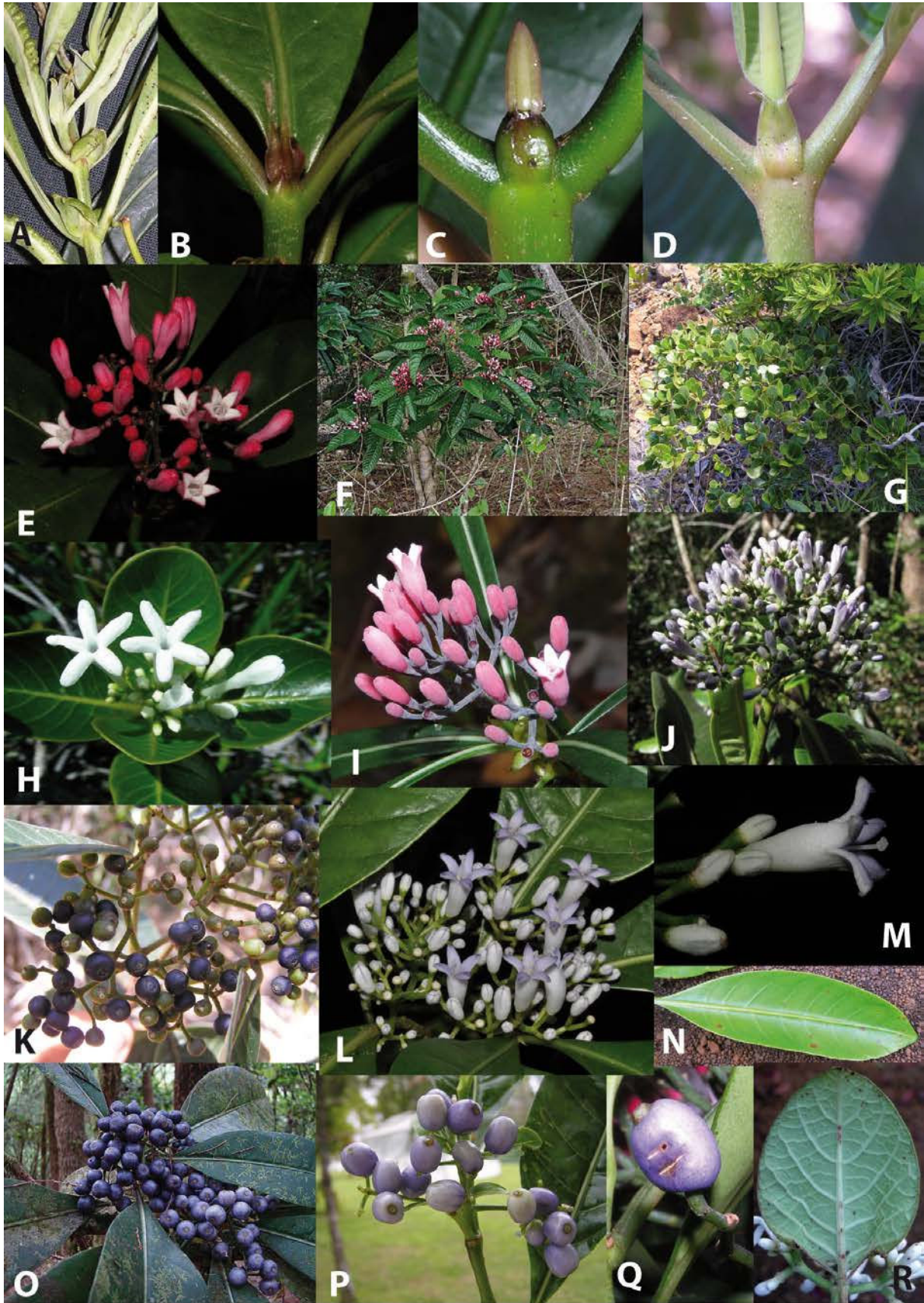
Les modes de pollinisation n'ont pas pu être identifiés dans cette étude. Aucune structure nectarifère (p.ex. disques nectarifères floraux), ni aucun parfum distinguable n'ont été relevés lors des sorties de terrain. Toutefois des différences majeures dans les types floraux sont observées d'un groupe à l'autre (Figures 16 à 22). Par exemple, dans le groupe des *gabriellae*, les fleurs sont très souvent glabres, généralement vivement colorées (roses ou bleues, parfois blanches ; Figure 22), évasées et de tailles moyennes (comprises entre 0,5 et 2



		groupe baillonii	groupe calothyrsa	groupe cardiochlamys	groupe faguettii	groupe gabriellae	groupe gonicarpa	groupe microglossa	groupe monanthos	groupe poissoniana	groupe saltiensis	groupe schlechteriana	groupe trisulcata
Type biologique	arbrisseaux semi-rampants								x		x		
	arbustes	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	petits arbres											x	
Couleur de la feuille	verte unicolore	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	verte panachée de blanc								x				x
Longueur de la feuille (Lf)	Lf < 2 cm								x				
	2 cm < Lf < 10 cm			x	x	x	x	x	x		x	x	x
	Lf > 10 cm	x	x		x	x	x			x			
Pilosité de la feuille	glabre	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x
	pubérulente				x	x			x		x	x	
	tomenteuse				x					x			
	duveteuse	x			x	x				x			
Type de stipules	calyptrés				x								
	réduites et tronquées											x	x
	bifurquées		x			x	x		x	x			
	cordées			x									
	gainées	x				x							
Couleur de l'axe d'inflorescence	vert	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x
	blanc bleuté									x			
Forme de l'axe de l'inflorescence	rond		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	plat	x											
Port de l'inflorescence	dressée		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	pendante	x	x		x		x		x				
Structure de l'inflorescence	uniflore (biflore)								x				
	triflore			x				x					x
	cyme pluriflore	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	
	glomérules suspendus				x								
Inflorescence condensée	non	x	x	x	x	x		x	x			x	
	oui			x	x			x	x	x	x		x
Couleur de la fleur	blanche	x	x	x	x	x	x	x	x		x		x
	blanche et rosée						x		x				
	bleue					x				x	x		
	rose					x							
	verte	x											x
Pilosité externe de la corolle	glabre	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	pubérulente	x				x			x			x	
	hirsute				x					x	x		
	tomenteuse		x	x					x	x			
Longueur du tube de la corolle (Lc)	Lc < 0,5 cm	x											x
	0,5 cm < Lc < 2 cm		x	x		x	x	x	x	x	x		x
	2 cm < Lc < 5 cm				x								
Couleur du fruit	blanc	x	x			x	x		x				x
	bleu gris			x	x	x		x			x		
	bleu métallique				x								
	bleu outremer				x								
	noir bleuté				x	x	x			x	x	x	
	rouge						x						
Pilosité du fruit	glabre	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x
	pileux			x	x	x				x	x	x	
Diamètre du fruit (D)	D < 0,5 cm				x				x				x
	0,5 cm < D < 1 cm	x	x	x	x	x				x	x		
	1 cm < D < 2 cm				x	x	x		x				x
Forme du pyrène	plat				x								
	hémisphérique	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x
Fentes de prégermination	absentes			x	x								x
	2 marginales, ventrales	x			x	x	x	x	x	x			x
	trou basal, ventral			x					x	x	x		
Ornementation de la face dorsale du pyrène	une unique crête apicale, en forme d'aileron				x								
	une dépression centrale, avec des marges involutées				x								
	plusieurs crêtes			x									x
	cannelée					x		x	x		x	x	
	striée avec une crête						x						
	une excavation	x								x			
	pas d'ornementation		x	x		x			x				
	une arête fine					x							
deux excavations					x				x				
Base du pyrene	scindée en 2 cornes	x					x						
	ronde	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x

**Tableau 9 :** Tableaux d'identification pratique des 12 douze groupes informels du clade *Psychotria* NC2.



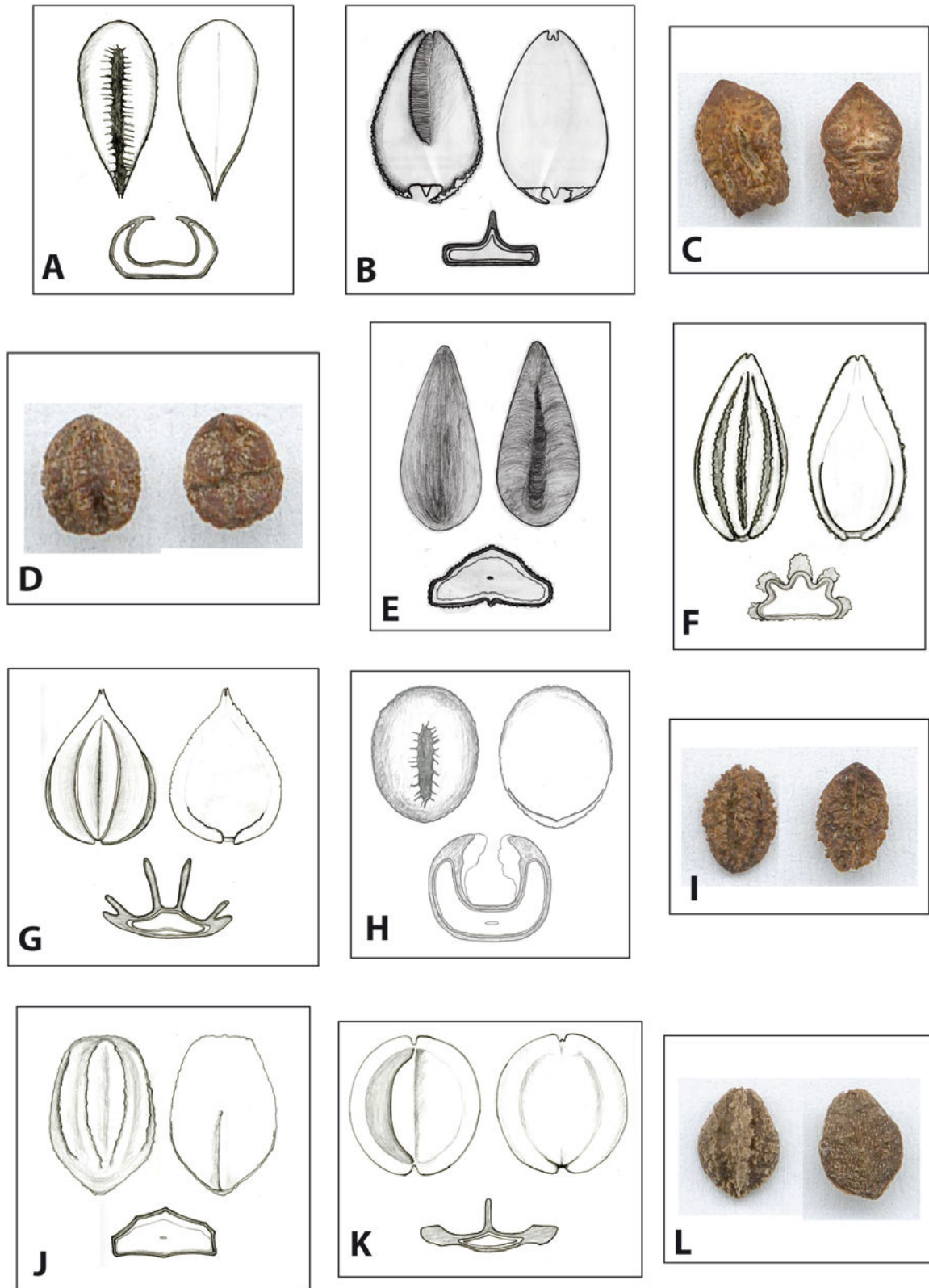


**Figure 22** : Illustrations de la diversité morphologique des *Psychotria* groupe *gabriellae*. - A) Stipules (*P. ferdinandimuelleri*) ; B) Stipules (*P. gabriellae*) ; C) Stipules (*P. semperflorens*) ; D) Stipules (*P. frondosa*) ; E) Inflorescence (*P. gabriellae*) ; F) Port et habitat (*P. gabriellae*) ; G) Port et habitat (*P. calorhamnus*) ; H) Fleurs (*P. calorhamnus*) ; I) Inflorescence (*P. ferdinandimuelleri*) ; J) Inflorescence (*P. oua-tilouensis*) ; K) Infrutescence (*P. oua-tilouensis*) ; L) Inflorescence (*P. sp. Tchamba*) ; M) Fleurs (*P. sp. Tchingou*) ; N) Feuilles (*P. semperflorens*) ; O) Infrutescence (*P. gabriellae*) ; P) Fruits (*P. gabriellae*) ; Q) Fruits (*P. belepensis*) ; R) Feuilles (*P. frondosa*).

cm de longueur). Les corolles sont fréquemment fendues latéralement, vraisemblablement par des coups de bec d'oiseau (obs. pers.). Des fleurs de l'espèce *P. gabriellae* (Baill.) Guillaumin sont même visitées par des individus de sucrier écarlate (*Myzomela caledonica* Forbes, 1879 ; J.Munzinger, comm. pers.) ; tel observé chez le genre *Thiollierea* (obs. pers.), ou encore chez un certain nombre d'autres genres de l'archipel (Kato & Kawakita, 2004). Chez l'espèce *P. schlechteriana* K.Krause, la corolle est très réduite (inférieure à 0,5 cm de longueur), papilleuse et de couleur terne (vert pâle ; Figure 17). Dans le groupe *faguetii* certaines espèces ont des corolles blanc pur, longuement tubulaires (entre 2 et 5 cm de longueur ; Figure 21), généralement fortement pileuses, à lobes élargis et étalés, rappelant une pollinisation par des papillons de nuit (Faegri & van der Pijl, 1979 ; Proctor et al., 1996), identifiée comme un des modes prévalent en Nouvelle-Calédonie (Kato & Kawakita, 2004). Le polymorphisme floral observé d'un groupe à l'autre laisse présager l'existence de modes de pollinisation différents nécessitant de plus amples investigations. En outre, bien que le mode de dispersion soit dans tous les cas endozoochore, les variations importantes observées dans la taille et la couleur du fruit (Figures 16 à 23), laissent supposer que les vecteurs biotiques soient également différents entre les groupes.

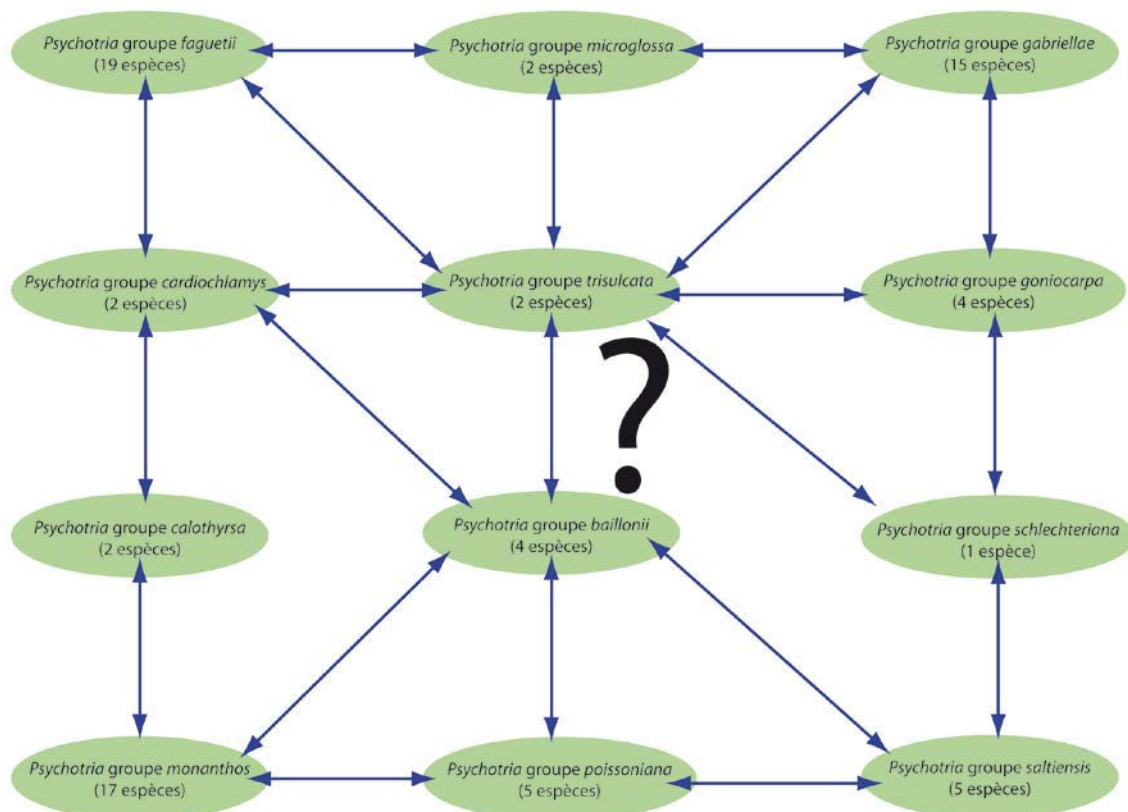
La richesse spécifique observée est déséquilibrée entre les 12 groupes (Figure 24). Le groupe *schlechteriana* comporte une unique espèce. Les groupes *calothyrsa*, *cardiochlamys*, *microglossa* et *trisulcata* ont chacun deux espèces. Les groupes *baillonii* et *goniocarpa* possèdent chacun quatre espèces. Les groupes *poissoniana* et *saltiensis* comportent chacun cinq espèces. Enfin les groupes *gabriellae*, *monanthos* et *faguetii* présentent respectivement 15, 17 et 19 espèces (Figure 24). Ainsi la monophylie de chacun de ces groupes informels reste à être testée pour savoir si chacun d'eux forment une lignée naturelle, ainsi que les relations de parenté qui les relieraient (Figure 24).





**Figure 23 :** Illustrations de la diversité morphologique des pyrènes chez les *Psychotria* clade NC2. Pour les illustrations : vue dorsale, en haut à gauche ; vue ventrale, en haut à droite ; coupe transversale, en bas. Pour les photos : vue dorsale, à gauche ; vue ventrale, à droite. - A) *P. groupe baillonii* (*P. hootmawaa-pensis*, Mackee 31159) ; B) *P. groupe goniocarpa* (*P. goniocarpa*, Barrabé 825) ; C) *P. groupe calothyrsa* (*P. calothyrsa*, Pillon 1166) ; D) *P. groupe schlechteriana* (*P. schlechteriana*, Mouly 869) ; E) *P. groupe cardiochlamys* (*P. cardiochlamys*, Mackee 26201) ; F) *P. groupe microglossa* (*P. macroglossa*, Mackee 28433) ; G) *P. groupe trisulcata* (*P. « ireniae »*, MacKee 28372) ; H) *P. groupe poissoniana* (*P. pubituba*, McPherson 2533) ; I) *P. groupe saltiensis* (*P. ammericola*, Mouly 79) ; J) *P. groupe monanthos* (*P. calliantha*, Balansa 2052) ; K) *P. groupe faguettii* (*P. « calosolis »*, Mouly 855) ; L) *P. groupe gabriellae* (*P. « hopkinsiae »*, Pillon 1420).





**Figure 24 :** Richesses spécifiques des douze groupes informels de *Psychotria* clade NC2. Les flèches et le point d'interrogation indiquent que leurs monophylies doivent être testées et que les relations phylogénétiques entre eux doivent être établies.



### III. ORIGINE DU GENRE *PSYCHOTRIA* ET DE SES GENRES ALLIÉS DANS LE PACIFIQUE ET EN NOUVELLE-CALÉDONIE

Préambule: Quatre lignées de Psychotriaceae-Palicooureae ont été précédemment mises en évidence pour la Nouvelle-Calédonie, et cinq pour la région Indo-Pacifique. Cette partie de l'étude s'appuie sur les résultats phylogénétiques précédents (cf. chapitre II ; cf. *Article I*) ainsi que sur ceux issus d'une datation moléculaire (cf. *Article V*) pour déterminer l'origine biogéographique et temporelle des lignées majeures de Psychotriaceae-Palicooureae présentes dans la région Indo-Pacifique (et notamment dans les archipels du Pacifique), avec une attention particulière pour la Nouvelle-Calédonie. Les caractéristiques biologiques, écologiques et géographiques des différentes lignées de ce territoire ont été étudiées pour mieux appréhender leur parcours évolutifs propres.

#### 1. La région Indo-Pacifique, vase collecteur ou source d'espèces ?

##### 1.1. Caractéristiques de la région Indo-Pacifique

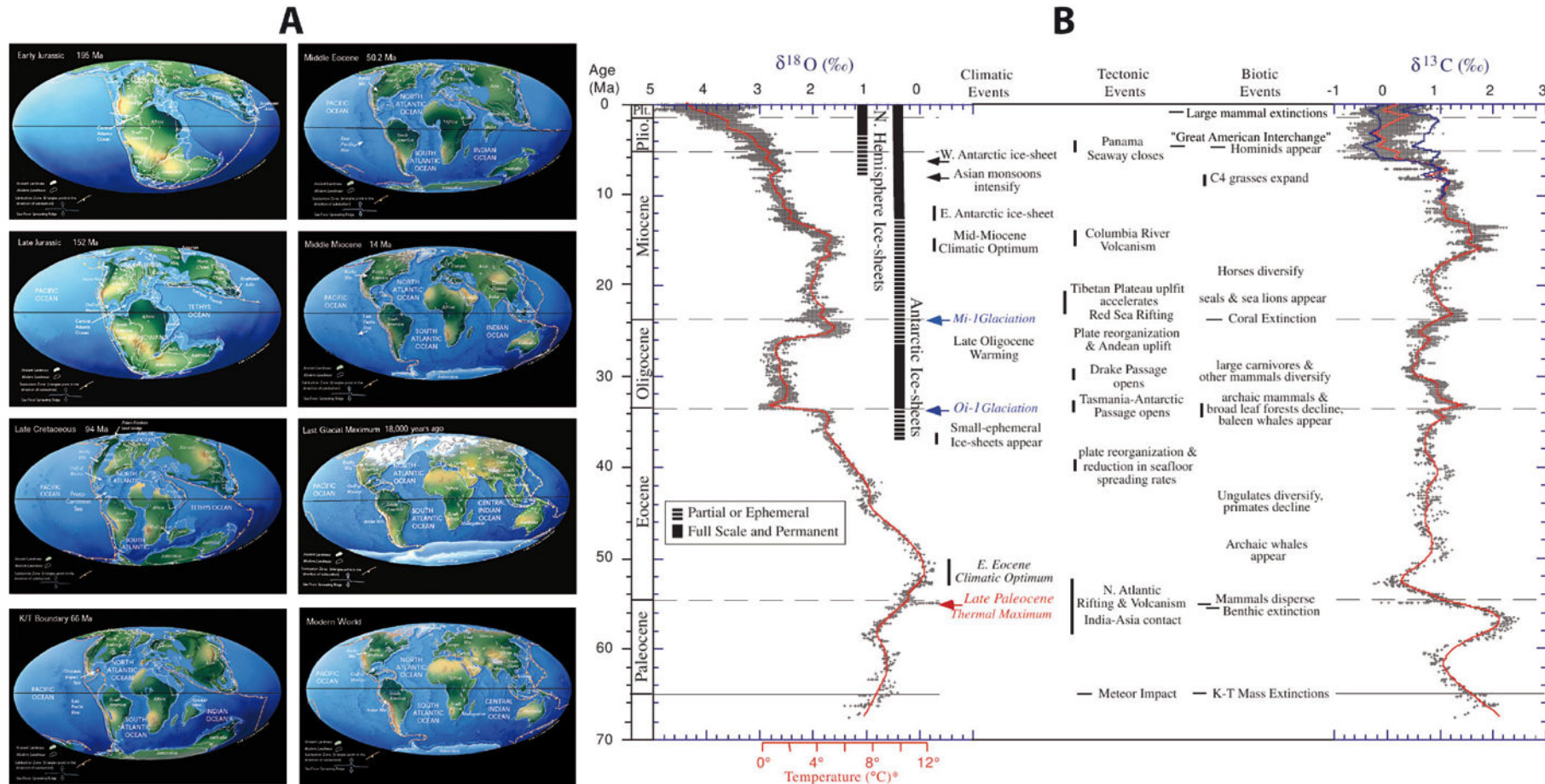
###### 1.1.1. Histoires géologique et climatique

La région Indo-Pacifique, comme toute grande région de la ceinture intertropicale, est un centre de richesse végétale, dynamique en termes évolutif (Turner et al., 2001 ; van Welzen et al., 2003 ; Lohman et al., 2011). Elle s'étend longitudinalement depuis l'Indonésie occidentale jusqu'aux archipels isolés de Polynésie Française, et latitudinalement depuis Hawaii jusqu'à la Nouvelle-Zélande (Figure 1). L'histoire géologique de la région est complexe (car résultant de plusieurs évènements séparés dans le temps et l'espace) : dislocation du Gondwana à partir du Jurassique, collisions de plusieurs plaques océaniques et continentales entraînant, entre autres, la formation de l'archipel Indonésien, émergence des

îles volcaniques du Pacifique durant le Néogène, etc... (Figure 25 ; Turner et al., 2001 ; Lohman et al., 2011). Par conséquent les unités biogéographiques qui la composent, couvrent deux paléocontinents (Gondwana et Laurasia), et sont de natures géologiques diverses : extensions continentales partiellement submergées par la mer (Sonde et Wallacea), îles continentales (Nouvelle-Guinée, Australie), et archipels de petites tailles d'origine volcanique (Fidji, Hawaii, archipels de la Polynésie Française) ou d'origine continentale (Nouvelle-Calédonie ; Figure 1). La région a également été affectée par des fluctuations climatiques (Kemp, 1978 ; Lohman et al., 2011), comme l'optimum climatique du milieu du Miocène (MMCO) ou les cycles glaciaires / interglaciaires (fluctuations du niveau des mers, et périodes alternant exondations et inondations des terres), aboutissant dans certains secteurs à la mise en place de régimes climatiques uniques (Figure 25 ; Zachos et al., 2001) : le climat aride australien durant le Néogène ou encore le régime des moussons durant le Miocène Inférieur, de la Malaisie jusqu'au Cape York (Australie ; Crisp et al., 2004). L'ensemble de ces évènements passés a permis l'établissement d'une flore originale et d'habitats parfois uniques (forêts à Dipterocarpaceae, désert australien, mangroves à gradient différentiel) dont les compositions et caractéristiques tranchent nettement avec les autres grandes régions tropicales (Mueller-Dombois & Fosberg, 1998 ; Mueller-Dombois, 2002 ; Ricklefs et al., 2006 ; Léopold et al., 2013).

### **1.1.2. Une flore marquée par les évènements géologiques**

Un des intérêts majeurs des biogéographes contemporains s'est porté sur les origines temporelle et géographique de la flore Indo-Pacifique à une large échelle (Renner, 2004 ; Sanmartín & Ronquist, 2004 ; Barker et al., 2007 ; Clark et al., 2009 ; Harbaugh et al., 2009 ; Janssens et al., 2009 ; Thomas et al., 2012). Leurs travaux ont été guidés par plusieurs questions dont : Quelles ont été les époques géologiques marquantes pour la mise en place de



**Figure 25** : Evènements géologiques au cours du temps à l'échelle mondiale : A) configuration des continents depuis le Jurassique Inférieur (images téléchargées sur le site internet <http://www.scotese.com/> ; B) fluctuations climatiques depuis le Crétacé Supérieur d'après Zachos et al. (2001).

la flore native ? Cette flore peut-elle être considérée comme source ou vase collecteur d'espèces ? Quels ont été les modes de colonisation développés par les groupes de plantes dans cette région ? Enfin est-il possible de mettre en lien la distribution actuelle de grandes lignées de plantes de la région avec les évènements géologiques précédemment cités, qui auraient alors contraint leur évolution ?

Un certain nombre de schémas biogéographiques et d'histoires évolutives ont déjà pu être identifiés dans la région (Turner et al., 2001 ; van Welzen et al., 2003 ; Lohman et al., 2011). Des lignées de plantes, tels les genres *Astelia* Banks & Sol. ex R.Br. (Asteliaceae, Birch et al., 2012), *Agathis* (Biffin et al., 2010), *Araucaria* (Setoguchi et al., 1998), ou encore *Nothofagus* (Setoguchi et al., 1997), ont des distributions géographiques dites gondwaniennes qui, en réalité, sont le résultat d'évènements de dispersion plutôt que consécutifs à la dislocation des continents (vicariance). Dans d'autres cas, la distribution actuelle des espèces reflète l'existence de lignes dites biogéographiques, de part et d'autre desquelles les compositions floristiques ou faunistiques apparaissent différentes (ligne de Wallace en Indonésie, Wallace, 1786, Stelbrink et al., 2012, ou encore la ligne de Cheesman à Vanuatu, Hamilton et al., 2010).

Certaines lignées de plantes ont connu des diversifications intenses sur de larges aires géographiques (*Cyrtandra* J.R.Forst. & G.Forst., Gesneriaceae, Cronk et al., 2005, Clark et al., 2009 ; *Syzygium*, Biffin et al., 2006 ; *Pittosporum*, Gemmil et al., 2002), mais dans certains cas, de façon plus limitée géographiquement comme en Asie du Sud-Est et en Indonésie (p.ex. *Alocasia* (Schott) G.Don, Araceae, Nauheimer et al., 2011), en Australie (*Eucalyptus* L'Hér., Myrtaceae, Crisp et al., 2004), ou encore en Nouvelle-Zélande (*Veronica* L., Scrophulariaceae, Wagstaff et al., 2002). Dans d'autres cas, les radiations de plantes ont été plus modérées et endémiques d'archipels reculés (*Codia* et *Pancheria* Brongn. & Gris en Nouvelle-Calédonie, Cunoniaceae, Pillon, 2008 ; *Argyroxiphium* DC., *Wilkesia* A.Gray et *Dubautia* Gaudich., à

Hawaii, Asteraceae, Baldwin et al., 1990 ; *Fitchia* Hook.f. en Polynésie Française, Asteraceae, Carlquist & Grant, 1963). Enfin certaines familles de plantes, aujourd'hui peu diversifiées, sont considérées comme des reliques (derniers survivants de lignées autrefois davantage diversifiées) parmi les Angiospermes, telles les Amborellaceae en Nouvelle-Calédonie (une espèce, Virot, 1956), les Degeneriaceae à Fidji (une à deux espèces, Smith & Darwin, 1981), les Himantandraceae en Malésie et Australie (deux espèces), et les Eupomatiaceae en Australie et Nouvelle-Guinée (trois espèces, The Angiosperm Phylogeny Group, 2009).

## **1.2. Apparition des Psychotrieae-Palicoureeae à l'échelle mondiale**

C'est dans un contexte géologique, géographique et climatique complexe que vient s'inscrire l'histoire des Psychotrieae-Palicoureeae, largement représentées à l'échelle de la région Indo-Pacifique. Les analyses conduites dans cette étude ont permis d'émettre, pour chacune des deux tribus, des hypothèses sur leurs histoires biogéographiques et temporelles, qu'il conviendra toutefois de confirmer à travers de futurs travaux admettant des échantillonnages plus exhaustifs, et portant spécifiquement sur ces thématiques historiques.

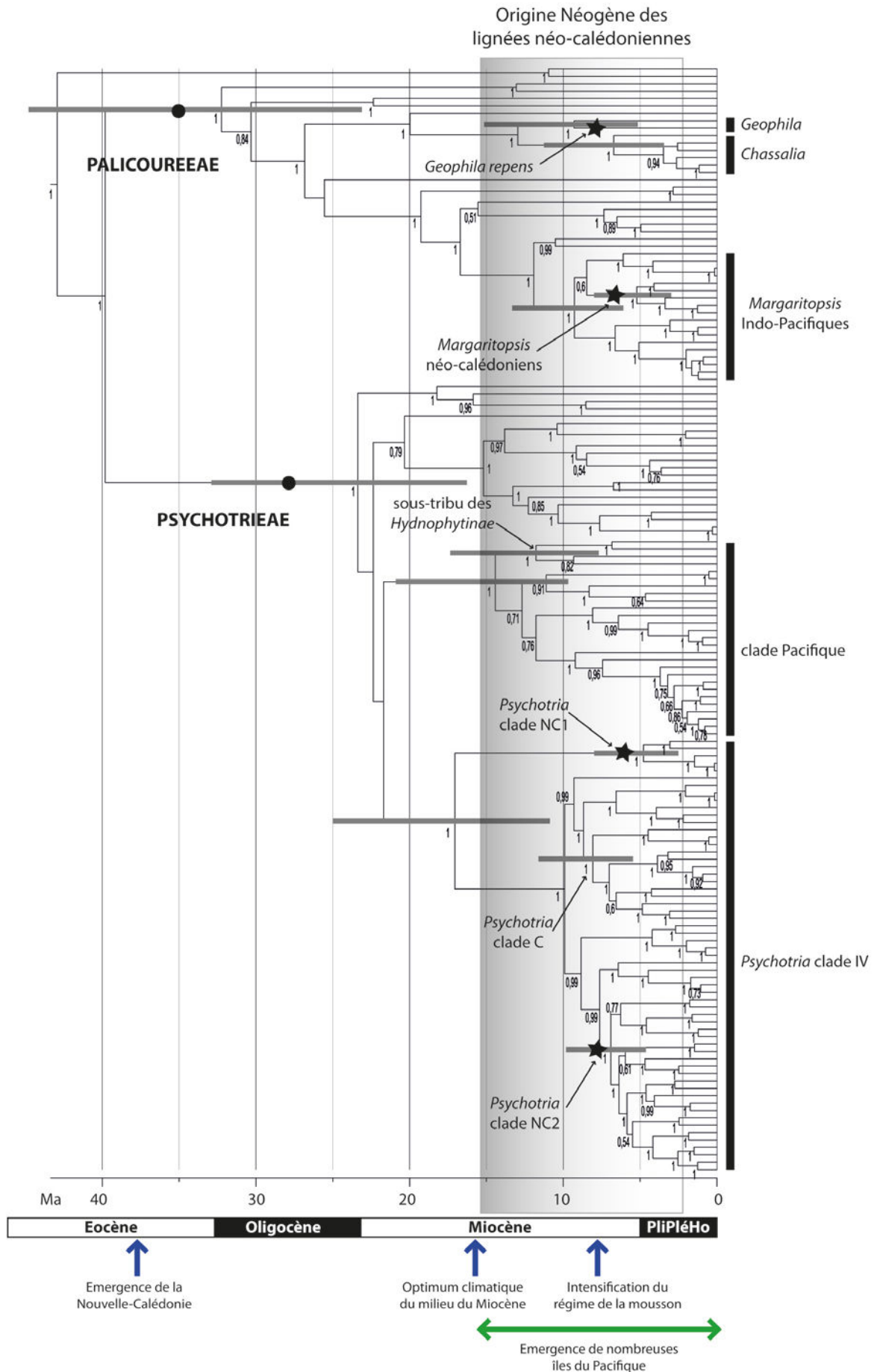
Les Psychotrieae-Palicoureeae sont très riches en termes d'espèces comme, par ailleurs d'autres tribus de Rubiaceae pantropicales (Ixoreae > 500 espèces, Mouly et al., 2009a ; Gardenieae, 500-600 espèces, Mouly et al., soumis ; Urophyllaeae, ca. 240 espèces, Smedmark et al., 2008, Smedmark et al., 2010 ; Vanguerieae, 600-700 espèces, Razafimandimbison et al., 2009). La fréquence et / ou l'importance des radiations, qui ont rythmé l'évolution des Psychotrieae-Palicoureeae au cours du temps, et permis d'aboutir à la large diversification du groupe que l'on connaît aujourd'hui, tiennent probablement, et pour partie, leurs origines dans un mode de vie essentiellement arbustif (cycles de vie courts) associé à un mode de dispersion principalement zoochore (favorisant les dispersions de

graines sur de longues distances ; Eriksson & Bremer, 1992 ; Bremer, 2009 ; Givnish, 2010), expliquant cet important succès à s'établir sous tous les tropiques du globe.

L'apparition des Psychotrieae-Palicoureeae serait contemporaine de l'Eocène (âge de la couronne compris entre 30 et 54 Ma ; Figure 26 ; Tableau 10), bien que des études antérieures l'aient datée de l'Oligocène (Lemaire et al., 2011 ; Manns et al., 2012). Les deux tribus sont donc jeunes et leur apparition est largement postérieure à la dislocation des paléocontinents (Jurassique ; Figure 25). Leurs radiations internes datent au maximum de l'Eocène, époque durant laquelle la configuration des continents était presque similaire à celle d'aujourd'hui (Figure 25), avec des positions longitudinales et latitudinales des terres émergées légèrement différentes. Certaines connexions terrestres étaient encore présentes (détroit de Bering ; Gladenkov et al., 2002) et d'autres absentes (isthme de Panama ; Keigwin, 1978).

Ainsi les distributions actuelles des lignées internes des Psychotrieae-Palicoureeae ne résultent pas de la fragmentation du Gondwana, mais plutôt d'évènements multiples de dispersions par des voies continentales (entre l'Afrique et l'Asie), à travers les océans (sur de longues distances ; de Queiroz, 2005 ; Nathan, 2006 ; Gillespie et al., 2012), ou encore grâce à l'existence d'archipels tremplins (les routes de type « stepping-stone » ; Wright et al., 2001 ; Whittaker & Fernández-Palacios, 2007 ; Harbaugh et al., 2009 ; Keppel et al., 2009). En outre, la divergence de chacune des deux tribus n'est pas simultanée, puisque les Palicoureeae sont apparues avant les Psychotrieae (Figure 26 ; Tableau 10), suggérant des histoires évolutives différentes.

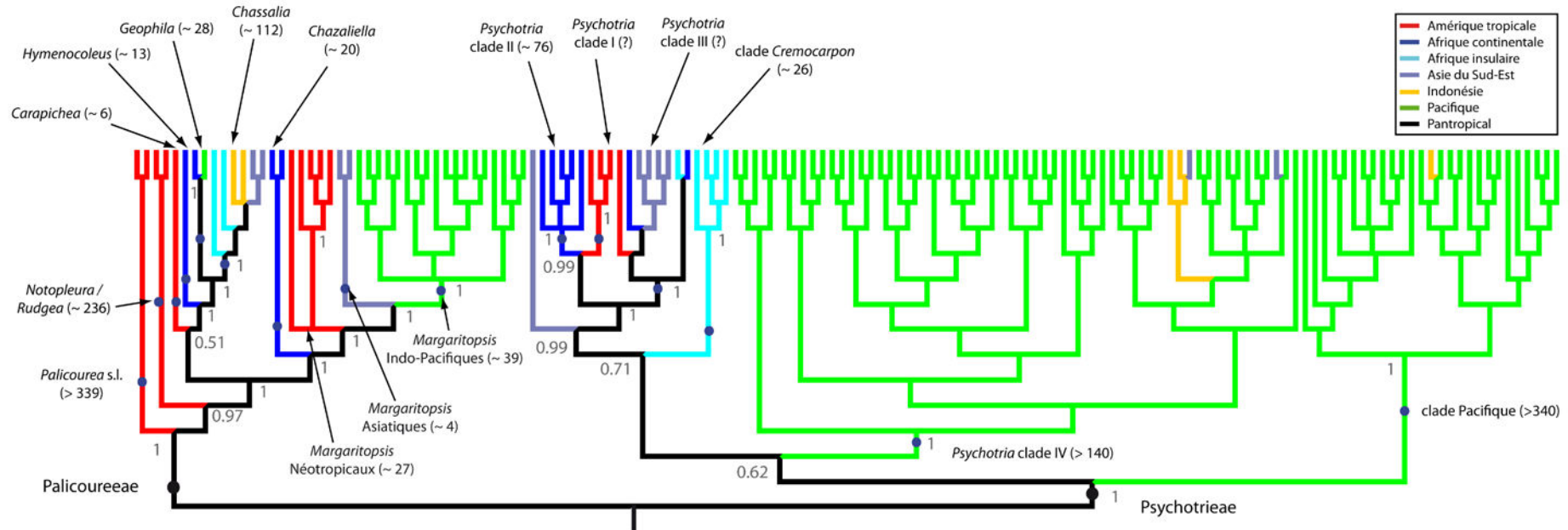




**Figure 26 :** Origine temporelle des lignées de Psychotriaceae-Palicoureeae de la région Indo-Pacifique et de Nouvelle-Calédonie. L'arbre phylogénétique ultramétrique est issu d'analyses de datation, présentées dans l'Article V (jeu de données « Psy-Pal », cf. annexes 1 et 2). Les étoiles indiquent les lignées néo-calédoniennes. Les probabilités à posteriori, supérieures à 0,5, sont indiquées sous chaque nœud. Les barres grises correspondent à l'intervalle 95 % HPD des âges de divergence des nœuds d'intérêt. L'abréviation PliPléHo, utilisée sur l'échelle des temps géologiques, indique les époques du Pliocène, Pléistocène et Holocène.

### 1.3. La région Indo-Pacifique, vase collecteur d'espèces

La richesse spécifique des Palicoureeae est principalement concentrée sous les néotropiques (environ 610 espèces sur les quelques 800 estimées à l'échelle du globe ; Figures 12 et 27 ; cf. chapitre II ; Govaerts et al., 2012), et pourrait y être considérablement augmentée par le transfert d'une majorité des espèces de *Psychotria* appartenant au sous-genre *Heteropsychotria* dans le genre *Palicourea* (cf. chapitre II). L'apparition de la lignée est localisée entre deux époques géologiques : l'Eocène Supérieur et l'Oligocène Inférieur (âge médian de la couronne d'environ 32 Ma ; Figure 26 ; Tableau 10), coïncidant avec le début de la glaciation Oligocène, ainsi que la formation de la calotte Antarctique (Figure 25 ; Zachos et al., 2001). Considérant la phylogénie des Palicoureeae (Figures 8 et 27), son berceau serait localisé en Amérique Tropicale, puisque les 3 groupes les plus riches sont néotropicaux (plus de 330 espèces pour *Palicourea*, environ 100 pour *Notopleura*, et 130 pour *Rudgea* ; cf. chapitre II ; Figure 12), et placés à la base de l'arbre des Palicoureeae de manière imbriquée (Figure 27). Des radiations plus modestes y sont également observées (p.ex. environ six espèces de *Carapichea*, 27 espèces de *Margaritopsis* ; Figures 12 et 27). Des dispersions vers les autres régions tropicales semblent avoir eu lieu, suivies par des radiations locales plus modérées (*Hymenocoleus* et *Chazaliella* en Afrique continentale ; *Chassalia* et *Margaritopsis* en Afrique, Asie tropicale, Indonésie et dans le Pacifique ; Figure 27). La région Indo-Pacifique aurait donc bien servi de vase collecteur d'espèces, du moins pour les Palicoureeae, en provenance des néotropiques, tel qu'observé pour d'autres groupes diversifiés de plantes : les Cinchonoideae (Rubiaceae ; Manns et al., 2012), ou les Gesneriaceae (Woo et al., 2011 ; Perret et al., 2013).



**Figure 27** : Répartitions géographiques des lignées majeures de Psychotriaceae-Palicoureaeae à l'échelle mondiale, transposées sur l'arbre phylogénétique « half-compatible » issu des analyses en inférence bayésienne à partir du jeu de données « Psy-Pal » (annexes 1 et 2). Les probabilités à posteriori sont indiquées sous chaque nœud d'intérêt. L'origine géographique de chaque spécimen de l'arbre est figurée selon le code couleur affiché en haut à droite. Les nombres d'espèces (estimés) sont indiqués suite au bilan de classification des deux tribus (cf. chapitre II).

	Age de la racine (Ma)	95 % HPD âge de la racine (Ma)	Age de la couronne (Ma)	95 % HPD âge de la couronne (Ma)
<b>Divergence Psychotrieeae-Palicoureeae</b>			39.81	30.55-54.43
<b>Palicoureeae</b>	39.81	30.55-54.43	32.24	23.1-44.8
<i>Geophila</i>	12.96	7.67-19.44	9.3	5.15-15.15
<i>Chassalia</i>	12.96	7.67-19.44	6.72	3.44-11.26
<i>Margaritopsis</i> Indo-Pacifique	11.92	7.96-17.14	9.27	6.09-13.33
<i>Margaritopsis</i> néo-calédoniens	8.47	5.56-12.33	5.21	2.97-7.99
<b>Psychotrieeae</b>	39.81	30.55-54.43	23.37	16.27-32.9
Clade Pacifique	21.69	14.84-30.24	14.43	9.67-20.9
Hydnophytinae	14.43	9.67-20.9	11.78	7.69-17.36
<i>Psychotria</i> clade IV	21.69	14.84-30.24	17.06	10.86-25.01
<i>Psychotria</i> clade NC1	17.06	10.86-25.01	4.78	2.5-7.99
<i>Psychotria</i> clade C	8.69	5.83-12.37	8.07	5.46-11.61
<i>Psychotria</i> clade NC2	7.63	5.09-10.85	6.69	4.62-9.82

**Tableau 10 :** Ages de divergence des lignées de Psychotrieeae-Palicoureeae de la région Indo-Pacifique (non surlignées) et de la Nouvelle-Calédonie (surlignées en gris). Les âges des racines et couronnes sont indiqués en millions d'années (Ma), ainsi que leurs marges d'incertitudes (intervalle 95 % HPD).

#### 1.4. La région Indo-Pacifique, source d'espèces ?

Dans le cas des Psychotrieeae, la richesse spécifique est répartie de façon plus équilibrée entre les différentes régions tropicales (Figure 12 ; Govaerts et al., 2012), même si plus d'un tiers des espèces de la tribu est présent dans la région Indo-Pacifique (environ 880 sur un total mondial d'environ 2090 espèces). L'apparition de la lignée est également localisée entre deux époques géologiques : l'Oligocène Supérieur et le Miocène Inférieur (âge médian de la couronne d'environ 23 Ma ; Figure 26 ; Tableau 10), coïncidant avec le début d'une période plus chaude, ainsi que celui du dégel partiel de la calotte Antarctique (Figure 25 ; Zachos et al., 2001). Considérant sa phylogénie, son berceau originel est difficile à identifier puisque les relations entre les clades Pacifique, *Psychotria* IV, le reste de *Psychotria*

s.s. sensu Andersson et *Cremocarpon* ne sont pas résolues avec certitude (Figures 9, 10, 11 et 27 ; difficultés de résolution également rencontrées par Lemaire et al., 2012). L'origine de la tribu des Psychotrieae serait positionnée soit dans la partie ouest de l'Océan Indien, soit dans la région Indo-Pacifique. Dans le deuxième cas, la région Indo-Pacifique aurait ainsi pu servir de source d'espèces comme cela a été suggéré chez les Ixoreae (Mouly et al., 2009a ; Mouly et al., 2009b), le genre *Impatiens* L. (Balsaminaceae ; Janssens et al., 2009) ou encore les Cucurbitaceae (Schaefer et al., 2009).

## **2. Histoires évolutives des Psychotrieae-Palicooreae dans la région Indo-Pacifique**

Au sein des Psychotrieae-Palicooreae de l'Indo-Pacifique, cinq lignées ont pu être délimitées : les *Geophila*, les *Chassalia*, les *Margaritopsis*, le clade Pacifique et le clade des *Psychotria* IV (cf. chapitre II) ; les quatre dernières étant importantes en termes de nombre d'espèces, leurs histoires évolutives à l'échelle de la région Indo-Pacifique, et en particulier des archipels du Pacifique, ont pu être éclaircies au cours de cette étude.

### **2.1. *Chassalia*, une radiation favorisée par le régime des moussons ?**

La richesse spécifique du genre *Chassalia* est estimée à environ 110 espèces dont 80 sont présentes en Afrique (continentale et insulaire ; Figures 12 et 27), les autres étant réparties entre l'Asie et l'Indonésie (Figure 28 ; Piesschaert, 2001 ; Piesschaert et al., 2001 ; Govaerts et al., 2012). L'origine de cette distribution particulière, sur tout le pourtour de l'Océan Indien, est généralement attribuée à une époque où cet océan n'était pas encore isolé, et le Gondwana pas encore disloqué (Sanmartín & Ronquist, 2004 ; de Queiroz, 2005), soit plus de 150 Ma (Figure 25). Or ce groupe est trop récent, puisque daté du Miocène Supérieur (âge médian de la couronne d'environ 7 Ma ; Figure 26 ; Tableau 10). L'Afrique constitue son

centre de richesse spécifique, et pourrait également représenter son centre d'origine géographique, compte tenu du placement phylogénétique, fortement supporté, du genre africain *Hymenocoleus*, à la base des *Geophila* (comportant 13 espèces africaines sur les 28 mondiales) et des *Chassalia* (Figures 8 et 27). La dispersion du genre *Chassalia* se serait alors effectuée par une route continentale sur le pourtour de l'Océan Indien ou par dispersion transocéanique d'Ouest (Afrique) en Est (Indonésie). L'apparition des *Chassalia* se situe approximativement à une époque où le régime climatique des moussons s'est intensifié (Figure 25 ; Zachos et al., 2001). Ce changement de conditions climatiques aurait ainsi favorisé la dispersion et / ou la diversification de certaines lignées de plantes (Buerki et al., 2013), exhibant de surplus la même distribution géographique que des groupes tels que *Rothmannia* Thunb. (Rubiaceae ; Peireira, 2008) et *Bridelia* Willd. (Phyllanthaceae ; Li et al., 2009). De plus, bien que largement représenté en Indonésie, le genre *Chassalia* est absent dans les archipels du Pacifique (limite orientale constituée par la Nouvelle-Guinée ; Figures 12 et 28), où aucun régime climatique de mousson n'est enregistré.

## **2.2. Une radiation modeste en transit : *Margaritopsis***

Les *Margaritopsis* de la région Indo-Pacifique constituent une lignée jeune, apparue au Miocène Supérieur (âge médian de la couronne d'environ 9 Ma ; Figure 26 ; Tableau 10). A l'échelle mondiale, elle compte au total environ 70 espèces (Andersson, 2001 ; Taylor, 2005 ; cf. *Article I*), dont plus de la moitié est concentrée dans la région Indo-Pacifique. Malgré une richesse modérée, cette lignée se retrouve dans tous les archipels et masses continentales de la région (excepté Hawaii ; Figure 28) ; ce qui suggère une capacité de dispersion élevée (cf. *Article I*), à l'image d'autres groupes de plantes ayant une aire de distribution et des richesses spécifiques similaires dans la région (*Barringtonia* J.R.Forst. & G.Forst., Lecythidaceae, Payens, 1967 ; *Weinmannia* L., Cunoniaceae, Hopkins & Bradford,

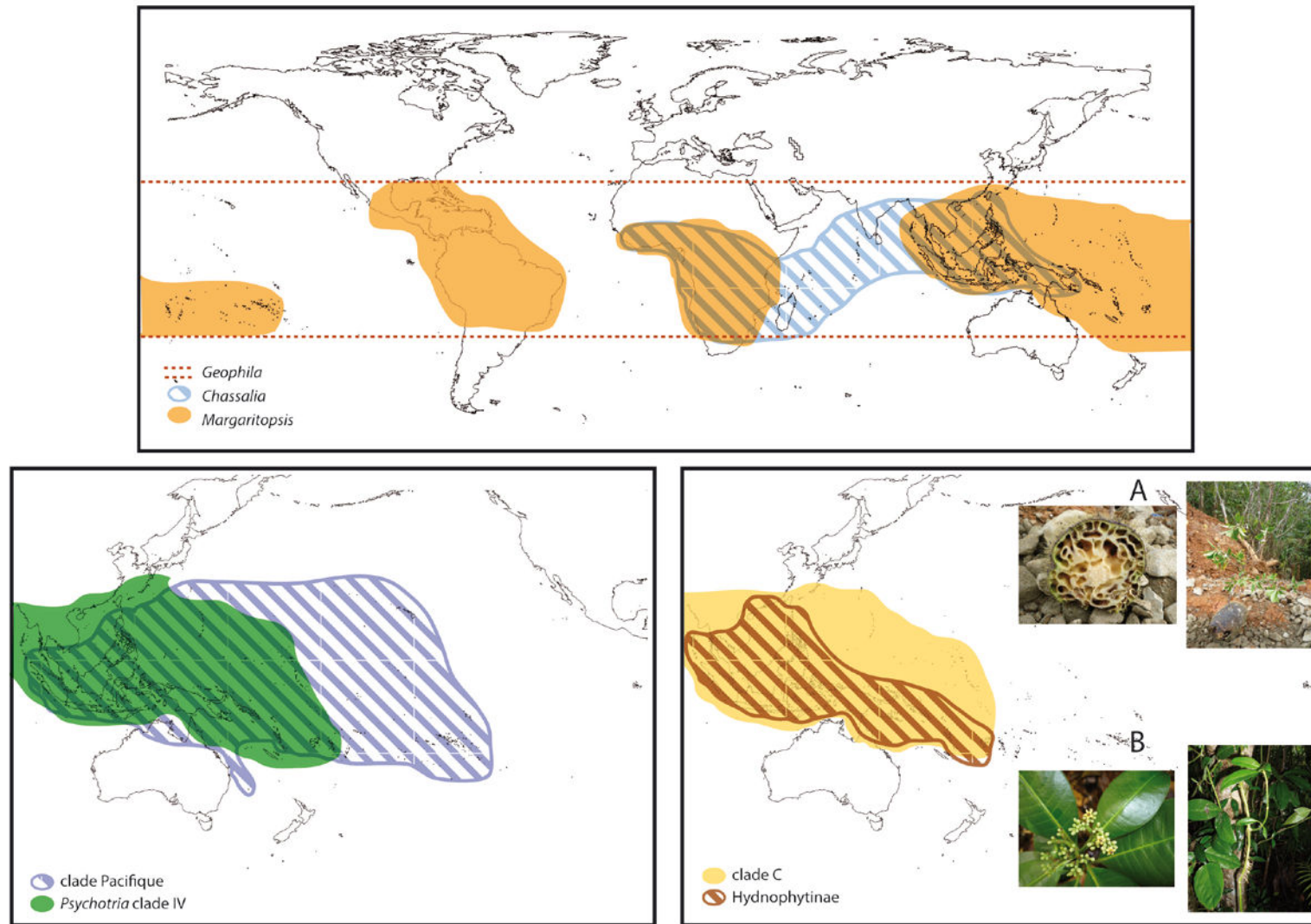
1998 ; *Serianthes* Benth., Mimosoideae, Nielsen et al., 1983). Les radiations qui s'opèrent après l'arrivée de la lignée dans un archipel donné, sont à l'origine de l'apparition d'espèces filles qui colonisent un grand nombre de niches écologiques, et à leur tour s'exportent vers d'autres archipels. L'origine géographique des *Margaritopsis* Indo-Pacifique demeure méconnue suite à cette étude. Il aurait en effet fallu pouvoir disposer d'un échantillonnage des espèces africaines et américaines plus conséquent. Cependant, plusieurs grandes voies de dispersion à l'échelle mondiale peuvent être envisagées au sein du genre au sens large (incluant les *Chazaliella* africains ; cf. chapitre II), et notamment entre les néotropiques et la région Indo-Pacifique (cf. *Article I*) : 1) une dispersion orientée est-ouest à travers l'Océan Pacifique ; 2) des dispersions successives orientées ouest-est, via l'Afrique ; 3) deux dispersions longues distances à partir de l'Afrique, vers les néotropiques d'une part, et vers la région Indo-Pacifique d'autre part. Des schémas biogéographiques au sein de la région Indo-Pacifique sont également envisageables (cf. *Article I*). Tout d'abord, la dispersion des espèces semble s'être effectuée d'une extrémité à l'autre de la région d'est en ouest ou d'ouest en est, graduellement et par sauts successifs. Ensuite, des mouvements de dispersions secondaires entre archipels proches pourraient avoir eu lieu dans le Pacifique, par exemple entre Fidji et la Polynésie, entre la Mélanésie et l'Australie tropicale, ou encore depuis la Nouvelle-Calédonie vers Vanuatu, tel qu'observé dans les genres *Plerandra* (Plunkett & Lowry II, 2012) ou *Geissois* (Pillon, 2011).

## **2.3. Des radiations explosives : le clade Pacifique et les *Psychotria* clade IV**

### **2.3.1. Le clade Pacifique**

Le clade Pacifique comporte plus de 340 espèces (cf. chapitre II et *Article V* ; Whistler, 1986 ; Smith & Darwin, 1988 ; Huxley & Jebb, 1991c ; Fosberg et al., 1993 ; Davis & Bridson, 2001 ; Andersson, 2002a ; Nepokroeff et al., 2003 ; Davis & Bridson, 2004 ;





**Figure 28 :** Localisations et distributions géographiques à l'échelle mondiale des lignées de Psychotriaceae-Palicooreae présentes dans la région Indo-Pacifique d'après Govaerts et al. (2012). Les morphologies particulières de deux espèces appartenant à la sous-tribu des Hydnohytinae (A) et aux *Psychotria* clade C (B) sont illustrées à titre d'exemples.



Lorence & Wagner, 2005 ; Govaerts et al., 2012). Cette lignée s'est diversifiée rapidement et s'est largement répandue dans tous les archipels et masses continentales de la région Indo-Pacifique, à l'exception de la Nouvelle-Calédonie (Figures 27 et 28 ; cf. *Article V*). Même l'archipel d'Hawaï et l'île de Lord Howe ont été colonisés (respectivement par les *Straussia* et par *P. carronis* ; cf. chapitre II ; Sohmer, 1977 ; Nepokroeff et al., 1999 ; Nepokroeff et al., 2003). Ce clade constitue ainsi une radiation majeure pour la région Indo-Pacifique et est comparable de par sa taille au genre *Cyrtandra* (Cronk et al., 2005 ; Clark et al., 2009). L'origine géographique du groupe n'est pas identifiable dans cette étude, compte tenu du manque de résolution de ses relations internes basales (Figure 11), qui toutefois pourrait indiquer un début de diversification rapide (Mouly et al., soumis). Cette diversification aurait pu être favorisée par des événements climatiques et / ou géologiques, tel qu'observé chez d'autres groupes de plantes et d'animaux (Böhme, 2003 ; Tolley et al., 2008 ; Clark et al., 2009 ; Buerki et al., 2012a ; Zhou et al., 2012), puisque son apparition est contemporaine du MMCO (âge médian de la couronne d'environ 14 Ma ; Figures 25 et 26 ; Tableau 10 ; Zachos et al., 2001), et également du début de la formation d'une majorité des îles du Pacifique (Figure 25 ; Mueller-Dombois & Fosberg, 1998 ; Mueller-Dombois, 2002 ; Neall & Trewick, 2008).

### **2.3.2. Cas particulier des Hydnophytinae : acquisition d'une innovation clé**

La sous-tribu des Hydnophytinae constitue une radiation jeune et majeure à l'intérieur du clade Pacifique (apparition datée du Miocène Moyen, âge médian de la couronne d'environ 12 Ma ; Figure 26 ; Tableau 10). Sa contribution à la richesse du clade est importante, puisqu'elle comporte environ 140 espèces, soit un peu moins de la moitié de la totalité des espèces qui le constituent (Figure 12 ; cf. chapitre II ; Huxley & Jebb, 1991c, a, b, 1993b, a). Toutes les espèces d'Hydnophytinae sont des épiphytes tubéreuses des forêts

humides (Figure 28A), établissant fréquemment des symbioses, qualifiées de mutualisme, avec des fourmis arboricoles appartenant au genre *Iridomyrmex* Mayr (Huxley, 1978 ; Huxley & Jebb, 1991c). Outre l'exploitation de nouvelles ressources alimentaires, rendue possible par cette relation à bénéfices réciproques, des transports de graines par les partenaires myrmécophiles ont déjà pu être observés chez certaines espèces du groupe, facilitant ainsi leur dispersion à courte distance (Kaufmann & Maschwitz, 2006 ; Orivel & Leroy, 2011). Ce mode de vie est considéré par certains auteurs comme une innovation clé, ou association d'innovations clés (Gravendeel et al., 2004 ; Givnish, 2010), qui lorsqu'acquise(s) par les espèces du groupe, autoriserait l'occupation de nouvelles niches écologiques, et favoriserait leur diversification (Hunter, 1998). L'aire de distribution des Hydnophytinae est vaste dans la région Indo-Pacifique : absentes de Nouvelle-Calédonie, d'Hawaï et de la Polynésie ; elle admet la Chine tropicale comme limite latitudinale nord, et Fidji comme limite latitudinale sud (Figure 28 ; Govaerts et al., 2012). Cette aire est en accord remarquable avec celles de deux groupes composés majoritairement d'épiphytes arbustives : les *Benstonea* Callm. & Buerki (Pandanaeae ; Buerki et al., 2012b ; Callmander et al., 2012), et les *Medinilla* Gaudich. ex DC. (Melastomataceae ; Thorne, 1969 ; Clausen & Renner, 2001), ainsi que d'un groupe d'arbres et arbustes myrmécophiles, les *Neonauclea* Merr. (Rubiaceae ; Razafimandimbison et al., 2005).

### 2.3.3. Les *Psychotria* clade IV

Le clade des *Psychotria* IV constitue une grande radiation de plantes, largement distribuée dans la région Indo-Pacifique (plus de 140 espèces ; cf. chapitre II ; Figures 27 et 28). Son centre d'origine géographique n'est pas identifiable à partir de cette étude, car une seule lignée néo-calédonienne (clade NC1) est placée comme groupe-frère de toutes les autres espèces du clade IV (Figure 10). Comme pour le clade Pacifique, son apparition est

contemporaine du MMCO et de la mise en place des îles Pacifique (âge médian de la couronne d'environ 17 Ma ; Figures 25 et 26 ; Tableau 10), et sa diversification aurait pu être facilitée par de tels évènements. Toutefois sa radiation apparaît déséquilibrée dans le Pacifique car absente de la Polynésie ; largement représentée en Nouvelle-Calédonie (environ 82 espèces, clades NC1 et NC2 ; cf. chapitre II) ; modeste en Australie (environ 15 espèces, clades A1 et A2 ; cf. chapitre II), ainsi que dans les autres archipels, puisque les 40 espèces insulaires restantes du clade IV appartiennent principalement à la lignée bien distincte du clade C (Figure 10 ; cf. chapitre II). Les espèces de ce dernier clade sont toutes des lianes forestières, ayant des racines adventives le long de leurs tiges, leur permettant d'adhérer fortement aux troncs des arbres (Figure 28B). L'acquisition de ce mode de vie lianescent, considéré parfois comme une innovation clé (Gianoli, 2004), aurait conféré à ce groupe la possibilité d'occuper une nouvelle niche écologique (Sohmer, 1988).

### **3. Origines des radiations néo-calédoniennes**

L'étude des Psychotriaceae-Palicooureae à l'échelle de la région Indo-Pacifique, et notamment des archipels du Pacifique, a permis de révéler des histoires évolutives différentes sur un pas de temps géologique relativement court (moins de 55 Ma), parfois mises en lien avec l'histoire géologique et climatique de la région. La suite de ce chapitre se propose d'adopter la même approche qu'au paragraphe 2, mais cette fois-ci à l'échelle de l'archipel néo-calédonien, dans lequel quatre lignées de Psychotriaceae-Palicooureae ont pu être identifiées (cf. chapitre II) : les *Geophila*, les *Margaritopsis*, les *Psychotria* clades NC1 et NC2 ; et dans lequel une lignée, largement étendue et diversifiée dans le Pacifique, a visiblement « échoué » : le clade Pacifique.

### **3.1. Théorie de la biogéographie des îles**

Dans un archipel, une radiation de plantes est le résultat de plusieurs forces évolutives opposées, qui mènent à un renouvellement continu des espèces au cours du temps, consécutif à des gains et à des pertes (Simberloff, 1974 ; Whittaker & Fernández-Palacios, 2007). Il s'agit d'un équilibre évolutif dynamique entre l'immigration (gain d'espèces depuis l'extérieur), la spéciation (gain d'espèces à l'intérieur) et l'extinction (perte d'espèces à l'intérieur ; MacArthur & Wilson, 1967). L'immigration (ou colonisation) d'une lignée de plantes peut-être décomposée en deux étapes (Silvertown, 2004a), qui dépendent pour partie de sa biologie : 1) l'arrivée dans l'archipel depuis l'extérieur (ou dispersion), conditionnée par la distance séparant la lignée de son lieu d'origine géographique, ainsi que par la nature des vecteurs impliqués (= première étape) ; 2) l'établissement local, conditionné par les spécificités physiques et écologiques de l'archipel de réception, ainsi que par une composante biotique, l'existence d'espèces végétales déjà installées dans les niches de l'archipel (= deuxième étape). L'intensité de diversification d'une lignée de plantes dans un archipel est ensuite dépendante de deux processus : la spéciation et l'extinction (Slowinsky & Guyer, 1993 ; Barraclough et al., 1998), guidées par les mêmes facteurs extrinsèques et intrinsèques que précédemment cités, ainsi que par des événements ponctuels, brusques, climatiques et / ou géologiques (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007).

### **3.2. Colonisation des Psychotriaceae-Palicoureeae en Nouvelle-Calédonie**

#### **3.2.1. L'isolement géographique**

L'isolement géographique de la Nouvelle-Calédonie, de par la distance qui la sépare des archipels voisins, est fréquemment une cause invoquée pour expliquer l'absence de certaines lignées de plantes (Schmid, 1982 ; Morat, 1993a ; Morat et al., 1994), à l'image de nombreux archipels lointains du Pacifique (Carlquist, 1930, 1967 ; MacArthur & Wilson,

1967). L'arrivée des plantes dans l'archipel, dépendante de leur mode de dissémination, a eu lieu par dispersion soit à longue distance, soit par l'emprunt d'hypothétiques tremplins insulaires successifs, réduisant les distances de dispersion entre chaque étape (Morat, 1993a ; Pfeil & Crisp, 2008). Les dispersions à longue distance sont des événements rares, qui s'effectuent par l'intermédiaire de vecteurs biotiques (avifaune, herpétofaune), ou abiotiques (dépressions tropicales, courants d'air, courants marins ; Carlquist, 1967 ; Gillespie et al., 2012). En Nouvelle-Calédonie, la grande majorité de l'avifaune terrestre est composée d'espèces sédentaires incapables de voler sur de longues distances (peu d'oiseaux migrateurs terrestres recensés jusqu'à présent ; Barré et al., 2006 ; Barré et al., 2007 ; Barré et al., 2009). L'existence de certaines limites abiotiques (courants aériens dominants) rend difficiles les échanges d'avifaune entre la Nouvelle-Calédonie et les archipels voisins (Vanuatu ; Hamilton et al., 2010), et par conséquent la dispersion de certaines lignées de plantes.

### **3.2.2. Succès de dispersion et origines géographiques**

Comme la plupart des espèces de Psychotriaceae-Palicoureeae, *Geophila repens*, le clade NC2 et les *Margaritopsis* néo-calédoniens possèdent des drupes charnues, visiblement disséminées par endozoochorie, et pouvant expliquer leurs succès de dispersion et d'arrivée dans l'archipel (Tableau 11 ; Eriksson & Bremer, 1991 ; Bremer & Eriksson, 1992 ; Piesschaert, 2001 ; Andersson, 2002a). En effet, ce mode de dissémination est considéré en région tropicale comme plus efficace que l'anémochorie et la barochorie (Howe & Smallwood, 1982 ; Givnish, 2010) ainsi que dans les îles du Pacifique (Carlquist, 1967). De plus, il implique probablement une avifaune capable de se déplacer d'un archipel à l'autre (cf. *Article V*). La taille des fruits de ces trois lignées n'excède pas les 2 cm (obs. pers.), signifiant que leur dispersion ne serait pas limitée par la taille de cette avifaune, comme cela peut être

observé chez certaines espèces végétales à gros fruits charnus, qui nécessitent une association étroite avec des oiseaux de grande taille et endémiques de l'archipel (Carpenter et al., 2003).

En revanche, le clade NC1 possède des drupes sèches (les schizocarpes). Ce changement majeur de la structure du fruit, est uniquement observé dans cette lignée et dans le clade *Cremocarpon* à l'échelle des Psychotriaceae-Palicooureeae (cf. chapitre II). Les apparitions rares et isolées de ce caractère dans la phylogénie des deux tribus, laissent supposer que les fruits du clade NC1 pourraient avoir perdu leur dispersabilité après colonisation de l'archipel néo-calédonien (évolution de drupes charnues ancestrales vers des schizocarpes ; cf. *Article V* ; Carlquist, 1930, 1967). Il est donc plus probable que l'arrivée du clade NC1 se soit effectuée grâce à un vecteur biotique comme les trois autres lignées.

Dans cette étude, les origines géographiques de *G. repens*, des *Margaritopsis* néo-calédoniens et des *Psychotria* clade NC1 restent méconnues pour les raisons suivantes : échantillonnages encore trop restreints pour les genres *Geophila* et *Margaritopsis* dans la région Indo-Pacifique ; et le groupe-frère du clade NC1 est composé par toutes les autres espèces de *Psychotria* clade IV (cf. *Articles I et V*). Pour ce dernier groupe, il est certain que la théorie d'une affinité avec Madagascar et les Comores (avec le genre *Cremocarpon* ; Figures 9 et 10 ; Bremekamp, 1958) est à exclure.

Le clade NC2 est probablement arrivé d'Australie (imbrication phylogénétique de la lignée avec les clades australiens A1 et A2 ; Figure 10 ; cf. chapitre II), comme plusieurs autres groupes de plantes néo-calédoniens (*Beccariella* Pierre, *Pichonia* Pierre, *Planchonella* Pierre, et *Pycnandra*, Sapotaceae ; Bartish et al., 2005, Swenson et al., 2007a, Swenson et al., 2008 ; *Dracophyllum* Labill., Ericaceae, Wagstaff et al., 2010 ; *Diospyros*, Duangjai et al., 2009).

### 3.2.3. « Echec » de dispersion ou « échec » d'établissement ?

La dissémination du clade Pacifique s'effectue également par endozoochorie (drupes charnues), lui conférant une capacité certaine à disperser. La Nouvelle-Calédonie bien qu'isolée, est toutefois située à seulement 225 km de Vanuatu où sont recensées des espèces appartenant au clade (cf. chapitre II ; Figure 11 ; Govaerts et al., 2012). Même la petite île de Lord Howe (14,6 km<sup>2</sup>), pourtant localisée à 580 km de l'Australie et 1310 km de la Nouvelle-Zélande, a été colonisée avec succès (cf. paragraphe 2.4.1 ; cf. chapitre II). Il est ainsi plus probable que son absence en Nouvelle-Calédonie soit liée à d'autres barrières que l'éloignement et l'isolement de l'archipel.

#### 3.2.3.1. La pré-emption des niches

Selon la théorie de la pré-emption des niches (MacArthur & Wilson, 1967), l'établissement d'une lignée de plantes sur une île est plus difficile que la dispersion jusqu'au site de réception depuis l'extérieur, du fait de l'existence d'espèces concurrentes déjà établies localement, qui occupent la plupart des niches écologiques, et y exploitent les principales ressources nécessaires à leurs croissances (Simberloff, 1974 ; Walker & Valentine, 1984 ; Silvertown, 2004a, b ; Silvertown et al., 2005). Une majorité des espèces du clade Pacifique sont présentes dans le sous-bois des forêts tropicales de la région Indo-Pacifique, comme à Fidji (Smith & Darwin, 1988), aux Philippines (Sohmer & Davis, 2007), en Nouvelle-Guinée (Sohmer, 1988), et en Indonésie (Backer & Bakhuizen van den Brink, 1965). Durant sa large expansion du Miocène à travers la région Indo-Pacifique, et avant son arrivée hypothétique en Nouvelle-Calédonie, le sous-bois des forêts néo-calédoniennes devait déjà être peuplé par d'autres espèces (p.ex. les autres lignées de Psychotriaceae-Palicoureeae néo-calédoniennes), bloquant alors son établissement. Cette situation serait alors similaire à celle des Gesneriaceae, puisque le genre arbustif *Coronanthera* Vieill. ex C.B. Clarke s'est largement établi dans



l'archipel, tandis que le genre *Cyrtandra* a colonisé uniquement et ponctuellement les îles Loyauté (une seule espèce ; Morat et al., 2001 ; Morat et al., 2012).

### **3.2.3.2. Les conditions écologiques contraignantes et l'absence de partenaires symbiotiques**

Les spécificités écologiques locales de la Nouvelle-Calédonie peuvent être à l'origine de « l'échec » du clade Pacifique. Les propriétés contraignantes des sols dérivés des roches ultramafiques sont souvent invoquées pour expliquer l'originalité de la flore néo-calédonienne (Jaffré, 1980, 1992 ; Morat, 1993a ; Jaffré & L'Huillier dans L'Huillier et al., 2010). La plupart des lignées de plantes du territoire, surreprésentées en termes d'espèces, auraient été pré-adaptées à ces conditions (hypothèses d'exaptation ; Jaffré, 1980, 1993 ; Pillon, 2008 ; Pillon et al., 2010), expliquant leur succès à s'établir, et par la suite à radier localement, ainsi que l'échec d'autres lignées, non pré-adaptées.

Dans le cas des Hydnophytinae, cette contrainte édaphique n'a pas d'influence puisque les espèces ne sont pas liées au sol. L'absence de leurs partenaires myrmécophiles dans l'archipel (Jourdan et al., 2002 ; Jourdan & Baby, 2009) pourrait avoir empêché leur établissement. D'autre part, la pluviométrie en Nouvelle-Calédonie est moins élevée que dans les archipels voisins (Service d'hydrologie de l'ORSTOM & Service Territorial de la Météorologie, 1981 ; Mueller-Dombois & Fosberg, 1998 ; Mueller-Dombois, 2002). Ce climat plus sec pourrait expliquer leur absence ainsi que celle d'autres groupes d'épiphytes arbustives, requérant de forts taux d'hygrométrie (p.ex. les *Medinilla* ou les *Benstonea*).

### 3.3. Diversification des Psychotriaceae-Palicoceae en Nouvelle-Calédonie

#### 3.3.1. Inégalité des richesses spécifiques

Contrairement au clade Pacifique, quatre lignées de Psychotriaceae-Palicoceae ont réussi à atteindre et s'établir en Nouvelle-Calédonie. Sur les quatre, trois s'y sont diversifiées, *Geophila repens* étant demeurée l'unique espèce représentative du genre. Les intensités de leurs diversifications sont différentes. Pour preuve, la distribution de la richesse spécifique des Psychotriaceae-Palicoceae à travers les quatre lignées n'est pas répartie uniformément (certaines sont sous-représentées et d'autres surreprésentées ; Tableau 11), et s'écarte significativement d'une distribution aléatoire (comparaison avec une distribution de type « broken stick » ; cf. *Article V* ; MacArthur, 1957).

#### 3.3.2. Origines temporelles simultanées

L'inégalité des richesses spécifiques des quatre lignées de Psychotriaceae-Palicoceae néo-calédoniennes ne semble pas être liée à leurs dates d'établissement dans l'archipel. En effet, elles sont toutes apparues plus ou moins simultanément, au Néogène (cf. âges des couronnes ; *Article V*), bien après l'émergence de la Nouvelle-Calédonie, il y a 37 Ma, comme tous les groupes de plantes de l'archipel (Figure 26 ; Tableau 11 ; Cruaud et al., 2012 ; Pillon, 2012). Il s'agit de lignées récentes pour la Nouvelle-Calédonie, au même titre que les Palmiers ou le clade des *Kermadecia* Brongn. & Gris – *Sleumerodendron* R.Virot, par opposition aux lignées plus anciennes telles que *Pycnandra* (Bartish et al., 2011), ou encore certains groupes de *Metrosideros* Banks ex Gaertn. (Pillon, 2012). Le synchronisme de leurs établissements dans l'archipel (âges médians des couronnes compris entre 5 et 7 Ma ; Tableau 11), pourrait être lié à un changement environnemental important durant le Néogène, qui aurait impliqué des extinctions d'espèces, suivies de leur remplacement par de nouveaux groupes plus compétitifs de plantes (Pillon, 2012), tels les Psychotriaceae-Palicoceae.

	<i>Geophila</i>	<i>Margaritopsis</i>	clade NC1	clade NC2
<b>Caractéristiques</b>				
<b>Richesse spécifique en Nouvelle-Calédonie</b>	1	4	4	78
<b>Statut phylogénétique</b>	NA	paraphylétique (une espèce du Vanuatu)	monophylétique	monophylétique
<b>Type végétatif</b>	herbes rampantes, à rejets végétatifs	arbustes à petits arbres	arbustes	arbustes à petits arbres
<b>Type de fruits</b>	drupe	drupe	secs, schizocarpes	drupe
<b>Mode de dispersion</b>	zoochorie	zoochorie	barochorie	zoochorie
<b>Substrats géologiques</b>	ultramafiques, volcano-sédimentaires, métamorphiques	ultramafiques, volcano-sédimentaires, métamorphiques, calcaire corallien, etc...	ultramafiques	ultramafiques, volcano-sédimentaires, métamorphiques, calcaire corallien, etc...
<b>Types de végétation</b>	forêts humides	forêts humides, forêts sclérophylles, maquis minier, etc...	maquis minier	forêts humides, forêts sclérophylles, maquis minier, etc...
<b>Distribution en Nouvelle-Calédonie</b>	quatre localités au nord-est, nord-ouest et sud-est de la Grande Terre	largement distribuée à travers tout l'archipel	largement distribuée dans le Grand Massif du Sud	largement distribuée à travers tout l'archipel
<b>Âges de divergences</b>				
<b>Age de la racine (Ts, en Ma)</b>	9.3	8.47	17.06	7.63
<b>95% HPD âge de la racine (Ts, en Ma)</b>	[5.15-15.15]	[5.56-12.33]	[10.86-25.01]	[5.09-10.85]
<b>Age de la couronne (Tc, en Ma)</b>	NA	5.21	4.78	6.69
<b>95% HPD âge de la couronne (Tc, en Ma)</b>	NA	[2.97-7.99]	[2.5-7.99]	[4.62-9.82]
<b>Ts-Tc (en Ma)</b>	NA	3.26	12.28	0.94
<b>Taux de diversification nets</b>				
<b>évalué à partir de Tc, pour une extinction nulle</b>	NA	0.133	0.145	0.55
<b>évalué à partir du 95% HPD de Tc, pour une extinction nulle</b>	NA	[0.087-0.23]	[0.087-0.28]	[0.37-0.79]
<b>évalué à partir de Tc, pour une extinction forte (= 0.9)</b>	NA	0.039	0.04	0.32
<b>évalué à partir du 95% HPD de Tc, pour une extinction forte (= 0.9)</b>	NA	[0.025-0.068]	[0.025-0.081]	[0.215-0.46]
<b>Test de Slowinsky &amp; Guyer (1993)</b>				
<b>Identité du groupe-frère</b>	NA	<i>Margaritopsis</i> groupe <i>leptothyrsa</i> ou <i>Margaritopsis</i> Indo-Pacifique	Toutes les autres espèces de <i>Psychotria</i> clade IV	
<b>Richesse du groupe-frère</b>	NA	3 ou 34	au moins 136	4 ou 9
<b>p-value</b>	NA	0.57 à 0.91	0.98 (p-value inverse de son groupe-frère = 0.027*)	0.049* à 0.105

**Tableau 11** : Caractéristiques géographiques, écologiques, biologiques, temporelles et des vitesses d'évolution des quatre lignées de Psychotriaceae-Palicooreae présentes en Nouvelle-Calédonie. Abréviations utilisées : NA = information non donnée, Ma = millions d'années, 95 % HPD = marges d'incertitudes.

Toutefois, environ 12 Ma séparent l'apparition et la première divergence basale du clade NC1 (situé dans la phylogénie des Psychotriaceae-Palicooureae, au bout d'une longue branche ; Figure 26), impliquant des incertitudes quant à sa date d'arrivée en Nouvelle-Calédonie. Cette différence n'excède pas 1 Ma pour le clade NC2, et 3,5 Ma pour les *Margaritopsis*. Dans ces deux derniers cas, leurs colonisations ont été rapidement suivies par leurs radiations, soit un pas de temps relativement court (respectivement entre environ 6,5 et 7,5 Ma, et entre environ 5 et 8,5 Ma ; Figure 26 ; Tableau 11 ; cf. Article V).

### **3.3.3. Histoires évolutives des Psychotriaceae-Palicooureae de Nouvelle-Calédonie**

Les quatre lignées présentent toutes des caractéristiques différentes tant dans leurs distributions géographiques, que dans les niches écologiques qu'elles occupent, ainsi que leurs modes de dispersion. Ces caractéristiques ont été amplement détaillées dans le chapitre II et sont résumées dans le Tableau 11. Leur analyse couplée aux observations précédentes (inégalités de radiations) a permis d'établir des histoires évolutives différentes pour chacune d'elles, mises en lien avec les caractéristiques de l'archipel néo-calédonien.

#### **3.3.3.1. Une lignée non diversifiée : *Geophila***

Bien que pantropicale (Figure 28), la radiation du genre *Geophila* est modérée (en tout 28 espèces mondiales, dont huit dans la région Indo-Pacifique ; Figures 12 et 27). Seule l'espèce, *G. repens* a colonisé les archipels du Pacifique, incluant la Nouvelle-Calédonie. Cette dernière présente une distribution géographique clairsemée sur la Grande Terre (Tableau 11 ; cf. chapitre II), probablement liée à une sous-prospection botanique de cette espèce herbacée discrète du sous-bois des forêts. Même si indifférente à la nature du substrat géologique et aux taux de pluviométrie, elle semble être incapable de diversifier en Nouvelle-

Calédonie. Son port rampant suggère la possibilité d'une reproduction végétative (cf. chapitre II ; Robbrecht, 1975 ; Piesschaert, 2001). *Geophila repens* pourrait être impliquée dans les premières étapes d'établissement des écosystèmes, notamment forestiers (Howe & Smallwood, 1982). Son mode de reproduction pourrait ainsi être à l'origine d'une forte clonalité, qui liée à une dispersabilité élevée, induirait un faible taux de diversification (cf. *Article V*).

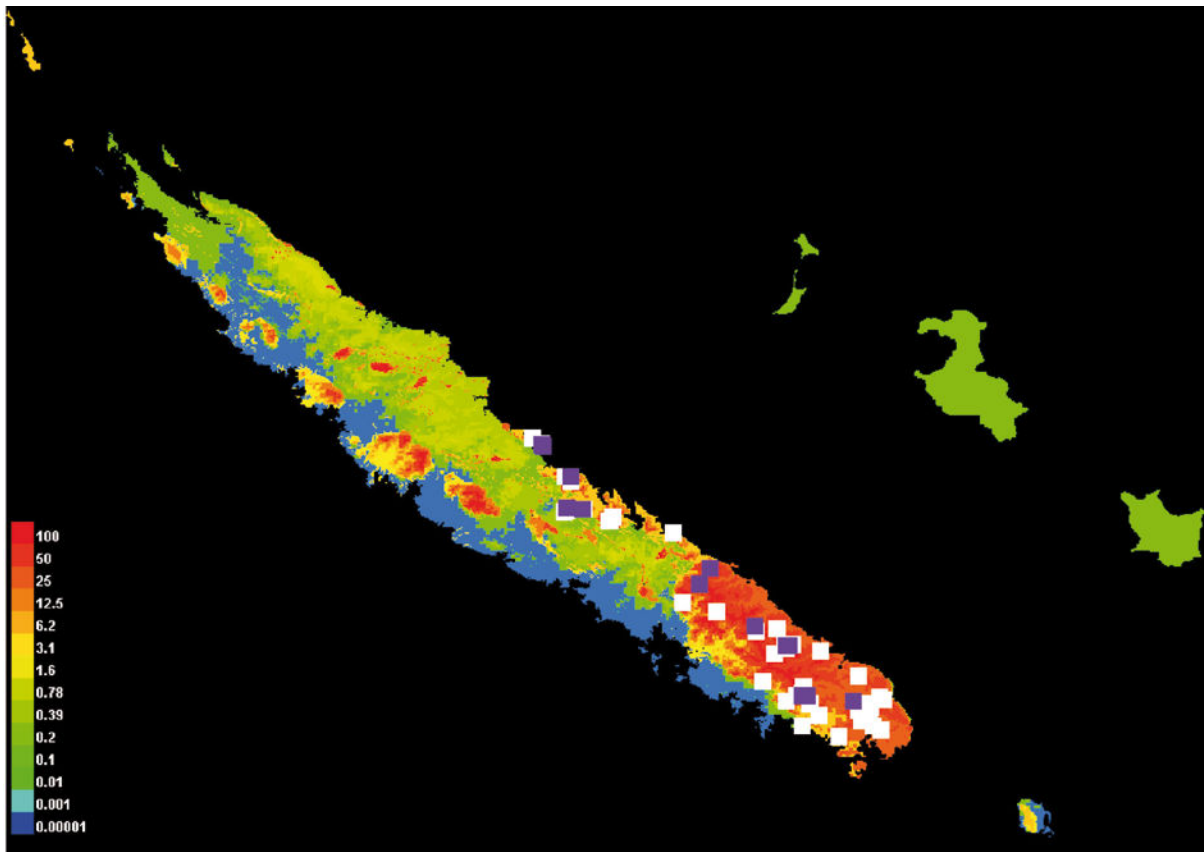
### 3.3.3.2. Une diversification modeste : *Margaritopsis*

La richesse spécifique de la lignée des *Margaritopsis* néo-calédoniens est équilibrée par rapport aux autres espèces de la région Indo-Pacifique (Tableau 11). En effet, l'application du test de Slowinsky & Guyer (1993), révèle que cette richesse est comparable à celle de son groupe-frère (car non significativement différente ; quatre espèces vs. trois à 34 espèces ; p-value = 0,57 à 0,91 ; Tableau 11 ; cf. *Article V*). L'histoire évolutive de la lignée en Nouvelle-Calédonie semble ainsi similaire à celle précédemment décrite pour la région Indo-Pacifique (cf. paragraphe 2.2). Elle possède une forte capacité de dispersion en Nouvelle-Calédonie puisque toutes ses espèces sont largement distribuées (Figure 15), et qu'aucune micro-endémique n'est recensée (obs. pers.). Les quatre espèces sont très similaires morphologiquement, et leur distinction parfois difficile. *Margaritopsis collina* (Labill.), Barrabé & Mouly, comb. nov. ined. pourrait même être qualifiée de complexe d'espèces car des entités, cohérentes géographiquement (écotypes), ont pu être identifiées au sein de l'espèce, à partir de caractères peu robustes (tels que la couleur de la feuille, la forme et la taille du limbe, le nombre de fleurs par inflorescence), et non suffisants pour leur attribuer le statut d'espèce (obs. pers.). Ainsi, la diversification du genre est modeste en Nouvelle-Calédonie (taux de 0,133 espèce / Ma, sous extinction supposée nulle ; Tableau 11), avec un spectre écologique étendu. Sa capacité de dispersion élevée, permettant par espèce, le

brassage des gènes entre des populations éloignées, limiterait certains processus de spéciation. En outre, toutes ses espèces sont accumulatrices d'azote (M. Lebrun, comm. pers.), ce qui explique leur présence sur des sols carencés en nutriments azotés, notamment sur substrats ultramafiques (Jaffré & L'Huillier dans L'Huillier et al., 2010). Ce caractère constitue un avantage évolutif pour l'occupation d'un grand nombre de niches écologiques de sols pauvres.

### 3.3.3.3. Une lignée relique : le clade NC1

L'âge de la racine des *Psychotria* clade NC1 est plus vieux que celui des trois autres lignées néo-calédoniennes (Miocène Moyen vs. Miocène Supérieur ; Figure 26 ; Tableau 11). Son groupe-frère a une large distribution géographique (c.-à-d. dans toute la région Indo-Pacifique) et sa position phylogénétique au bout d'une longue branche indique une « configuration en parasol » (Figures 10 et 26 ; Crisp & Cook, 2009). Ces caractéristiques phylogénétiques permettent de le désigner comme une lignée relique au sein des *Psychotria* clade IV, puisqu'il ne possède pas de parent proche dans la région Indo-Pacifique. Le clade NC1 aurait ainsi pu être le groupe-frère d'une lignée australienne, actuellement éteinte. Le nombre de ses espèces s'élève à quatre et est significativement moins riche que son groupe-frère actuel, donc déséquilibrée, et indiquant une décélération de son taux de spéciation (quatre espèces vs. au moins 136 espèces ; application du test de Slowinsky & Guyer (1993) :  $p$ -value = 0,027\* ; Tableau 11). La lignée aurait subi une phase d'extinction, et se serait uniquement maintenue en Nouvelle-Calédonie. Toutefois, cette faible richesse spécifique et l'âge jeune de sa couronne suggèrent également une diversification modeste dans l'archipel (taux de diversification de 0,145 espèce / Ma pour une extinction supposée nulle ; Tableau 11), peut-être récemment induite après une phase de latence.



**Figure 29** : Niche écologique réalisée des *Psychotria* clade NC1 en Nouvelle-Calédonie. La carte résulte d'analyses de modélisation de niches sous le logiciel Maxent. Les carrés blancs et pourpres indiquent les localités des espèces du clade (les carrés pourpres sont ceux qui ont été utilisés pour tester le modèle). Le code couleur affiché à gauche correspond à la probabilité de distribution

Sa distribution géographique en Nouvelle-Calédonie est restreinte au sud-est de la Grande Terre (Figure 15), sur maquis minier et sur substrats ultramafiques, alors que des analyses de modélisation de niches ont permis de déduire une aire potentielle plus vaste, étendue aux massifs isolés de la côte Nord-Ouest de la Grande Terre (Figure 29 ; cf. *Article V*). Cette distribution étroite constatée dans l'archipel est probablement plus liée à un mode de dispersion actuel peu performant (barochorie ; Tableau 11), plutôt qu'à une trop grande spécialisation écologique. Dans tous les cas, ce clade n'est pas diversifié écologiquement et n'est pas capable de disperser, ce qui réduit considérablement ses chances de diversification.

### 3.3.3.4. Une jeune radiation explosive : le clade NC2

La diversification des *Psychotria* clade NC2 a été explosive dans l'archipel (soit 78 espèces ; Tableau 11), alors que cette lignée est absente des autres îles du Pacifique. Cette diversification a eut lieu récemment, et en un temps relativement court, puisque sa position phylogénétique au bout d'une courte branche indique une radiation induite rapidement après son arrivée en Nouvelle-Calédonie (Figure 10). Cette lignée est, de façon remarquable, très présente dans les écosystèmes ultramafiques (plus de 60% des espèces, et plus de 30 % strictement inféodées ; cf. chapitre IV). Ses espèces auraient été pré-adaptées à ces sols contraignants lors de leur arrivée depuis l'Australie (Pillon et al., 2010). De plus, le nombre d'espèces du clade NC2 est significativement plus riche que son groupe-frère australien, donc déséquilibrée, et indiquant une accélération de ses taux de spéciation (78 vs. quatre à neuf espèces ; application du test de Slowinsky & Guyer (1993) : p-value = 0,049\* à 0,105 ; Tableau 11 ; cf. *Article V*). L'aridification intense de l'Australie durant le Néogène, aurait provoqué des extinctions massives d'espèces ainsi que la contraction des biomes humides (Byrne et al., 2008, 2011) et des habitats de certaines espèces végétales, tels les *Psychotria* australiens ; tandis que d'autres espèces auraient continué à diversifier dans les archipels voisins où les niches écologiques se seraient avérées plus favorables.

Le rythme de diversification des *Psychotria* clade NC2 est quatre fois plus élevé que celui des autres lignées néo-calédoniennes de Psychotriaceae-Palicooureae (0,55 espèce / Ma pour une extinction supposée nulle, et même pour une extinction drastique ; Tableau 11), et est similaire à d'autres radiations rapides de plantes insulaires (Knoppe et al., 2012). Cette lignée pourrait être le résultat d'une radiation « non-adaptative » (Sanderson, 1998), puisqu'aucunes hautes spécialisations morphologiques, associées à l'occupation de niches écologiques différentes, n'ont été observées à travers l'ensemble des 78 espèces.





#### IV. DIVERSIFICATION DU GENRE *PSYCHOTRIA* EN NOUVELLE-CALÉDONIE

Préambule : Quelques conclusions émises dans l'*Article V* sont exposées dans ce chapitre. Toutefois la majorité des résultats présentée dans cette partie n'a pas encore été intégrée dans un manuscrit d'article destiné à être publié dans une revue scientifique. Des détails complémentaires concernant les matériel et méthodes sont donc donnés. Les *Psychotria* du clade NC2 constituent une large radiation, jeune, rapide et endémique de la Nouvelle-Calédonie. Cette dernière partie de l'étude s'est attachée à explorer la dynamique temporelle de cette radiation et d'identifier des traits écologiques qui auraient pu favoriser la mise en place d'une telle diversité.

##### 1. Compléments méthodologiques pour le chapitre

###### 1.1. Echantillonnage, loci d'ADN, préparation du jeu de données et analyses phylogénétiques

Le groupe interne étudié a été constitué par 71 espèces sur les 78 appartenant au clade NC2 ; représentant un peu plus de 90 % de la richesse du clade (cf. annexe 1). Le groupe externe a été composé par six espèces appartenant aux sous-clades majeurs de la lignée des *Psychotria* clade IV (cf. annexe 1). Dans cette partie de l'étude, trois loci chloroplastiques (*rps16*, *trnT-F*, *trnH-psbA*) et trois nucléaires (ETS, ITS, *ncpGS*) ont été séquencés suivant les protocoles décrits dans le chapitre Matériel et méthodes (cf. paragraphe 6). De même, la matrice de séquences d'ADN a été préparée suivant l'approche décrite également dans ce chapitre (édition des séquences, alignement, régions ambiguës, etc... ; cf. paragraphe 7).

Après identification du modèle d'évolution de chaque locus d'ADN (cf. annexe 2), des analyses simple-gènes ont été réalisées suivant les méthodes de ML et de l'IB. L'absence d'incongruences supportées statistiquement a permis la combinaison des loci d'ADN afin de conduire des analyses supplémentaires, suivant les deux méthodes précédemment citées (cf. chapitre Matériel et méthodes, paragraphes 8.4). Les analyses bayésiennes ont été paramétrées pour 25 millions de générations et répétées deux fois. La phase de « burnin » a été fixée à 5 millions de générations (cf. annexe 2). L'arbre consensus « half-compatible » a été obtenu par concaténation des arbres restants. Les phylogénies issues des analyses combinées en ML et IB n'ont présenté aucune incongruence soutenue statistiquement, c'est pourquoi seuls les résultats de l'IB ont été présentés dans ce chapitre.

## **1.2. Analyses de datation**

Les analyses de datation ont été conduites selon la méthode de l'IB en combinant les six loci d'ADN choisis pour l'étude, selon le paramétrage décrit dans le paragraphe 9.7. du chapitre Matériel et méthodes. Deux contraintes ont été imposées afin de permettre l'assignement de la calibration : la monophylie 1) de l'ensemble des espèces de l'échantillonnage ; et 2) de toutes les espèces à l'exception de *Psychotria rupicola* (unique représentant du clade NC1). Un seul point de calibration, secondaire dans cette partie de l'étude, a été utilisé et positionné à la racine de l'arbre, suivant une loi uniforme. Il correspond à l'intervalle de confiance à 95 % (High Probability Density, 95 % HPD) de la divergence entre le clade NC1 et le reste des espèces des *Psychotria* clade IV (soit un intervalle de 8,8-21,3 Ma, estimé dans la datation du jeu de données 'Rubiodeae' ; cf. Article V). L'arbre de départ a été généré au hasard. Les analyses de MCMC ont été répétées quatre fois pour un nombre de générations fixé à 25 millions, et échantillonnées toutes les 1000

générations. La phase de « burnin » a été fixée à 5 millions de générations. Les arbres restants ont été concaténés sous forme d'un arbre « maximum clade credibility ».

### **1.3. Analyses de diversification**

Les espèces du groupe externe ont été éliminées manuellement de l'arbre daté ultramétrique qui a été utilisé pour l'élaboration du diagramme LTT du clade NC2 (log(nombre d'espèces) en fonction du temps en millions d'années ; cf. Matériel et méthodes, paragraphe 10.3). Ce même arbre a été utilisé sous le logiciel R dans le package Laser (Rabosky, 2006a). La statistique  $\gamma$  a été appliquée au jeu de données (Pybus & Harvey, 2000). L'impact d'un échantillonnage incomplet sur cette statistique, a été testé en effectuant 5000 simulations prenant en compte le nombre d'espèces manquantes (c.-à-d. sept), afin d'obtenir sa loi de distribution sous l'hypothèse nulle, visualisée ensuite sous forme d'un graphique. Différents modèles de diversification ont été testés, et leurs scores AIC calculés (Pure-Birth, Birth-Death, DDL, DDX, Yule2rate, et Yule3rate ; cf. Matériel et méthodes, paragraphe 10.5). Leurs scores ont été comparés par l'application du test  $\Delta AIC_{Crc}$  (Rabosky, 2006b). La loi de distribution de cette statistique sous l'hypothèse nulle a été obtenue en simulant 5000 phylogénies randomisées comprenant chacune 71 espèces, puis visualisée sous forme d'un graphique, afin de voir si la valeur de cette variable est significativement différente d'une situation où les deux modèles sélectionnés dans le test  $\Delta AIC_{Crc}$  seraient similaires.

Enfin, les taux de diversification nets (ainsi que leurs intervalles de confiance associés) de chaque entité phylogénétique interne au clade NC2 ont été estimés à partir de l'âge de leurs couronnes, selon l'approche de Magallón & Sanderson (2001) et pour deux taux d'extinction différents (taux d'extinction = 0 et taux d'extinction = 0,9 ; cf. Matériel et méthodes, paragraphe 10.4). Leurs richesses spécifiques ont été estimées en tenant compte des résultats issus des analyses phylogénétiques et de l'étude morphologique du chapitre II,

notamment grâce à l'attribution des espèces manquantes de l'échantillonnage à ces entités (*Psychotria amieuensis* Guillaumin, *P. bourailensis* Guillaumin, *P. « flyshia »*, *sp. nov.*, *P. « jaffrei »*, *sp. nov.*, *P. lycioides* (Baill.) Guillaumin, *P. rosmarinifolia* (Baill.) Schltr., et *P. « tontoutaensis »*, *sp. nov.*).

#### **1.4. Caractérisation écologique, distribution géographique, et couplage phylogénétique**

Le SIG, établi à partir des accessions d'herbier (cf. Matériel et méthode, paragraphe 3.2), a permis de définir la distribution géographique de chaque espèce (cf. annexe 4), ainsi que leur spectre écologique respectif (cf. annexe 3). Une grille de 10 km x 10 km a été ensuite superposée sur la carte de la Nouvelle-Calédonie, après y avoir apposé toutes les accessions du clade NC2 présentes dans le SIG. Cette opération a permis de rechercher les centres géographiques de richesse spécifique du clade grâce au calcul du nombre d'espèces présentes par carré de 100 km<sup>2</sup>. Sur cette carte, les espèces micro-endémiques et leurs localités respectives ont été positionnées.

Chaque espèce a été caractérisée écologiquement, suivant quatre paramètres environnementaux, dont les classes ont été définies dans le chapitre Matériel et méthodes (cf. paragraphe 3.3) :

- ✓ **substrats géologiques** : ultramafique (incl. péridotites et serpentines), volcano-sédimentaire, calcaire corallien, ultramafique et volcano-sédimentaire, indifférent.
- ✓ **formations végétales** : forêts humides, maquis miniers, forêts sclérophylles, forêts humides et maquis miniers, forêts sclérophylles et maquis miniers, indifférent.
- ✓ **altitudes moyennes** : 0-350 m, 350-850 m, 850-1628 m.
- ✓ **pluviométries annuelles moyennes** : 380-1250 mm / an, 1250-2000 mm / an, 2000-4010 mm / an.

Enfin, la statistique K de Blomberg et al. (2003), qui quantifie le signal phylogénétique d'un trait écologique dans une phylogénie donnée (cf. Matériel et méthodes, paragraphe 10.6), a été appliquée au jeu de données et aux variables environnementales précédentes après avoir effectué le codage binaire suivant, afin de traduire des tolérances des espèces vis-à-vis de certaines contraintes environnementales :

✓ espèce **présente sur substrat ultramafique** vs. espèce absente des substrats ultramafiques.

✓ espèce **présente en maquis minier** vs. espèce absente des maquis minier.

✓ espèce **présente en formation sclérophylle** (incluant forêts sclérophylles et maquis miniers) vs. espèce absente des formations sclérophylles.

✓ espèce **présente à faibles altitudes** (inférieures à 350 m) vs. espèce absente des faibles altitudes.

✓ espèce **présente sous de faibles taux pluviométriques** (inférieurs à 2000 mm par an) vs. espèce absente de faibles taux pluviométriques.

La statistique K de quatre traits morphologiques a en plus été calculée : la couleur des fleurs (impliquée potentiellement dans la pollinisation), la couleur des fruits (impliquée potentiellement dans la dissémination), la pilosité des feuilles (lutte contre la déshydratation et / ou l'herbivorie) et le type de stipules ; afin de comparer la labilité des caractères écologiques et des caractères morphologiques.

### **1.5. Reconstruction des états de caractères ancestraux environnementaux**

Les quatre paramètres environnementaux (codage multi-états ; cf. ci-dessus) ont été utilisés dans des analyses supplémentaires de reconstruction d'états de caractère ancestraux.

L'arbre utilisé est issu des analyses de datation. Les analyses ont été effectuées sous le logiciel Mesquite v.2.75 (Maddison & Maddison, 2011) en utilisant le critère de Parcimonie.

## **2. L'explosion évolutive des *Psychotria* clade NC2**

### **2.1. La plus large et jeune radiation de plantes de Nouvelle-Calédonie**

La richesse spécifique du clade NC2 s'élève à 78 espèces qui forment un groupe monophylétique endémique de la Nouvelle-Calédonie, fortement supporté dans les analyses phylogénétiques sous IB (PP = 1 ; Figure 30). Même en ne considérant que ces 78 espèces, *Psychotria* reste le deuxième genre de plantes le plus riche de Nouvelle-Calédonie. En effet, le genre *Syzygium* (70 espèces) est plus petit, même après l'inclusion de *Piliocalyx* (huit espèces), et a visiblement colonisé la Nouvelle-Calédonie en au moins quatre évènements : deux pour le groupe I, un pour le groupe II et un pour le groupe IV (Biffin et al., 2006). Par conséquent, il n'existe probablement pas de groupe endémique monophylétique de *Syzygium* ayant une taille comparable à celle du clade NC2. Les genres de plantes qui viennent par ordre d'importance sont en outre moins riches : *Pycnanandra* (57 espèces), *Eugenia* (54 espèces), *Tapeinosperma* Hook.f. (53 espèces), et *Pittosporum* (45 espèces ; Morat et al., 2012).

La seule autre grande diversification néo-calédonienne pouvant dépasser *Psychotria* en termes de nombre d'espèces est celle du genre *Phyllanthus* (Phyllanthaceae). Sept groupes ont été distingués parmi les espèces néo-calédoniennes sur une base morphologique (Schmid, 1991). Ces groupes ont tous été inclus dans l'étude phylogénétique de Kathriarachchi et al. (2006), à l'exception du groupe 3, lequel comporte uniquement deux espèces. Dans cette dernière étude, quatre groupes apparaissent monophylétiques et forment des lignées néo-calédoniennes distinctes : le groupe 1 (composé de deux espèces, *P. chrysanthus* Baill. et *P.*

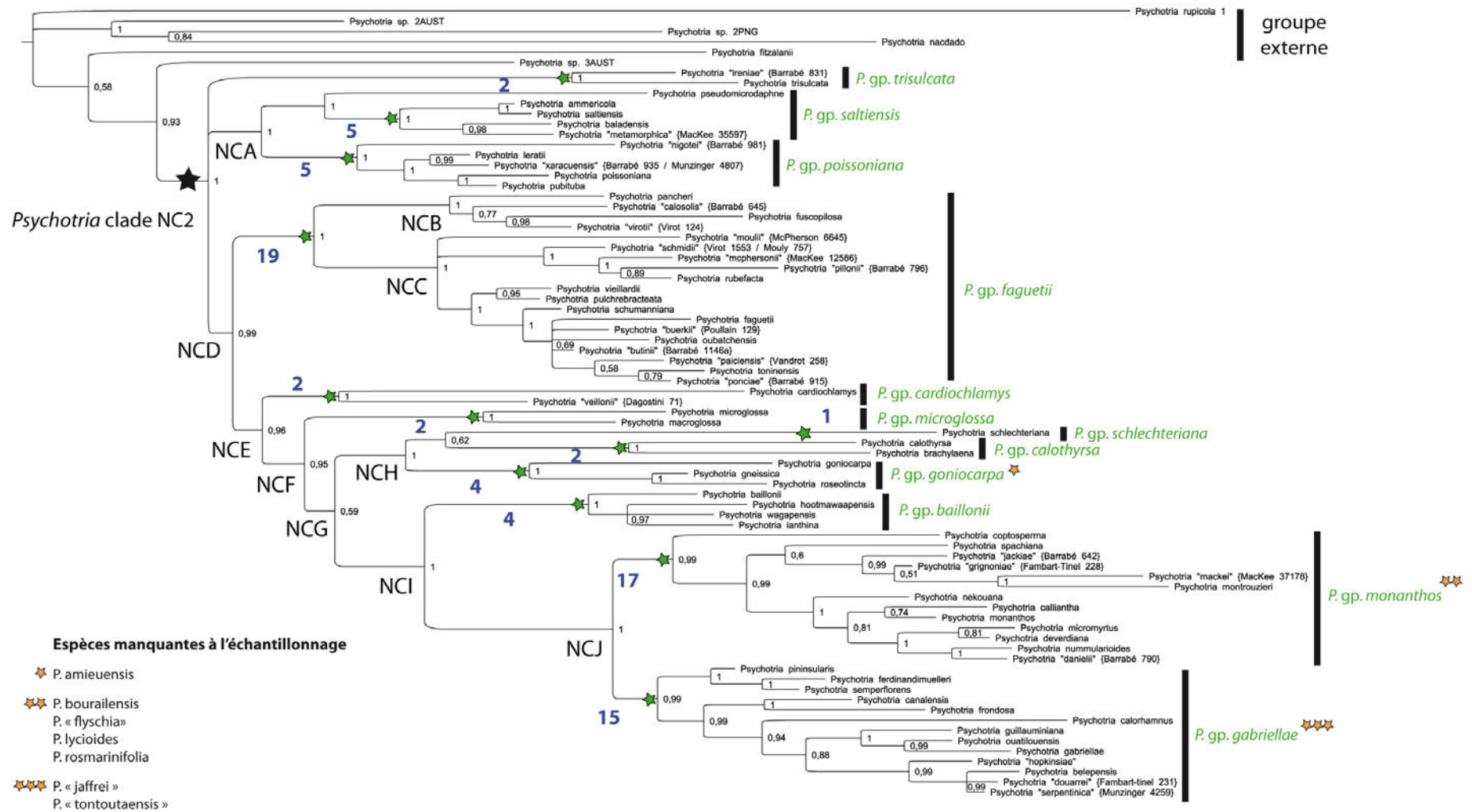
*virgatus* G.Forst.), le groupe 2 (une espèce, *P. urinaria* L.), le groupe 5 (47 espèces, *P. pancherianus* Baill. et ses espèces affines), et le groupe 6 + 7 (58 espèces, *P. kanalensis* Baill., *P. favieri* M.Schmid, et leurs espèces affines). Les deux derniers groupes occupent des positions à part dans une phylogénie établie à partir du locus ITS, alors qu'ils sont placés comme groupe-frères dans celle établie à partir du locus matK. Les espèces du groupe 5 ont deux fois plus de chromosomes que les espèces du groupe 7 (Mangenot et al., 1977), ce qui suggère d'après les données phylogénétiques, une origine allopolyploïde du groupe 5, dont l'un des parents serait proche de groupe 7, et l'autre d'une lignée encore non identifiée, mais phylogénétiquement distincte. Ainsi les groupes 5 et 7 seraient issus de deux événements de colonisation indépendants en Nouvelle-Calédonie.

Par conséquent, la plus grande diversification de plantes néo-calédonienne se trouverait bien chez le genre *Psychotria*, et correspondrait au clade NC2. Cette radiation serait également la plus jeune pour un groupe de plantes endémiques de cette taille, car apparu récemment durant le Miocène Supérieur (âge médian de la couronne estimé à 7,15 Ma ; Figure 32 ; Tableau 12). Sa richesse spécifique élevée n'est ainsi pas une conséquence de son âge, comme chez une majorité de larges lignées d'Angiospermes à l'échelle mondiale (Magallón & Castillo, 2009).

## **2.2. Rythmes de diversification**

La lignée du clade NC2 est la radiation de plantes la plus rapide de l'archipel. Elle a évolué pour des taux de diversification nets élevés (environ 0,5 espèce / Ma sous extinction nulle, et environ 0,3 espèce / Ma sous extinction élevée ; Tableau 12), comparables à ceux d'autres radiations d'archipels isolés du Pacifique (p. ex. *Bidens* L., Knope et al., 2012 ; cf.



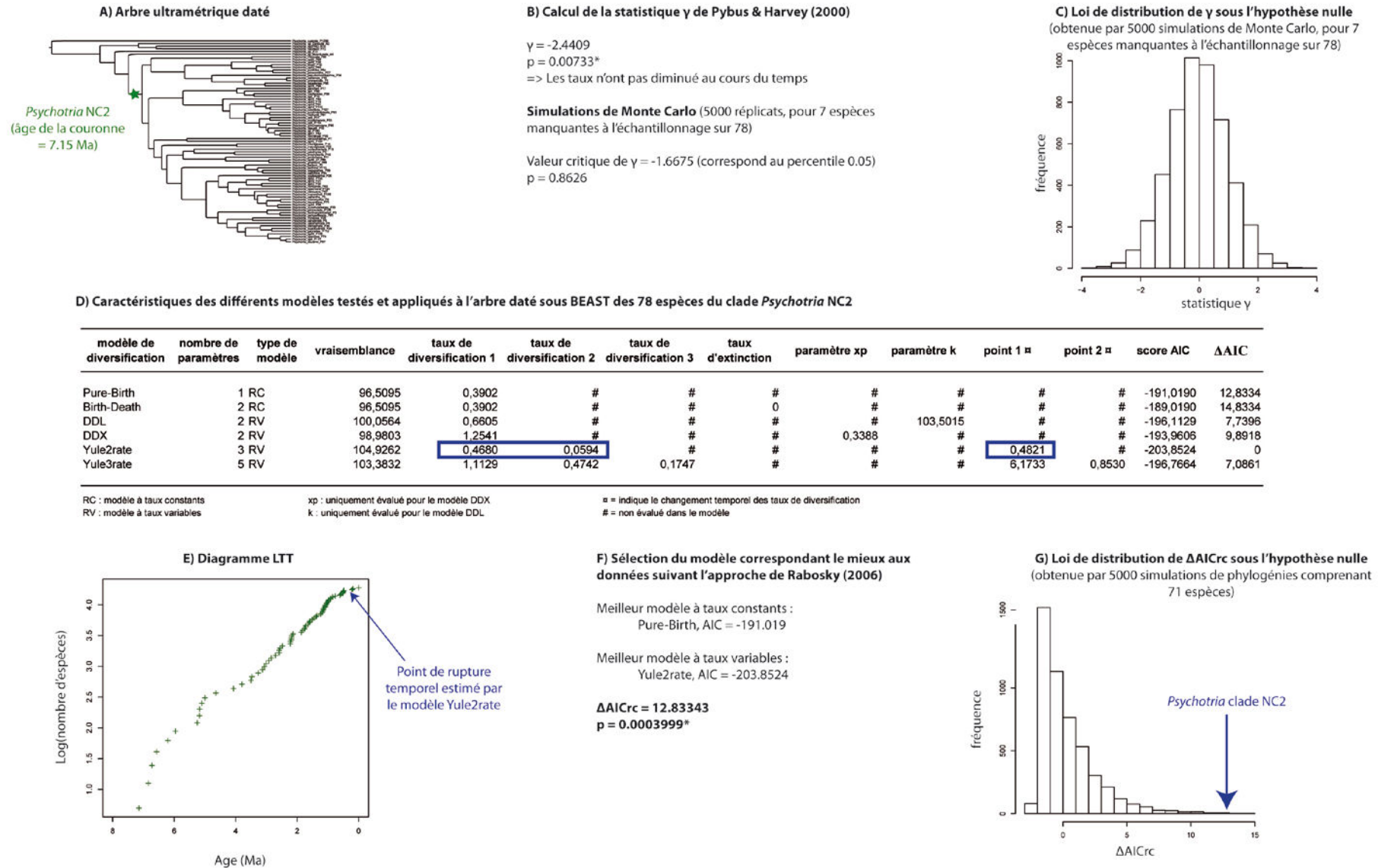


**Figure 30 :** Lignées internes des *Psychotria* clade NC2 et leurs relations de parenté. Arbre phylogénétique « half-compatible » du jeu de données « clade NC2 », issu des analyses en inférence bayésienne combinant six locus d'ADN (détail du paramétrage donné dans le chapitre et les annexes 1 et 2). Les probabilités à posteriori sont indiquées à droite de chaque nœud. Les étoiles vertes indiquent le placement des douze lignées. Leurs richesses spécifiques inférées par les résultats phylogénétiques, couplés à ceux de l'étude morphologique apparaissent en bleu.

*Article V*). Elle dépasse en termes de vitesse évolutive tous les autres groupes de plantes néo-calédoniennes (Pillon, 2012), y compris les Palmiers. Ces derniers ont récemment fait l'objet d'une ré-estimation de leur datation (Baker & Couvreur, 2012), et leurs taux de diversification doivent être revus à la baisse (cf. *Article V*).

La vitesse d'évolution du clade NC2 a peut-être varié au cours du temps, tel qu'indiqué par la courbe du diagramme LTT, qui présente une pente constante depuis l'origine du clade jusqu'à l'époque actuelle, avec un plateau se profilant à environ 0,5 Ma (Figure 31E), ainsi que par la valeur de la statistique  $\gamma$  qui est significativement inférieure à -1,645 ( $\gamma = -2,4409$ ,  $p = 0,00733$  ; Figure 31B). Le clade aurait ainsi évolué sous l'empreinte de deux différents taux, puisque le modèle Yule2rate a été sélectionné suite aux calculs du  $\Delta AIC_{Cr}$  et de sa loi de distribution sous l'hypothèse nulle (Figure 31F et G). Le manque de résolution observé à la base de l'arbre phylogénétique suggère un départ de diversification rapide (Mouly et al., soumis). Depuis son origine jusqu'à environ 0,5 Ma, la lignée semble avoir évolué à vitesse constante (0,47 espèce / Ma ; Figure 31D). A la fin du Pléistocène, une décélération brutale est mise en évidence, qui rabaisse les taux de diversification nets à des valeurs 7,5 fois moins élevées (0,06 espèce / Ma ; Figure 31D).

Toutefois le point de rupture temporel des taux de diversification nets et le plateau observé dans le diagramme LTT pourraient être de nature artefactuelle, en raison d'un échantillonnage incomplet (spécifique ou infraspécifique ; Schnitzler et al., 2011), ou d'espèces, dites cryptiques, au sein du clade NC2, dont l'existence n'aurait pas encore été révélée, a contrario du genre *Spiraeanthemum* A.Gray en Nouvelle-Calédonie (Cunoniaceae ; Pillon et al., 2009a). Ce qui est d'ailleurs corroboré par le test MCCR pour lequel la valeur de la statistique n'est plus significative après prise en compte des espèces manquantes à l'échantillonnage ( $\gamma = -1,6675$ ,  $p = 0,8626$  ; Figure 31C).

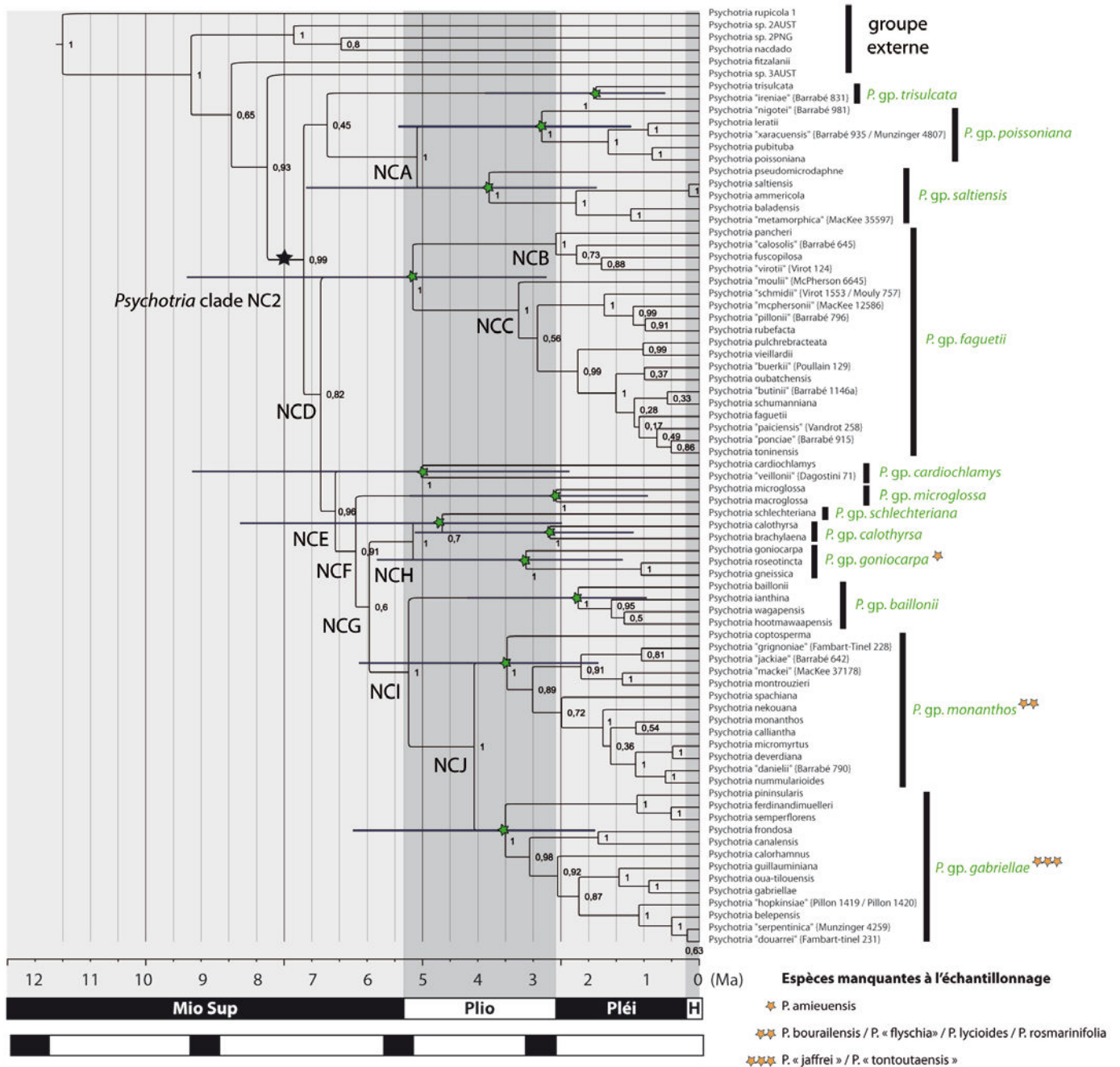


**Figure 31 :** Récapitulatif des différentes étapes (A à G) des analyses de diversification, conduites sous le package R Laser.

L'extinction a visiblement joué un rôle faible, favorisant d'autant plus une diversification forte du clade NC2, puisque les modèles de diversification présentant les plus petits scores AIC sont le Pure-Birth pour les modèles à taux constants, et le Yule2rate pour les modèles à taux variables (Figure 31D). Son impact peut ainsi être considéré comme négligeable, du moins jusqu'à l'arrivée récente des premiers hommes, il y a environ 3500 ans (Frimigacci & Maître, 1981). Contrairement au genre *Pycnandra*, qui n'accumule presque plus d'espèces au cours du temps car soumis à des processus de diversification densité-dépendante (Espeland & Muriene, 2011), le clade NC2 semble toujours soumis à une dynamique d'expansion évolutive (MacArthur & Wilson, 1967 ; Whittaker & Fernández-Palacios, 2007).

### **2.3. Une radiation composée de douze lignées, à richesses et vitesses d'évolutions inégales**

Cette large radiation est composée de 12 lignées monophylétiques, fortement soutenues dans la phylogénie du clade NC2 (PP  $\geq$  0.99 ; Figure 30). Elles correspondent aux 12 groupes informels, définis sur une base morphologique dans le chapitre II, qui sont par conséquent facilement identifiables. Les relations de parenté entre ces 12 lignées ont pu être établies dans cette étude, même si certaines d'entre elles demeurent incertaines. Une polytomie basale est observée dans la phylogénie, entre la lignée *trisulcata*, le clade regroupant les lignées *poissoniana* et *saltiensis* (clade NCA), et le reste des espèces (clade NCD). L'ordre de ramification des neuf autres lignées est le suivant : les lignées *faguetii*, *cardiochlamys*, *microglossa*, le clade regroupant les lignées *calothyrsa*, *goniocarpa* et *schlechteriana* (clade NCH), la lignée *baillonii*, et le clade réunissant les lignées *gabriellae* et *monanthos* (clade NCJ ; Figure 30).



**Figure 32 :** Origine temporelle des lignées internes des *Psychotria* clade NC2. L'arbre phylogénétique ultramétrique présenté est issu des analyses de datation à partir du jeu de donnée « clade NC2 » (détail du paramétrage donné dans le chapitre). Les probabilités à posteriori sont indiquées à droite de chaque nœud. Les étoiles vertes indiquent le placement des douze lignées. Les époques géologiques ont été représentées dans la première barre du bas (Mio Sup = Miocène Supérieur ; Plio = Pliocène ; Pléi = Pléistocène ; H = Holocène). La seconde barre indique en noir les périodes néo-calédoniennes de morphogénèse des sols inférées par Chevillotte et al. (2006). Les barres grises correspondent à l'intervalle 95 % HPD des âges de divergence des nœuds d'intérêt.



	Age de la racine (Ma)	95 % HPD âge de la racine (Ma)	Age de la couronne (Ma)	95 % HPD âge de la couronne (Ma)	Richesse spécifique		Taux de diversification nets (extinction nulle)		Taux de diversification nets (extinction élevée = 0.9)	
					trouvée dans les analyses phylogénétiques	estimée dans l'étude morphologique	Rc (Tc)	Rc (95 % HPD de Tc)	Rc (Tc)	Rc (95 % HPD de Tc)
<i>Psychotria</i> clade NC2	7.81	4.45-13.64	7.15	4.05-12.51	71	78	0,51	0,29-0,9	0,29	0,17-0,52
groupe <i>trisulcata</i>	6.72	3.78-11.88	1.87	0.62-3.86	2	2	NA	NA	NA	NA
clade NCA	6.72	3.78-11.88	5.1	2.54-9.19	10	10	0,315	0,11-0,63	0,11	0,06-0,23
groupe <i>poissoniana</i>	5.1	2.54-9.19	2.85	1.24-5.43	5	5	0,32	0,17-0,74	0,098	0,05-0,22
groupe <i>saltiensis</i>	5.1	2.54-9.19	3.8	1.86-7.1	5	5	0,24	0,13-0,49	0,073	0,04-0,15
clade NCD	7.15	4.05-12.51	6.84	3.81-11.92	66	66	0,51	0,29-0,92	0,28	0,16-0,515
groupe <i>faguettii</i>	6.84	3.81-11.92	5.17	2.77-9.25	19	19	0,43	0,24-0,81	0,19	0,11-0,35
clade NCB	5.17	2.77-9.25	2.59	1.16-4.89	4	4	0,27	0,14-0,6	0,078	0,04-0,175
clade NCC	5.17	2.77-9.25	3.26	1.64-5.94	15	15	0,62	0,34-1,23	0,25	0,14-0,5
clade NCE	6.84	3.81-11.92	6.57	3.72-11.51	40	47	0,48	0,27-0,85	0,25	0,14-0,45
groupe <i>cardiochlamys</i>	6.57	3.72-11.51	5	2.35-9.16	2	2	NA	NA	NA	NA
clade NCF	6.57	3.72-11.51	6.21	3.45-10.85	38	45	0,50	0,29-0,9	0,26	0,15-0,47
groupe <i>microglossa</i>	6.21	3.45-10.85	2.59	0.93-5.23	2	2	NA	NA	NA	NA
clade NCG	6.21	3.45-10.85	5.96	3.37-10.46	36	43	0,51	0,3-0,92	0,27	0,16-0,485
clade NCH	5.96	3.37-10.46	5.17	2.85-9.19	6	7	0,24	0,14-0,44	0,08	0,045-0,145
groupe <i>schlechteriana</i>	4.64	2.49-8.29	NA	NA	1	1	NA	NA	NA	NA
groupe <i>calothyrsa</i>	4.64	2.49-8.29	2.7	1.19-5.13	2	2	NA	NA	NA	NA
groupe <i>goniocarpa</i>	5.17	2.85-9.19	3.13	1.39-5.82	3	4	0,22	0,12-0,499	0,065	0,035-0,146
clade NCI	5.96	3.37-10.46	5.25	2.92-9.23	30	36	0,55	0,31-0,99	0,28	0,16-0,5
groupe <i>baillonii</i>	5.25	2.92-9.23	2.19	0.95-4.19	4	4	0,32	0,165-0,73	0,09	0,05-0,21
clade NCJ	5.25	2.92-9.23	4.07	2.25-7.23	26	32	0,68	0,38-1,23	0,33	0,19-0,6
groupe <i>gabrielae</i>	4.07	2.25-7.22	3.5	1.88-6.25	13	15	0,58	0,32-1,07	0,23	0,13-0,44
groupe <i>monanthos</i>	4.07	2.25-7.22	3.47	1.83-6.14	13	17	0,62	0,5-1,17	0,26	0,15-0,49

**Tableau 12 :** Ages de divergence et taux de diversification nets internes des *Psychotria* clade NC2. Les douze lignées sont surlignées en gris. Les âges des racines et couronnes sont indiqués en millions d'années (Ma), ainsi que leurs marges d'incertitudes (95 % HPD). Les taux (Rc) ont été évalués à partir de l'âge des couronnes (Tc, pour une extinction négligeable (égale à zéro) et pour une extinction élevée (égale à 0.9), avec les marges d'incertitudes associées (95 % HPD)).

Ces 12 lignées peuvent être qualifiées de « micro-radiations », autrement dit de radiations à l'intérieur d'une radiation, car toutes issues d'un seul ancêtre, contrastant avec les autres genres les plus riches de l'archipel, qui sont le résultat de radiations multiples indépendantes, ayant des ancêtres différents (*Diospyros*, Duangjai et al., 2009 ; *Syzygium*, Biffin et al., 2006). Ces douze lignées sont inégales en termes de diversification : âges d'apparition étalés dans le temps, entre 1,9 et 5,2 Ma ; richesses spécifiques d'une à 19 espèces ; vitesse d'évolution variant de 0,22 à 0,62 espèce / Ma (pour une extinction nulle ; Figure 32 ; Tableau 12). Trois d'entre elles sont plus riches et ont plus largement diversifié : les lignées *faguetii*, *gabriellae* et *monanthos* (respectivement 19, 15 et 17 espèces), qui présentent les taux de diversifications nets les plus élevés parmi ces 12 lignées (respectivement de 0,43, 0,58 et 0,62 espèce / Ma, pour une extinction nulle ; Tableau 12).

#### **2.4. Conservation de l'habitat ancestral et spectre écologique étendu**

La richesse spécifique du clade NC2 est concentrée au sein de quatre centres géographiques à l'échelle de la Grande Terre qui coïncident avec quatre des plus grands continuums forestiers actuels de Nouvelle-Calédonie, où sont enregistrés de forts taux pluviométriques (Figure 33 ; Morat et al., 1981) : la chaîne Nord-Est du Mont Panié et du massif de Mandjélia ; le Grand Massif du Sud, sur les hauts sommets et dans la Plaine des Lacs ; la région de l'Aoupinié et de la Tchamba ; la région du Col d'Amieu et du Col des Roussettes. De plus, les espèces du clade NC2 sont majoritairement forestières, dont 61 % strictement restreintes à ce type de formations. Elles sont présentes en-dessous de 850 m d'altitude (91 %), pour de forts taux de pluviométrie, excédant 2000 mm par an (67 % ; Tableau 13).

A	Strictement			Ubiquiste	Richesse totale
	volcano-sédimentaire	Ultramafique	Calcaire corallien		
groupe <i>baillonii</i>	2	1		1	4
groupe <i>calothyrsa</i>	1			1	2
groupe <i>cardiochlamys</i>		2			2
groupe <i>faguetii</i>	7	7		5	19
groupe <i>gabriellae</i>	3	11		1	15
groupe <i>goniocarpa</i>	3			1	4
groupe <i>microglossa</i>				2	2
groupe <i>monanthos</i>	6	4	1	6	17
groupe <i>poissoniana</i>	1	3		1	5
groupe <i>saltiense</i>	3	1		1	5
groupe <i>schlechteriana</i>	1				1
groupe <i>trisolcata</i>	2				2
<b>Total</b>	<b>29</b>	<b>29</b>	<b>1</b>	<b>19</b>	<b>78</b>

B	Strictement			FH et MM	FS et MM	Ubiquiste	Richesse totale
	Forêt humide (FH)	Forêt sclérophylle (FS)	Maquis minier (MM)				
groupe <i>baillonii</i>	3		1				4
groupe <i>calothyrsa</i>	1			1			2
groupe <i>cardiochlamys</i>			1	1			2
groupe <i>faguetii</i>	19						19
groupe <i>gabriellae</i>	4		9	1		1	15
groupe <i>goniocarpa</i>	4						4
groupe <i>microglossa</i>	2						2
groupe <i>monanthos</i>	5	5	5		2		17
groupe <i>poissoniana</i>	3		1	1			5
groupe <i>saltiense</i>	4			1			5
groupe <i>schlechteriana</i>	1						1
groupe <i>trisolcata</i>	2						2
<b>Total</b>	<b>48</b>	<b>5</b>	<b>17</b>	<b>5</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>78</b>

C	380-1250 mm / an	1250-2000 mm / an	2000-4010 mm / an	Richesse totale
groupe <i>baillonii</i>		1	3	4
groupe <i>calothyrsa</i>			2	2
groupe <i>cardiochlamys</i>		1	1	2
groupe <i>faguetii</i>		1	18	19
groupe <i>gabriellae</i>	1	7	7	15
groupe <i>goniocarpa</i>		1	3	4
groupe <i>microglossa</i>			2	2
groupe <i>monanthos</i>	4	10	3	17
groupe <i>poissoniana</i>			5	5
groupe <i>saltiense</i>			5	5
groupe <i>schlechteriana</i>			1	1
groupe <i>trisolcata</i>			2	2
<b>Total</b>	<b>5</b>	<b>21</b>	<b>52</b>	<b>78</b>

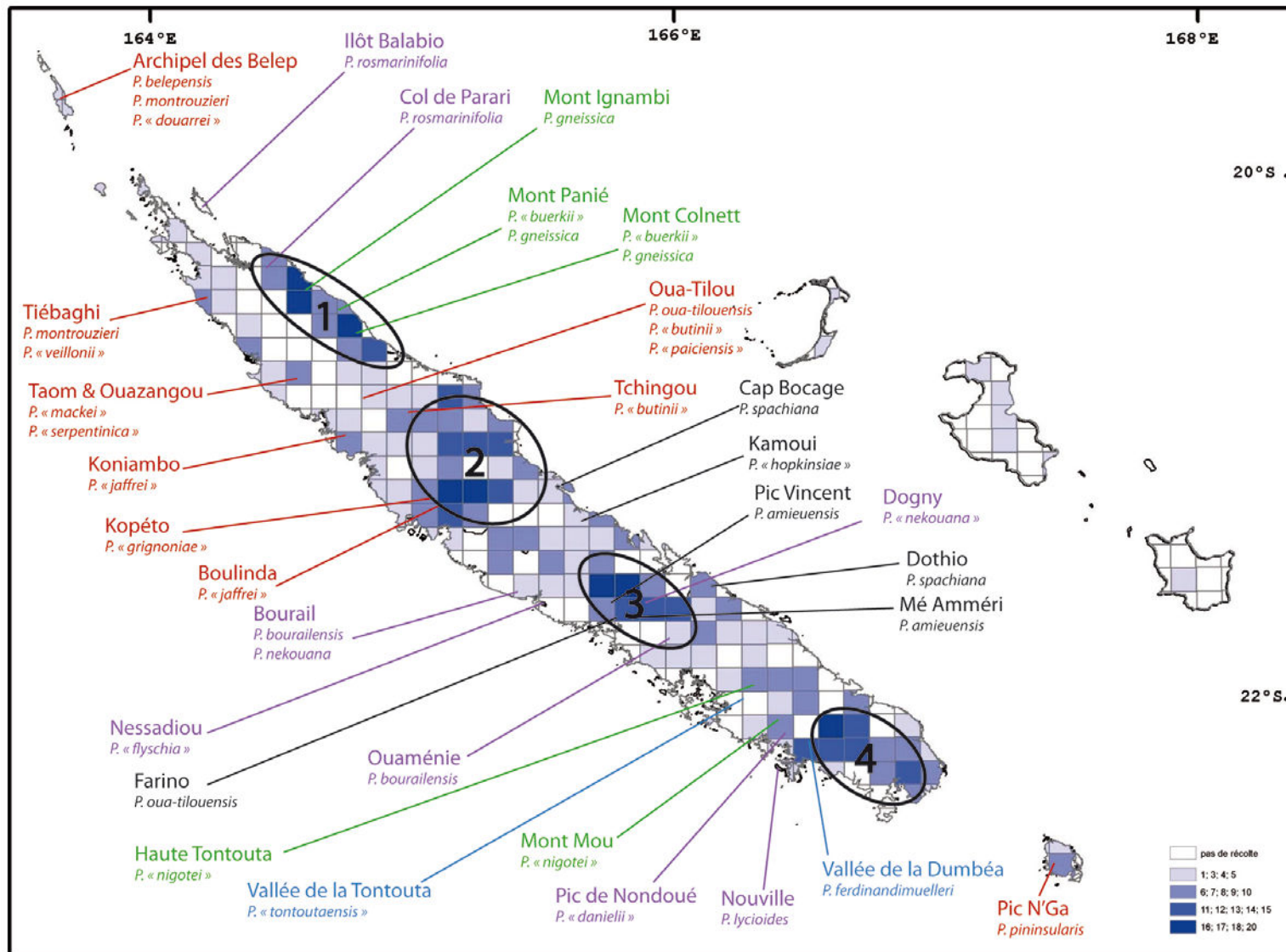
D	0-1250 mm / an	1250-2000 mm / an	2000-4010 mm / an	Richesse totale
groupe <i>baillonii</i>		1	3	4
groupe <i>calothyrsa</i>			2	2
groupe <i>cardiochlamys</i>		1	1	2
groupe <i>faguetii</i>		1	18	19
groupe <i>gabriellae</i>	1	7	7	15
groupe <i>goniocarpa</i>		1	3	4
groupe <i>microglossa</i>			2	2
groupe <i>monanthos</i>	4	10	3	17
groupe <i>poissoniana</i>			5	5
groupe <i>saltiense</i>			5	5
groupe <i>schlechteriana</i>			1	1
groupe <i>trisolcata</i>			2	2
<b>Total</b>	<b>5</b>	<b>21</b>	<b>52</b>	<b>78</b>

**Tableau 13** : Caractéristiques écologiques des douze lignées de *Psychotria* clade NC2, avec le nombre d'espèces associées à chaque classe environnementale. A = substrats géologiques ; B = formations végétales ; C = altitudes moyennes ; D = taux de pluviométrie moyens annuels.



Ces dernières caractéristiques sont d'ailleurs reconstruites comme ancestrales pour le clade NC2 (Figure 34). Son ancêtre aurait ainsi été présent dans un habitat forestier humide, corroboré par les caractéristiques écologiques de son groupe-frère australien, dont les espèces sont majoritairement inféodées aux forêts humides du nord-est de l'Australie (Queensland, et Cape York ; Cooper & Cooper, 2004), où de forts taux de pluviométrie sont enregistrés ([www.bom.gov.au/climate](http://www.bom.gov.au/climate)). L'habitat forestier ancestral du clade NC2 est assez bien conservé à travers les 12 lignées, car reconstruit comme ancestral pour une majorité d'entre elles (Figure 34 ; Tableau 14). Neuf lignées sont en effet presque exclusivement forestières, et présentes sous des taux de pluviométrie excédant les 2000 mm par an (c.-à-d. lignées *baillonii*, *calothyrsa*, *faguetii*, *goniocarpa*, *microglossa*, *poissoniana*, *saltiensis*, *schlechteriana* et *trisulcata* ; Tableau 13).

Le spectre écologique des *Psychotria* clade NC2 reste toutefois étendu, puisque un certain nombre d'espèces croissent dans des habitats tranchant nettement avec celui supposé ancestral : espèces de maquis miniers, de forêts sclérophylles, à basses altitudes, sous de faibles taux pluviométriques, etc... (Tableau 13 ; cf. annexe 3). Mêmes les Iles Loyauté coralliennes ont été récemment colonisées depuis la Grande Terre par les deux espèces *P. baillonii* Schltr. et *P. nummularioides* Baill. ex Guillaumin (Figure 32 ; annexe 4) ; ce qui contredit en même temps les hypothèses d'origine loyaltienne d'une partie de la flore néo-calédonienne énoncées par Heads (2008). Le groupe fait ainsi preuve d'une forte plasticité écologique à l'échelle de l'archipel néo-calédonien, car capable d'occuper un grand nombre de niches écologiques (Figure 15) ; ce qui est d'ailleurs corroboré par les valeurs de la statistique K qui restent généralement significativement inférieures à 1 pour tous les traits écologiques étudiés (signaux phylogénétiques faibles ; Tableau 15).



**Figure 33 :** Identification des centres de richesse spécifique des *Psychotria* clade NC2 (ellipses noires, numérotées de 1 à 4, 1 = Panié à Mandjéla, 2 = Aoupinié / Tchamba, 3 = Col d'Amieu / Col des Roussettes, 4 = Grand Massif du Sud), suite à l'application d'un quadrillage de 10 km par 10 km sur la carte de la Nouvelle-Calédonie. Les gammes de couleur affichées en bas à droite indiquent le nombre d'espèces trouvées par carré de 100 km<sup>2</sup>, suite à l'extraction de la base SIG. Les espèces micro-endémiques ont été localisées et chacune attribuée à une catégorie de micro-endémisme (rouge = sur des massifs ultramafiques isolés ; vert = sur des sommets montagneux à hautes altitudes ; bleu = dans des grandes vallées alluviales ; violet = dans des reliques de forêt sclérophylle ; noir = non expliqué).

	<b>Formations végétales</b>	<b>Substrats géologiques</b>	<b>Altitudes</b>	<b>Pluviométries</b>
<b><i>Psychotria</i> clade NC2</b>	Forêts humides	ultramafiques	350-850 m	2000-4010 mm
<b>groupe <i>trisulcata</i></b>	Forêts humides	volcano-sédimentaires	350-850 m	2000-4010 mm
<b>clade NCA</b>	Forêts humides	ultramafiques	350-850 m	2000-4010 mm
<b>groupe <i>poissoniana</i></b>	équivoque	ultramafiques	350-850 m	2000-4010 mm
<b>groupe <i>saltiensis</i></b>	équivoque	équivoque	350-850 m	2000-4010 mm
<b>clade NCD</b>	Forêts humides	ultramafiques	équivoque	2000-4010 mm
<b>groupe <i>faguetii</i></b>	Forêts humides	équivoque	350-850 m	2000-4010 mm
<b>clade NCB</b>	Forêts humides	équivoque	350-850 m	2000-4010 mm
<b>clade NCC</b>	Forêts humides	équivoque	350-850 m	2000-4010 mm
<b>clade NCE</b>	équivoque	ultramafiques	équivoque	2000-4010 mm
<b>groupe <i>cardiochlamys</i></b>	équivoque	ultramafiques	0-350 m	équivoque
<b>clade NCF</b>	Forêts humides	équivoque	équivoque	2000-4010 mm
<b>groupe <i>microglossa</i></b>	Forêts humides	indifférent	équivoque	2000-4010 mm
<b>clade NCG</b>	Forêts humides	équivoque	équivoque	2000-4010 mm
<b>clade NCH</b>	Forêts humides	volcano-sédimentaires	équivoque	2000-4010 mm
<b>groupe <i>schlechteriana</i></b>	Forêts humides	volcano-sédimentaires	0-350 m	2000-4010 mm
<b>groupe <i>calothyrsa</i></b>	équivoque	équivoque	0-350 m	2000-4010 mm
<b>groupe <i>goniocarpa</i></b>	Forêts humides	équivoque	350-850 m	2000-4010 mm
<b>clade NCI</b>	équivoque	ultramafiques	équivoque	2000-4010 mm
<b>groupe <i>baillonii</i></b>	Forêts humides	équivoque	350-850 m	2000-4010 mm
<b>clade NCJ</b>	Maquis miniers	ultramafiques	0-350 m	équivoque
<b>groupe <i>gabriellae</i></b>	Maquis miniers	ultramafiques	0-350 m	2000-4010 mm
<b>groupe <i>monanthos</i></b>	équivoque	équivoque	0-350 m	1250-2000 mm

**Tableau 14** : Etats de caractères ancestraux des nœuds internes des *Psychotria* clade NC2. Les douze lignées sont surlignées en gris.

	Statistique K	Variance observée	P-value	Type de la variable
Présence sur substrat ultramafique	0,28	0,13	0,083	E
Présence en maquis minier	0,5*	0,07	0,001	E
Présence en formation sclérophylle	0,46*	0,08	0,001	E
Présence à des basses altitudes	0,35*	0,18	0,009	E
Présence sous de faibles taux pluviométriques	0,61*	0,14	0,001	E
Couleur de la fleur	0,88*	0,16	0,001	M
Couleur du fruit	0,41*	0,43	0,002	M
Type de stipules	0,49*	1,33	0,001	M
Pilosité de la feuille	0,31	0,43	0,091	M

**Tableau 15 :** Résultats des calculs de la statistique K appliquée à neuf variables (cinq écologiques en codage binaire et quatre morphologiques). Sont indiqués : la valeur de la statistique (avec une étoile si significative), la variance observée, la valeur de la probabilité associée, et la nature de chaque variable (E = variable écologique, M = variable morphologique).

## 2.5. Processus de spéciations

L'analyse comparative des différents regroupements d'espèces-sœurs dans la phylogénie du clade NC2 (Figure 30), couplée à l'examen de leurs aires de distribution géographique, et notamment en ce qui concerne les espèces micro-endémiques (25 espèces, soit 32 % de la richesse totale du clade ; Figure 33), révèle l'existence de différents processus de spéciation, ayant très certainement joué un rôle dans l'expansion évolutive du clade.

### 2.5.1. Allopatries

Onze espèces micro-endémiques présentent une distribution restreinte à certains massifs ultramafiques isolés (Figure 33 ; en rouge), et cinq à des sommets montagneux, tant dans la partie nord-est que sud-est du territoire (en vert). Des spéciations allopatriques sont ainsi envisageables par isolement géographique des populations concernées. Par exemple, dans la lignée *monanthos*, les espèces *Psychotria montrouzieri* Barrabé & J.Florence, *nom. nov.*, *P. « mackei »*, *sp. nov.*, et *P. « grignoniae »*, *sp. nov.*, proches phylogénétiquement, sont chacune inféodées à un ou deux massifs ultramafiques isolés de la côte Nord-Ouest, sans recouvrement de leurs aires de distribution (respectivement présentes à Belep / Tiébaghi, Taom / Ouazangou, Kopéto ; Figures 30 et 33 ; cf. annexe 4). De même, dans la lignée

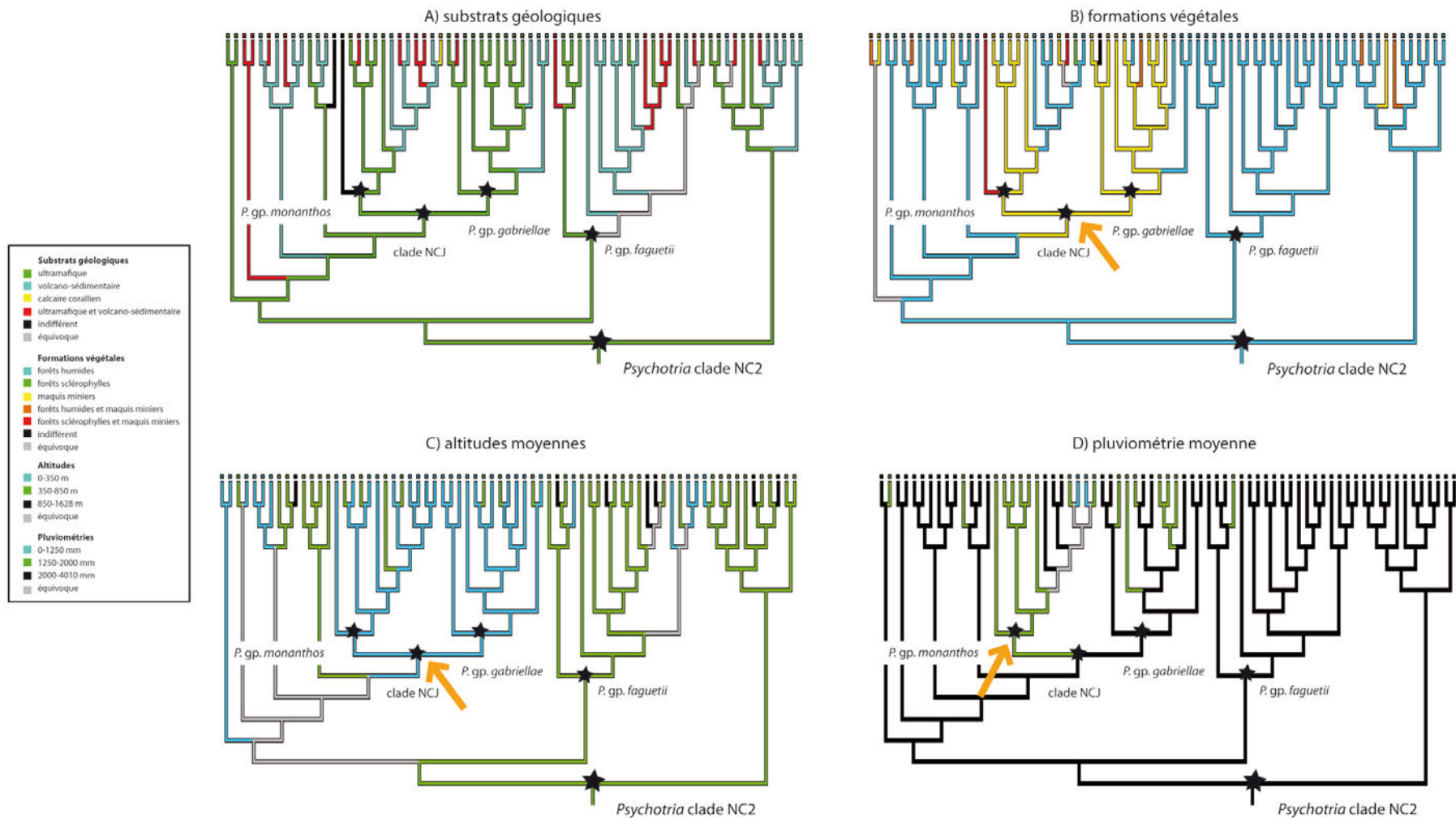
*gabriellae*, *P. « douarrei »*, *sp. nov.* et *P. « serpentinica »*, *sp. nov.* ont été recensées respectivement à Belep et Taom / Ouazangou. Ces processus semblent importants dans la région nord-ouest de la Grande Terre, où les massifs joueraient un véritable rôle d'inselberg pour de nombreux groupes de plantes (Schmid, 1982 ; Jaffré et al., 1987 ; Pillon, 2008). Les îles périphériques pourraient également abriter des espèces issues d'allopatricité, telle *P. pininsularis* Guillaumin à l'Ile des Pins, espèce-sœur de *P. ferdinandimuelleri* Guillaumin et *P. semperflorens* (Pancher ex Beauvis.) Guillaumin, présentes uniquement sur la Grande Terre (Figure 33 ; cf. annexe 4).

La répartition géographique limitée de certaines espèces micro-endémiques jeunes pourrait être liée à des processus de spéciation allopatricité, conditionnés par des événements récents de glaciations (Grandcolas et al., 2008 ; Hewitt, 2010). Par exemple les deux espèces, *Psychotria « tontoutaensis »*, *sp. nov.* et *P. ferdinandimuelleri* (dont l'apparition est datée de la fin du Pléistocène ; Figure 32) sont micro-endémiques respectivement des grandes vallées alluviales de la Tontouta et la Dumbéa (cf. annexe 4 ; Figure 33 ; en bleu). Leurs distributions actuelles sont ainsi peut-être conséquentes à des contractions végétales le long de ces deux cours d'eau durant une période où les apports pluviométriques étaient moins abondants.

### 2.5.2. Sympatries

Des spéciations par sympatrie sont également envisageables, par exemple dans les lignées *faguetii* et *microglossa*. Les espèces-sœurs *Psychotria pulchrebracteata* Guillaumin et *P. vieillardii* (Baill.) Guillaumin ont la même aire de distribution dans la chaîne du Panié (Figure 30 ; cf. annexe 4). Les espèces *P. macroglossa* (Baill.) Guillaumin et *P. microglossa* (Baill.) Guillaumin sont largement distribuées sur la Grande Terre et souvent présentes dans les mêmes forêts (Figure 30 ; cf. annexe 4). Des observations complémentaires au Mont Panié





**Figure 34 :** Reconstructions d'états de caractères ancestraux des quatre paramètres écologiques ayant le plus d'influence sur la distribution géographique des plantes en Nouvelle-Calédonie (A à D), au travers de l'arbre ultramétrique daté sous BEAST du clade *Psychotria* NC2. Les classes de chacun des paramètres sont figurées selon le code couleur affiché à gauche. Les étoiles noires désignent les noeuds d'intérêt. Les flèches orange indiquent un changement des conditions écologiques des lignées concernées.

ont permis de recenser, en cohabitation forestière, pas moins de huit espèces appartenant à la lignée *faguetii* (obs. pers.).

### **2.5.3. Hybridations**

Enfin des processus par hybridation sont probables, même si non testés dans cette étude. Par exemple, *Psychotria* « *pillonii* », *sp. nov.* est indifférente vis-à-vis des substrats géologiques (cf. annexe 3). Toutefois elle ne pousse qu'exclusivement dans les zones de contact volcano-sédimentaires et ultramafiques (p.ex. Dothio, roches de Gohapin, base du Mont Mou, Koghis ; obs. pers. ; cf. annexe 4). Son origine pourrait être similaire à celle d'espèces hybrides appartenant aux genres *Codia* et *Cunonia* (Pillon, 2008 ; Pillon et al., 2009b).

## **3. Facteurs abiotiques et biotiques ayant guidé la diversification du clade NC2**

L'établissement et l'expansion du clade NC2 au sein de l'archipel néo-calédonien ont visiblement été très rapides (cf. *Article V*), et sous la gouverne de différents processus de spéciation. Sa forte diversification pourrait avoir été guidée par différents facteurs, compte tenu des différences observées entre ses 12 lignées internes, ainsi que de la distribution de certains paramètres écologiques le long de sa phylogénie.

### **3.1. Influence des substrats géologiques**

#### **3.1.1. Exaptation aux substrats ultramafiques**

Une attention particulière a, depuis de nombreuses années, été portée sur les réponses adaptatives des organismes terrestres, en Nouvelle-Calédonie, aux sols contraignants ultramafiques (Jaffré, 1976, 1980, 1996 ; Jaffré et al., 1997 ; Jaffré & L'Huillier dans

L'Huillier et al., 2010). Chez les plantes, une grande diversité floristique est en effet observée dans ces écosystèmes (Jaffré et al., 1987), reflétée par des taux d'endémisme élevés (81 % d'espèces endémiques sur cette catégorie de roches, et 47 % exclusives ; Jaffré, 2005). Toutefois peu d'études ont permis à ce jour d'identifier l'influence de ces substrats sur l'évolution des plantes en Nouvelle-Calédonie (Pillon et al., 2009b).

La capacité certaine des *Psychotria* du clade NC2 à croître sur substrats ultramafiques (61 % des espèces ; Tableau 13), a été identifiée comme ancestrale (Figure 34 ; Tableau 14). L'hypothèse d'une exaptation vis-à-vis des substrats ultramafiques n'est donc pas à exclure. D'autant plus que les espèces appartenant à l'ordre des Gentianales ont été identifiées, à l'échelle des Angiospermes de Nouvelle-Calédonie, comme pré-adaptées à ces sols (Pillon et al., 2010). Ainsi l'acquisition d'une tolérance aux propriétés contraignantes de ces substrats est visiblement antérieure à l'arrivée du clade NC2 dans l'archipel, et aurait favorisé son établissement localement, en lui conférant une compétitivité plus élevée que d'autres groupes de plantes n'ayant pas acquis ces prédispositions.

### **3.1.2. Labilité de la tolérance aux substrats ultramafiques**

Cependant la répartition des espèces sur les différentes catégories de substrat est équilibrée car environ 37 % des espèces sont inféodées aux roches ultramafiques, 37 % aux roches volcano-sédimentaires, et 24 % sont ubiquistes (Tableau 13). De plus, certaines lignées sont strictement inféodées aux substrats volcano-sédimentaires (lignées *schlechteriana* et *trisulcata*, respectivement de une et deux espèces), d'autres aux roches ultramafiques (lignée *cardiochlamys*, deux espèces), et d'autres entièrement ubiquistes (lignée *microglossa*, deux espèces). La capacité à tolérer les substrats ultramafiques apparaît labile au sein du clade NC2, puisque la valeur de la statistique K associée, est la plus faible parmi tous les paramètres écologiques étudiés ( $K = 0,28$  ; Tableau 15). Une tendance similaire a été observée chez le



genre *Polyscias* J.R.Forst. & G.Forst. (Araliaceae ; Eibl et al., 2001), et chez plusieurs autres groupes de plantes néo-calédoniens (de Kok, 2002), bien que dans cette dernière étude, seules des analyses cladistiques aient été menées à partir de caractères morphologiques. Cette labilité vis-à-vis des substrats ultramafiques chez les plantes a également été montrée en Californie chez le genre *Calochortus* Pursh (Liliaceae ; Patterson & Givnish, 2003). Elle semble être un schéma évolutif récurrent pour plusieurs groupes de plantes à l'échelle mondiale (Anacker, 2011), même s'il existe des radiations, dans lesquelles cette tolérance est restée conservée parmi toutes les espèces qui les composent, comme par exemple dans le genre cubain *Leucocroton* Griseb. (Euphorbiaceae ; Jestrow et al., 2011). Ainsi le passage évolutif des substrats ultramafiques aux substrats volcano-sédimentaires (et réciproquement) apparaît comme un évènement rapide et facile au sein du clade NC2.

### 3.1.3. L'hyperaccumulation de nickel

La fonction hyperaccumulatrice de nickel chez les plantes suscite un intérêt particulier en Nouvelle-Calédonie, notamment au niveau de la compréhension des mécanismes cellulaires qui y sont impliqués. Plusieurs espèces végétales appartenant par exemple aux genres *Geissois* (Jaffré et al., 1979a), *Phyllanthus* (Kersten et al., 1999) ou encore *Homalium* Jacq. (Salicaceae ; Jaffré et al., 1979b), sont qualifiées d'hyperaccumulatrices car admettant des teneurs de nickel supérieures à 0,1 % (Jaffré, 1980).

L'hyperaccumulation de nickel reste une adaptation ponctuelle au sein des *Psychotria* clade NC2. Seule l'espèce *P. gabriellae* (autrefois dénommée *P. douarrei* ; cf. *Article III*) a été identifiée comme hyperaccumulatrice (Jaffré & Schmid, 1974 ; Kersten et al., 1980 ; Boyd et al., 1999), et appartient à la catégorie des hypernickelophores puisque présentant des teneurs en nickel parmi les plus élevées de l'archipel, supérieures à 10000 mg/kg (Boyd & Jaffré, 2009). Une population de *Psychotria*, morphologiquement similaire à *P. gabriellae*, et

hyperaccumulante aussi le nickel, a été localisée sur le Massif du Tchinguou. Des analyses phylogénétiques complémentaires (données non exposées) ont montré qu'elle constituerait une espèce distincte de *P. gabriellae*, et qu'il s'agirait d'une espèce cryptique non distinguable morpho-anatomiquement.

L'hyperaccumulation de nickel serait ainsi apparue deux fois, et de façon indépendante au cours de l'histoire du clade NC2. Cette adaptation n'est pas exclusive à la Nouvelle-Calédonie, puisque des espèces cubaines (Borhidi, 1991) et indonésiennes (Reeves, 2003) ont été identifiées comme hyperaccumulantes de nickel. La situation est similaire chez d'autres grandes lignées de plantes du territoire, dans lesquelles la capacité à hyperaccumuler cet élément aurait visiblement plusieurs origines indépendantes. Par exemple, dans le genre *Phyllanthus*, une dizaine d'espèces sur les 116 sont hyperaccumulantes (Kersten et al., 1999), et appartiennent à quatre des sept groupes de Schmid (Schmid, 1991), comme à une échelle géographique plus vaste puisque d'autres *Phyllanthus* hyperaccumulants ont été identifiés dans le Queensland, à Puerto Rico, à Cuba et en Indonésie (Borhidi, 1991 ; Reeves, 2003).

### **3.2. Les changements de pollinisateurs ?**

La lignée *faguettii* présente un des taux de diversification nets les plus élevés parmi les 12 lignées (0,43 espèce / Ma ; Tableau 12), même si elle a conservé le « fond » écologique ancestral, puisqu'elle est présente en milieu strictement forestier sous de forts taux de pluviométrie, et à des altitudes moyennes à élevées (Tableau 13 ; Figure 34). Parmi les traits morphologiques étudiés, la couleur de la fleur est celui qui possède la valeur de la statistique K la plus élevée ( $K = 0,88^*$  ; Tableau 15). Le polymorphisme floral observé d'une lignée à l'autre au sein du clade NC2, laisse présager l'existence de modes de pollinisation différents (cf. chapitre II). Un changement de la morphologie florale peut traduire chez certains groupes de plantes un changement de pollinisateur (Smith, 2010). Un tel changement affecte

généralement les taux de diversification des groupes concernés, et dans certains cas les accélèrent (Kay & Sargent, 2009). La forte diversification de la lignée *faguetii* est ainsi peut-être liée à l'acquisition d'un mode de pollinisation différent (potentiellement par des papillons de nuit). En outre la forte diversification de la lignée *gabriellae* (0,58 espèce / Ma ; Tableau 12) est peut-être à mettre en lien avec un mode de pollinisation impliquant des oiseaux (cf. chapitre II), comme dans le cas de nombreuses espèces de *Palicourea* où la pollinisation des fleurs est effectuée par l'intermédiaire d'oiseaux mouches, permettant ainsi une importante diversification du genre sous les néotropiques (Taylor, 1997).

Par ailleurs, la lignée *faguetii* comporte autant d'espèces sur substrats volcano-sédimentaires qu'ultramafiques (Tableau 13). Sa diversification aurait pu être favorisée dans un premier temps par un changement de pollinisateur, puis dans un second temps conditionnée par la nature des substrats. La situation est inverse chez un groupe d'Orchidées dont la radiation a d'abord été déclenchée par un changement de niche écologique (épiphytes sur rameaux), puis guidée par des changements de types floraux, selon un processus évolutif en « saut de grenouille » (Chase & Palmer, 1997).

### **3.3. Influence de la pluviométrie**

#### **3.3.1. Acquisition de la sclérophyllie**

Une tendance écologique distincte est observée à partir du clade NCJ (Figure 34). Les espèces capables de pousser en formations sclérophylles (maquis minier et forêts sclérophylles) sont concentrées à l'intérieur des lignées *gabriellae* et *monanthos* (respectivement 11 et 12 espèces sur les 30 espèces recensées dans ces formations, soit 77 %). De même, les espèces tolérant de faibles taux de pluviométrie (inférieurs à 2000 mm par an) appartiennent à ces deux lignées (respectivement 8 et 14 espèces sur 26, soit 84 % ; Tableau

13), comme la majorité des espèces confinées à la gamme altitudinale comprise entre 0 et 350 m (respectivement 13 et 12 espèces sur 36, soit 70 % ; Tableau 13).

En Nouvelle-Calédonie, les forêts sclérophylles se développent pour des taux de pluviométrie inférieurs à 1100 mm par an et en-dessous de 300 m d'altitude (Morat et al., 1981 ; Jaffré et al., 2008). Les maquis miniers sont observés pour des conditions pluviométriques et altitudinales variables, tout en étant considérés comme sclérophylles car présents sur substrats ultramafiques, où la disponibilité en eau s'avère faible pour les plantes (Jaffré, 1980). Les espèces végétales inféodées à ces deux formations sont par conséquent généralement adaptées à leurs conditions hydriques contraignantes (Jaffré & L'Huillier dans L'Huillier et al., 2010).

Une majorité des espèces de la lignée *monanthos* présente une morphologie particulière, représentative de groupes sclérophylles : petits arbrisseaux parfois semi-rampants, feuilles de taille réduites, inférieures à 2 cm, parfois épaissies (cf. Figure 20 ; Jaffré, 1980, 1996). Dans la lignée *gabriellae*, l'existence de telles adaptations est moins visible. Toutefois 11 de ses espèces sur 15 sont rencontrées en maquis minier (Tableau 13). En Nouvelle-Calédonie, certaines espèces inféodées à ces formations, appartenant notamment aux Rubiaceae, semblent posséder plus d'adaptations à la sécheresse, que celles présentes en forêt sclérophylle (p.ex. non visibles à l'œil nu : dureté, force, et rigidité des feuilles ; Read et al., 2006). Ainsi les espèces du clade NCJ auraient visiblement acquis une ou des adaptations, relevant de la sclérophyllie, leur permettant de limiter les pertes hydriques lorsque la disponibilité en eau est faible.

### 3.3.2. Changement de niche écologique et diversification des lignées sclérophylles

L'habitat ancestral commun aux lignées *gabriellae* et *monanthos*, autrement dit celui du clade NCJ, est reconstruit comme sclérophylle (maquis minier), et à de faibles altitudes (Figure 34 ; Tableau 14), tranchant nettement avec celui supposé forestier du clade NC2. La capacité à tolérer des précipitations annuelles faibles est le paramètre écologique qui possède la valeur de K la plus élevée ( $K = 0,61^*$  ; Tableau 15), signifiant qu'il a peut-être un réel effet structurant dans la phylogénie du clade NC2. Il pourrait traduire un changement de niche écologique amorcé à partir du clade NCJ (passage des forêts humides aux formations sclérophylles), même si les deux lignées comportent encore un petit nombre d'espèces inféodées aux forêts humides, de moyennes et hautes altitudes et à fortes pluviométries (Tableau 13), tel que mis en évidence chez neuf groupes de plantes des Chaparrals californiens (Ackerly, 2004). Ce changement d'état écologique pourrait également être lié à des processus d'introgession ou d'hybridation (Givnish, 2010 ; Stegemann et al., 2012), où une adaptation écologique nouvelle (ici la sclérophyllie) aurait été transmise via des flux de gènes entre espèces.

De plus, les deux lignées *gabriellae* et *monanthos* présentent les taux de diversification nets les plus élevés parmi les 12 lignées (respectivement 0,58 et 0,62 espèce / Ma ; Tableau 12), faisant de fait du clade NCJ celui qui possède le plus fort taux de diversification interne au clade NC2 (0,68 espèce / Ma ; Tableau 12). Un changement de niche écologique opéré chez certains groupes de plantes affecte généralement leurs taux de diversification (Glor, 2010). Par exemple, chez certaines radiations dites adaptatives, ce type de changement induit un départ rapide de diversification des espèces concernées, suivi par une chute des taux de diversification au cours du temps, au fur et à mesure que la nouvelle niche est occupée (Gravilets & Losos, 2009 ; Yoder et al., 2010). Les diversifications des

lignées *gabriellae* et *monanthos* auraient donc peut-être été favorisées par l'acquisition d'une ou de plusieurs adaptations à la sécheresse leur permettant de coloniser une nouvelle niche (à partir du clade NCJ ; Figure 34).

### 3.3.3. Exaptation à la sclérophyllie ?

Le clade NCJ comporte 15 espèces strictement ultramafiques et sept ubiquistes sur 32 au total (forte contribution de la lignée *gabriellae* ; Tableau 13), indiquant une forte prédisposition du clade à croître sur ces substrats. Cette capacité peut être découpée en plusieurs composantes : tolérance à la toxicité induite par de fortes teneurs en métaux lourds, tolérance à la sécheresse (faible disponibilité en eau) et tolérance à des sols peu fertiles (faibles teneurs en minéraux ; Jaffré, 1976 ; Jaffré et al., 1997 ; Kazakou et al., 2008).

La tolérance à la sécheresse acquise par le clade NCJ (Figure 33) pourrait ainsi être une conséquence de l'adaptation aux substrats ultramafiques (Jaffré et al., 1987). De la même manière que chez certaines espèces végétales de maquis miniers, dont la tolérance apparente aux feux résulterait d'adaptations à des sols pauvres (systèmes racinaires développés ; McCoy et al., 1999).

Cependant la situation inverse pourrait être envisagée. De fait, la capacité à pousser sur substrats ultramafiques du clade NCJ serait une conséquence d'adaptations à la sécheresse. D'autant plus qu'une tolérance vis-à-vis d'une faible disponibilité en eau a déjà été observée chez les *Psychotria* clade IV, notamment en Australie où certaines espèces, appartenant au clade A1, ont été recensées dans des formations sclérophylles (p.ex. *P. daphnoides* A.Cunn. ex Hook. et *P. fitzalanii* Benth. ; Figure 10 ; Batianoff et al., 1991 ; Batianoff et al., 2000 ; Cooper & Cooper, 2004).

### 3.3.4. Expansion temporelle des lignées sclérophylles

Les points de départ de diversification des lignées *monanthos* et *gabriellae* sont simultanés (âge médian de la couronne de 3,5 Ma ; Pliocène ; Figure 32 ; Tableau 12). Ils coïncident avec la divergence temporelle de quatre autres radiations de plantes néo-calédoniennes presque entièrement inféodées aux formations sclérophylles : entre 3,5 et 5,2 Ma pour le genre *Dracophyllum* (comportant neuf espèces ; Wagstaff et al., 2010) ; entre 3 et 6,5 Ma pour *Thiollierea* (12 espèces ; Manns et al., 2012) ; au maximum 5,8 Ma pour les *Oxanthera* (cinq espèces ; Pfeil & Crisp, 2008) ; environ 5 Ma pour les *Psychotria* clade NC1 (cf. Article V).

Cette période correspond à l'épisode glaciaire intense du Pliocène (Dodson & Macphail, 2004 ; Karas et al., 2011), ainsi qu'aux derniers évènements de morphogénèse identifiés par Chevillotte et al. (2006 ; Figure 32). Or à l'échelle mondiale de tels évènements climatiques ont probablement ponctué l'histoire évolutive de plusieurs lignées de plantes en occasionnant d'importantes extinctions, ou au contraire en favorisant leurs diversifications (Schönswetter et al., 2005 ; Antonelli & Sanmartin, 2011). La diversification et l'expansion géographique de ces lignées néo-calédoniennes sclérophylles seraient peut-être liées à ce dernier évènement, de par le climat plus aride qu'il aurait généré.

### 3.3.5. Origine et expansion des maquis miniers

En Nouvelle-Calédonie, l'expansion des maquis miniers de basses et moyennes altitudes, serait selon certains auteurs d'origine principalement anthropique, et ont été qualifiés de secondaires. Les maquis climaciques seraient confinés aux hautes altitudes et certaines zones serpentineuses du nord-ouest (Figure 5 ; Jaffré et al., 1998a ; Jaffré et al., 1998b). Cependant certains genres endémiques de Nouvelle-Calédonie sont strictement

inféodés aux maquis miniers, comme par exemple les genres monotypiques *Beaupreopsis* Virot (Proteaceae) et *Myrtastrum* Burret (Myrtaceae), ou encore le genre *Myrtopsis* Engl. (huit espèces ; Morat et al., 2012). L'origine de ces genres est plus certainement d'ordre naturel que provoquée par les activités humaines. De plus, l'âge d'apparition de radiations de plantes restreintes aux formations sclérophylles (cf. paragraphe précédent), et notamment aux maquis miniers, permet de dater l'âge minimal de ces formations de manière conservatrice (Pillon, 2012). Ainsi les maquis miniers de basses et moyennes altitudes semblent être beaucoup plus anciens que suggéré, puisque daté du Pliocène. Leur origine ne serait pas liée à l'arrivée de l'homme, et leur expansion aurait pu être déclenchée par une période climatique plus aride, telle que précédemment citée, renforcée durant l'Holocène (cf. Introduction).

#### **4. Une radiation menacée par l'arrivée et les activités de l'homme**

Une période prépondérante de contraction des formations natives de Nouvelle-Calédonie a été déclenchée par une composante brutale, non naturelle, et très récente. Les écosystèmes terrestres de la Nouvelle-Calédonie sont ainsi fortement menacés par les pressions anthropiques (Jaffré et al., 1998a), puisque certaines des formations natives ne persistent actuellement qu'à l'état de reliques (Figure 5 ; Jaffré, 2005 ; Jaffré et al., 2008), ce qui a induit le classement de l'archipel parmi les 34 hotspots de biodiversité mondiaux (Myers, 1988 ; Myers et al., 2000). En effet, un nombre important d'espèces néo-calédoniennes sont soumises à des risques élevés d'extinction. Le clade NC2 n'est ainsi pas à l'abri d'impacts résultant d'une activité humaine intense, comme beaucoup d'autres organismes.

La réduction drastique de la surface des forêts sclérophylles liée à l'urbanisation et l'extension de zones de pâturage, ainsi que de passages fréquents de feux de brousse a probablement provoqué la diminution de l'aire de distribution de plusieurs espèces du clade



NCJ, inféodées à ces formations (Jaffré et al., 1998a ; Jaffré et al., 1998b). Trois des sept espèces manquantes à l'échantillonnage moléculaire de cette étude n'ont pour l'instant pas été retrouvées lors des prospections botaniques (*Psychotria* «*flyschia*», *sp. nov.* localisée à Nessadiou, *P. lycioides* (Baill.) Guillaumin à Nouville, et *P. rosmarinifolia* (Baill.) Schltr. dans la région de Ouégoa et Pouébo ; cf. annexe 4 ; Figure 33). De même, sur les 25 espèces micro-endémiques, neuf sont rencontrées peu fréquemment dans des reliques de forêt sclérophylle, suggérant que leurs aires de distribution aient été autrefois plus vastes (p.ex. *P. « danielii* », *sp. nov.* au Pic Nondoué ; Figure 33 ; en violet ; cf. annexe 4).

Les activités minières sont également à l'origine d'une perte de diversité spécifique des écosystèmes ultramafiques (Jaffré, 2005). Elles menacent ainsi un grand nombre d'espèces du clade NC2 inféodées à ces formations qui parfois sont localisées uniquement sur des massifs exploités (p.ex. *P. « grignoniae* », *sp. nov.* sur le massif de Kopéto ; Figure 33 ; cf. annexe 4). L'espèce nouvelle *Psychotria « veillonii* », *sp. nov.*, endémique du massif de la Tiébaghi, est d'ailleurs aujourd'hui considérée comme éteinte alors qu'elle n'a pas encore été formellement décrite (cf. *Article IV*).

Bien que les quatre centres de richesse spécifique du clade NC2 correspondent à des continuums forestiers (Figure 33), leur superficie reste modeste. D'une manière générale, la surface forestière en Nouvelle-Calédonie a considérablement régressé. Elle est progressivement remplacée par des savanes et maquis secondaires (Figure 5 ; Jaffré et al., 1998 ; Ibanez, 2011). Les marges des forêts humides ne cessent d'être réduites d'année en année sous l'effet des feux de brousse ou du décapage de grandes étendues sur les sites d'exploitation miniers (Jaffré, 2005). La réduction et la fragmentation des habitats de nombreuses espèces du clade NC2 sont donc à prévoir dans les années à venir.

Toutes ces activités menacent l'ensemble des processus évolutifs observés à l'occasion de l'étude du clade NC2, et plus largement ceux des autres lignées de Psychotriaceae-

Palicoureeae : érosion génétique liée à une fragmentation des populations ou à des processus d'homogénéisation, occupation des niches écologiques d'espèces natives par des espèces envahissantes, réduction de l'habitat d'espèces altimontaines sous l'effet du réchauffement climatique, etc... (Beauvais et al., 2006 ; Pillon, 2008 ; Hequet et al., 2009). Par exemple, la disparition de la lignée relique des *Psychotria* clade NC1, spécialisée des maquis miniers, effacerait de fait 12 millions d'années d'évolution (Faith, 1992). De même, le processus de spécialisation écologique en cours, décrit pour les lignées *gabriellae* et *monanthos* est menacé compte tenu de la réduction des surfaces des formations sclérophylles. Ainsi l'expansion du clade NC2 risque d'être freinée dans son élan évolutif, et amorcerait actuellement une phase d'extinction, dont les premiers impacts commenceraient tout juste à être visibles.



## V. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

### 1. Systématique des Psychotriace-Palicoureeae néo-calédoniennes

La présente étude a permis de délimiter quatre lignées monophylétiques de Psychotriace-Palicoureeae en Nouvelle-Calédonie, dont trois incluses jusqu'ici dans le genre *Psychotria* s.l., ainsi que de les caractériser morphologiquement et écologiquement. Trois espèces du genre *Psychotria* sont transférées dans le genre *Margaritopsis*, considéré autrefois comme strictement néotropical. Dans ce dernier genre, une espèce nouvelle a également été identifiée et doit être décrite. Les lignées des *Geophila* et des *Margaritopsis* appartiennent à la tribu des Palicoureeae, et celles des clades *Psychotria* NC1 et *Psychotria* NC2 aux Psychotriace. Une révision taxonomique a permis de déterminer tous les noms valides et acceptés de ces lignées, et de les typifier. Elle a également permis l'identification de 25 espèces nouvelles dont 4 sont décrites dans ce manuscrit. La richesse des Psychotriace-Palicoureeae néo-calédoniennes a ainsi été évaluée à 86 espèces, même s'il existe encore des incertitudes (espèces polyphylétiques ou espèces potentiellement cryptiques). Le groupe comporte une espèce de *Geophila*, quatre de *Margaritopsis* et 81 de *Psychotria*, dont trois dans le clade NC1 et 78 dans le clade NC2. L'identification de différentes lignées au sein du clade NC2 devrait faciliter les futurs travaux taxonomiques sur le genre et notamment la description des quelques 25 espèces nouvelles. De plus, il semblerait que le genre *Psychotria* s.s. (si une « délimitation moyenne » générique de *Psychotria* est adoptée) soit en réalité peu commun dans les îles du Pacifique mis à part les espèces néo-calédoniennes et quelques espèces lianescentes très distinctes, absentes à l'est de Fidji. L'essentiel des autres espèces des îles du Pacifique appartiendrait aux *Margaritopsis* ou au clade Pacifique et devra être

transféré dans d'autres genres. Le clade Pacifique nécessite cependant davantage de travail en ce qui concerne les concepts génériques.

## **2. Origines et histoires évolutives des Psychotriaceae-Palicooureae néo-calédoniennes**

Ces lignées néo-calédoniennes relèvent de quatre événements de colonisation indépendants qui ont eu lieu durant le Néogène. Elles sont probablement arrivées dans l'archipel suite à des dispersions à longues distances par l'intermédiaire de vecteurs biotiques, suivie d'une perte de dispersabilité dans le cas du clade *Psychotria* NC1. Les modes d'établissement dans l'archipel de ces quatre lignées sont différents, reflétés par des inégalités relevées dans leurs richesses spécifiques et leurs diversifications.

La lignée des *Geophila* est composée d'une unique espèce pantropicale *G. repens*, et n'a pas diversifié en Nouvelle-Calédonie, peut-être en raison d'une forte clonalité, liée à son mode de multiplication végétative.

La lignée des *Margaritopsis* a radié modérément en Nouvelle-Calédonie. Son origine géographique n'est pas encore connue, bien que plusieurs schémas biogéographiques imbriqués aient été proposés. Son histoire évolutive sur le territoire est similaire à celle des autres archipels du Pacifique. Malgré un spectre écologique étendu, sa haute capacité de dispersion en Nouvelle-Calédonie, limiterait certains processus de spéciation.

La lignée des *Psychotria* clade NC1 semble constituer une lignée relique dans le clade *Psychotria* IV. Elle aurait subi une phase d'extinction et se serait uniquement maintenue en Nouvelle-Calédonie. Ses origines géographique et temporelle risquent ainsi de demeurer méconnues. Sa diversification modeste en Nouvelle-Calédonie est sûrement liée à un mode de dissémination limité. Toutefois sa radiation a peut-être été récemment induite par l'avènement d'un climat plus sec.

La lignée des *Psychotria* clade NC2 est certainement originaire d’Australie. Elle constitue probablement la plus grande radiation d’un groupe de plantes en Nouvelle-Calédonie.

### 3. Diversification des *Psychotria* clade NC2

Le clade NC2 a visiblement évolué à un taux de diversification constant, jusqu’à très récemment, et parmi les plus élevés de Nouvelle-Calédonie. La lignée est encore en pleine expansion évolutive puisqu’elle semble continuer à accumuler des espèces au cours du temps, et puisque l’extinction semble avoir joué un rôle négligeable jusqu’à présent. Douze lignées internes au clade ont été identifiées dans le cadre de cette étude. Trois d’entre elles sont plus diversifiées que les autres (plus riches en termes de nombre d’espèces et à vitesses d’évolution plus élevées) : les lignées *faguetii*, *gabriellae* et *monanthos*. Le clade NC2 est caractérisé par un large spectre écologique, une forte capacité de dispersion à l’intérieur de l’archipel, et est probablement sous la gouverne de différents processus de spéciation. Son habitat forestier ancestral est globalement bien conservé sur l’ensemble des 12 lignées, avec toutefois un changement de niche écologique observé pour les lignées *gabriellae* et *monanthos*.

Plusieurs hypothèses concernant l’origine de la large diversité du clade NC2 ont pu être proposées. L’établissement du groupe dans l’archipel néo-calédonien a très certainement été favorisé par sa pré-adaptation aux substrats ultramafiques. Toutefois la tolérance à ces substrats géologiques est une capacité qui paraît labile dans la phylogénie du clade NC2.

L’accélération des taux d’évolution observée dans les deux lignées *faguetii* et *gabriellae* pourrait être expliquée par des changements éventuels de pollinisateurs, qui

auraient favorisé tout d'abord leurs diversifications, auxquels se seraient rajoutés des changements de conditions environnementales.

La spécialisation sclérophylle des lignées *gabriellae* et *monanthos* doit être mise en lien avec leur capacité à croître sur des substrats ultramafiques, et la colonisation de nouveaux écosystèmes plus arides, tranchant nettement avec l'habitat ancestral du clade NC2. La simultanéité de leurs premières divergences temporelles, ainsi que de celles d'autres groupes de plantes inféodés aux formations sclérophylles, suggère l'existence d'une période climatique plus aride durant le Pliocène en Nouvelle-Calédonie, ayant contribué à leurs diversifications. Ce même évènement climatique pourrait être à l'origine d'une expansion des formations végétales sclérophylles, notamment des maquis de basses et moyennes altitudes sur péridotites.

Les hypothèses précédemment émises sur l'origine de la diversité du clade NC2 doivent être testées, en approfondissant les analyses de diversification. De même, les mécanismes de spéciation, proposés dans le présent travail, doivent être étudiés plus finement, en adoptant plusieurs approches : celle développée pour la famille des Cunoniaceae (établissement de réseaux phylogénétiques en se basant sur des loci d'ADN simple-copies ; Pillon, 2008), séquençage de nouvelles générations (Metzker, 2010), ou encore caractérisation de la diversité génétique du clade NC2 (relevant de la génétique des populations). L'ensemble de ces analyses doit être couplé à des données et observations supplémentaires, concernant la biologie et la physiologie des espèces du clade NC2 qui restent encore insuffisamment connues : caractérisation des disséminateurs de graines, identification et confirmation des modes de pollinisation, mise en place de tests de germination, notamment sur substrat ultramafique, calcul de la surface spécifique foliaire, décompte et caractérisation morphologique des stomates, résistance à la cavitation, comptages chromosomiques et quantification d'ADN.

#### 4. Conservation des *Psychotria* clade NC2

Le clade des *Psychotria* NC2 constitue ainsi une radiation originale et explosive qui risque toutefois d'être freinée dans son élan évolutif, compte tenu des multiples menaces (feux de brousses, activités minières, urbanisation, espèces envahissantes, etc...) qui pèsent sur un grand nombre de ses espèces, et sur les écosystèmes dans lesquels elle a principalement diversifié.

La conservation de ses espèces doit tout d'abord passer par la mise en place de plans de protection de ses écosystèmes, par exemple par la délimitation de zones prioritaires en termes conservatif. Peu de régions à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie, et notamment dans la partie Nord de la Grande Terre, possèdent un statut de protection législatif (Jaffré et al., 1998). Les quatre centres de richesse spécifique identifiés dans cette étude, par ailleurs identifiés comme des « hotspots » de micro-endémisme (Wulff, 2012), peuvent être considérés comme des « hotspots » de biodiversité chez le genre *Psychotria*. Ces quatre centres font partie des régions les plus prospectées par les botanistes, au détriment de certains secteurs de l'archipel, comme par exemple la côte Nord-Ouest. C'est pourquoi des campagnes de terrain doivent aussi être envisagées dans ces derniers secteurs, afin d'obtenir une meilleure estimation de la répartition de la richesse spécifique des *Psychotria* néo-calédoniens.

Actuellement une seule espèce de *Psychotria* inféodée aux forêts sclérophylles, *P. deverdiana*, est placée sur la liste rouge de l'UICN (2001). Il est évident que plusieurs autres espèces du groupe doivent être incorporées à cette liste, comme par exemple les 25 espèces micro-endémiques à répartitions géographiques limitées (soit 32 % de la richesse du clade NC2). Un important travail d'évaluation des statuts UICN des 86 espèces de Psychotrieae-Palicoureeae néo-calédoniennes doit ainsi être entrepris, pour constituer une première base solide en vue de leur conservation.



La valorisation économique de certaines espèces de *Psychotria* pourrait également contribuer à améliorer leurs statuts de protection. Les espèces hyperaccumulatrices de nickel, *P. gabriellae*, et l'espèce non identifiée du Tchinguou, pourraient faire l'objet d'études de phytoremédiation et phytoextraction. Certaines espèces, telle *P. poissoniana* (Coulerie, 2012), présentent de fortes potentialités contre le virus de la dengue, et nécessiteraient aussi de plus amples investigations.

## RÉFÉRENCES

- ACKERLY D.D. 2004. - Adaptation, niche conservatism, and convergence: comparative studies of leaf evolution in the California Chaparral. *The American Naturalist* 163(5): 654-671.
- AIRY SHAW H.K. 1965. - Diagnoses of new families, new names, etc., for the seventh edition of Willis's 'Dictionary'. *Kew Bulletin* 18: 249-273.
- AKAIKE H. 1973. - Information theory and an extension of the maximum likelihood principle, in *Proceedings of the second international symposium on information theory*, Akademiai Kiado, Budapest: 267-281.
- ANACKER B.L. 2011. - Phylogenetic patterns of endemism and diversity, in Harrison S. & Rajakaruna N. (eds.), *Serpentine - The evolution and ecology of a model system*, University of California Press, Berkeley and Los Angeles: 49-70.
- ANDERSSON L. 2001. - *Margaritopsis* (Rubiaceae, Psychotrieae) is a pantropical genus. *Systematic and Geography of Plants* 71: 73-85.
- ANDERSSON L. 2002a. - Relationship and generic circumscriptions in the *Psychotria* complex (Rubiaceae, Psychotrieae). *Systematic and Geography of Plants* 72: 167-202.
- ANDERSSON L. 2002b. - Re-establishment of *Carapichea* (Rubiaceae, Psychotrieae). *Kew Bulletin* 57: 363-374.
- ANDERSSON L. 2002c. - Validation of three new combinations in *Margaritopsis* (Rubiaceae, Psychotrieae). *Systematic and Geography of Plants* 72: 230.
- ANDERSSON L. & ROVA J.H.E. 1999. - The *rps16* intron and the phylogeny of Rubioideae (Rubiaceae). *Plant Systematic and Evolution* 214: 161-186.
- ANTONELLI A. & SANMARTIN I. 2011. - Mass extinction, gradual cooling, or rapid radiation? Reconstructing the spatiotemporal evolution of the ancient angiosperm genus *Hedyosmum* (Chloranthaceae) using empirical and simulated approaches. *Systematic Biology* 60: 596-615.
- ANTONELLI A., NYLANDER J.A.A., PERSSON C. & SANMARTÍN I. 2009. - Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 9749-9754.
- BACKER C.A. & BAKHUIZEN VAN DEN BRINK R.C. 1965. - *Flora of Java*. Noordhoff, N.V.P., Groningen, 641 p.
- BAILEY C.D., CARR T.G., HARRIS S.A. & HUGHES C.E. 2003. - Characterization of angiosperm *nrDNA* polymorphism, paralogy, and pseudogenes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29: 435-455.
- BAILLON H. 1879. - Recueil d'observations botaniques. *Adansonia* 12: 1-384 + 312 pl.
- BAKER W.J. & COUVREUR T.L.P. 2012. - Global biogeography and diversification of palms sheds light on the evolution of tropical lineages. II. Diversification history and origin of regional assemblages. *Journal of Biogeography* 40: 286-298.
- BALDWIN B.G. & MARKOS S. 1998. - Phylogenetic utility of the external transcribed spacer (ETS) of 18S-26S rDNA: congruence of ETS and ITS trees of *Calycadenia* (Compositae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 10: 449-463.
- BALDWIN B.G., KYHOS D.W. & DVORAK J. 1990. - Chloroplast DNA evolution and adaptive radiation in the Hawaiian silversword alliance (Asteraceae-Madiinae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 77: 96-109.
- BALDWIN B.G., SANDERSON M.J., PORTER J.M., WOJCIECHOWSKI M.F., CAMPBELL C.S. & DONOGHUE M.J. 1995. - The ITS region of nuclear ribosomal DNA: a valuable source

- of evidence on Angiosperm phylogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82: 247-277.
- BARKER N.P., WESTON P.H., RUTSCHMANN F. & SAUQUET H. 2007. - Molecular dating of the 'Gondwanan' plant family Proteaceae is only partially congruent with the timing of the break-up of Gondwana. *Journal of Biogeography* 34: 2012-2027.
- BARRABÉ L., MOULY A. & MUNZINGER J. 2011a. - Deux espèces nouvelles de *Thiollierea* (Rubiaceae) restreintes aux sols hypermagnésiens du Massif du Boulinda (Nouvelle-Calédonie). *Adansonia, ser. 3*, 33: 135-148.
- BARRABÉ L., MOULY A., LOWRY II P.P. & MUNZINGER J. 2011b. - A morphological phylogenetic study of *Bikkia* (Rubiaceae): polyphyly necessitates reinstatement of the endemic New Caledonian genus *Thiollierea*. *Adansonia, ser. 3*, 33: 115-134.
- BARRACLOUGH T.G. & VOGLER A.P. 2002. - Recent diversification rates in north American tiger beetles estimated from a dated *mtDNA* phylogenetic tree. *Molecular Biology and Evolution* 19: 1706-1716.
- BARRACLOUGH T.G., VOGLER A.P. & HARVEY P.H. 1998. - Revealing the factors that promote speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 353: 241-249.
- BARRÉ N., VILLARD P., MANCEAU N., MONIMEAU L. & MÉNARD C. 2006. - Les oiseaux de l'archipel des Loyauté (Nouvelle-Calédonie): inventaire et éléments d'écologie et de biogéographie. *Revue d'Ecologie; la terre et la vie* 61: 175-194.
- BARRÉ N., BAUDAT-FRANCESCHI J., SPAGGIARI J., CHARTENDRAULT V., BACHY P., DESMOULINS F. & GUHRING J. 2007. - Second complément à la liste des oiseaux de Nouvelle-Calédonie. *Alauda* 75: 129-144.
- BARRÉ N., HEBERT O., AUBLIN R., SPAGGIARI J., CHARTENDRAULT V., BAILLON N. & LE BOUTEILLER A. 2009. - Troisième complément à la liste des oiseaux de Nouvelle-Calédonie. *Alauda* 77: 287-302.
- BARTISH I.V., SWENSON U., MUNZINGER J. & ANDERBERG A.A. 2005. - Phylogenetic relationships among New Caledonian Sapotaceae (Ericales): Molecular evidence for generic polyphyly and repeated dispersal. *American Journal of Botany* 92: 667-673.
- BARTISH I.V., ANTONELLI A., RICHARDSON J.E. & SWENSON U. 2011. - Vicariance or long-distance dispersal: historical biogeography of the pantropical subfamily Chrysophylloideae (Sapotaceae). *Journal of Biogeography* 38: 177-190.
- BATIANOFF G.N., SPECHT C.D. & REEVES R.D. 1991. - The serpentine flora of the humid subtropics of Eastern Australia. *Proceedings of the Royal Society of Queensland* 101: 137-157.
- BATIANOFF G.N., NELDNER V.J. & SINGH S. 2000. - Vascular plant census and floristic analysis of serpentine landscapes in central Queensland. *Proceedings of the Royal Society of Queensland* 109: 1-30.
- BAUMANN-BODENHEIM M.G. 1989. - Systematik der flora von Neu-Caledonien (Melanesien-Südpazifik), Band 5, in Schenk-Baumann A. L. (ed.), Merenschwand: 71-108.
- BEAUVAIS M.-L., COLÉNO A. & JOURDAN H. 2006. - *Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien*. Expertise collégiale, IRD, Nouméa, 579 p.
- BENTHAM G. & HOOKER J.D. 1873. - *Genera Plantarum*. Vol. 2. Lovell Reeve & co., Londres, 554 p.
- BIFFIN E., HILL R.S. & LOWE A.J. 2010. - Did Kauri (*Agathis*: Araucariaceae) really survive the Oligocene drowning of New Zealand? *Systematic Biology* 59: 594-601.
- BIFFIN E., CRAVEN L.A., CRISP M.D. & GADEK P.A. 2006. - Molecular systematics of *Syzygium* and allied genera (Myrtaceae): evidence from the chloroplast genome. *Taxon* 55: 79-94.

- BIRCH J.L., KEELEY S.C. & MORDEN C.W. 2012. - Molecular phylogeny and dating of Asteliaceae (Asparagales): *Astelia* s.l. evolution provides insight into the Oligocene history of New Zealand. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65: 102-115.
- BLOMBERG S.P., GARLAND T.J. & IVES A.R. 2003. - Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57: 717-745.
- BÖHME M. 2003. - The miocene climatic optimum: evidence from ectothermic vertebrates of Central Europe. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 195: 389-401.
- BORHIDI A. 1991. - *Phytogeography and vegetation ecology of Cuba*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 857 p.
- BORHIDI A. 2011. - Transfer of the Mexican species of *Psychotria* subgen. *Heteropsychotria* to *Palicourea* based on morphological and molecular evidences. *Acta Botanica Hungarica* 53: 241-250.
- BOUCHET P., JAFFRÉ T. & VEILLON J.-M. 1995. - Plant extinction in New Caledonia: protection of sclerophyll forests urgently needed. *Biodiversity and Conservation* 4: 415-428.
- BOWMAN D.M.J.S., BROWN G.K., BRABY M.F., BROWN J.R., COOK L.G., CRISP M.D., FORD F., HABERLE S., HUGHES J., ISAGI Y., JOSEPH L., MCBRIDE J., NELSON G. & LADIGES P.Y. 2010. - Biogeography of the Australian monsoon tropics. *Journal of Biogeography* 37: 201-216.
- BOYD R.S. & JAFFRÉ T. 2009. - Elemental concentrations of eleven New Caledonian plant species from serpentine soils: elemental correlations and leaf-age effects. *Soil and Biota of Serpentine: a World View Northeastern Naturalist* 16(Special Issue 5): 93-110.
- BOYD R.S., JAFFRÉ T. & ODOM J.W. 1999. - Variation in nickel content in the nickel-hyperaccumulating shrub *Psychotria douarrei* (Rubiaceae) from New Caledonia. *Biotropica* 31: 403-410.
- BRADFORD J.C. & BARNES R.W. 2001. - Phylogenetics and classification of Cunoniaceae (Oxalidales) using chloroplast DNA sequences and morphology. *Systematic Botany* 26: 354-385.
- BRADFORD J.C., HOPKINS H.C.F. & BARNES R.W. 2004. - Cunoniaceae, in Kubitzki K. (ed.), *The families and genera of vascular plants*, Springer, Berlin: 91-111.
- BREMEKAMP C.E.B. 1940. - Additions to the flora of Borneo and other Malay islands: XVII. *Bulletin of Miscellaneous Information, Royal Botanic Gardens, Kew* 5: 192-193.
- BREMEKAMP C.E.B. 1958. - Monographie des genres *Cremocarpon* Boiv. ex Baill. et *Pyragra* Brem. (Rubiaceae). *Candollea* 16: 147-177.
- BREMEKAMP C.E.B. 1963. - Sur quelques genres de Psychotriées (Rubiaceae) et sur leurs représentants Malgaches et Comoriens. *Verhandelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen. Afdeling Natuurkunde, Section 2*, 54: 1-181.
- BREMER B. 2009. - A review of molecular phylogenetic studies of Rubiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96: 4-26.
- BREMER B. & ERIKSSON O. 1992. - Evolution of fruit characters and dispersal modes in the tropical family Rubiaceae. *Biological Journal of the Linnean Society* 47: 79-95.
- BREMER B. & MANEN J.-F. 2000. - Phylogeny and classification of the subfamily Rubioideae (Rubiaceae). *Plant Systematic and Evolution* 225: 43-72.
- BREMER B. & ERIKSSON T. 2009. - Time tree of Rubiaceae: phylogeny and dating the family, subfamilies, and tribes. *International Journal of Plant Sciences* 170: 766-793.
- BROWNE P. 1756. - *The civil and natural history of Jamaica in three parts*. Osborne T. & Shipton J. (eds), London, 567 p.

- BUERKI S., DEVEY D.S., CALLMANDER M.W., PHILLIPSON P.B. & FOREST F. 2013. - Spatio-temporal history of the endemic genera of Madagascar. *Botanical Journal of the Linnean Society* 17: 304-329.
- BUERKI S., FOREST F., ALVAREZ N., NYLANDER J.A.A., ARRIGO N. & SANMARTIN I. 2011. - An evaluation of new parsimony-based versus parametric inference methods in biogeography: A case study using the globally distributed plant family Sapindaceae. *Journal of Biogeography* 38: 531-550.
- BUERKI S., JOSE S., YADAV S.R., GOLDBLATT P., MANNING J.C. & FOREST F. 2012a. - Contrasting biogeographic and diversification patterns in two mediterranean-type ecosystems. *PLoS ONE* 7: e39377.
- BUERKI S., CALLMANDER M.W., DEVEY D.S., CHAPPELL L., GALLAHER T., MUNZINGER J., HAEVERMANS T. & FOREST F. 2012b. - Straightening out the screw-pines: a first step in understanding phylogenetic relationships within Pandanaceae. *Taxon* 61: 1010-1020.
- BYRNE M., YEATES D.K., JOSEPH L., KEARNEY M., BOWLER J., WILLIAMS M.A.J., COOPER S., DONNELLAN C., KEOGH J.S., LEYS R., MELVILLE J., MURPHY D.J., PORCH N. & WYRWOLL K.-H. 2008. - Birth of a biome: insights into the assembly and maintenance of the Australian arid zone biota. *Molecular Ecology* 17: 4398-4417.
- BYRNE M., STEANE D.A., JOSEPH L., YEATES D.K., JORDAN G.J., CRAYN D., APLIN K., CANTRILL D.J., COOK L.G., CRISP M.D., KEOGH J.S., MELVILLE J., MORITZ C., PORCH N., SNIDERMAN J.M.K., SUNNUCKS P. & WESTON P.H. 2011. - Decline of a biome: evolution, contraction, fragmentation, extinction and invasion of the Australian mesic zone biota. *Journal of Biogeography* 38: 1635-1656.
- CALLMANDER M.W., LOWRY P.P., FOREST F., DEVEY D.S., BEENTJE H. & BUERKI S. 2012. - *Benstonea* Callm. & Buerki (Pandanaceae): characterization, circumscription, and distribution of a new genus of screw-pines, with a synopsis of accepted species. *Candollea* 67: 323-345.
- CARLQUIST S. 1930. - *Island biology*. Columbia University Press, New York, 660 p.
- CARLQUIST S. 1967. - The biota of long-distance dispersal. V. Plant dispersal to Pacific islands. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 94: 129-162.
- CARLQUIST S. & GRANT M.L. 1963. - Studies in *Fitchia* (Compositae): novelties from the Society Islands; anatomical studies. *Pacific Sciences* 17: 282-298.
- CARPENTER R.J., READ J. & JAFFRÉ T. 2003. - Reproductive traits of tropical rain-forest trees in New Caledonia. *Journal of Tropical Ecology* 19: 351-365.
- CASTRO S., FERRERO V., LOUREIRO J., ESPADALER X., SILVEIRA P. & NAVARRO L. 2010. - Dispersal mechanisms of the narrow endemic *Polygala vayredae*: dispersal syndromes and spatio-temporal variations in ant dispersal assemblages. *Plant Ecology* 207: 359-372.
- CHASE M.W. & HILLIS H. 1991. - Silica gel : an ideal material for field preservation of leaf samples for DNA studies. *Taxon* 40: 215-220.
- CHASE M.W. & PALMER J.D. 1997. - Leapfrog radiation in floral and vegetative traits among twig epiphytes in the orchid subtribe Oncidiinae, in Givnish T. J. & Systma K. J. (eds.), *Molecular evolution and adaptive radiation*, Cambridge University Press, Cambridge: 331-350.
- CHEN T. & TAYLOR C.M. 2011. - Rubiaceae, in Chen T., Luo X., Zhu H., Taylor C. M., Ehrendorfer F., Lantz H., Funston M., & Puff C. (eds.), *Flora of China, vol. 19*, Science Press and Missouri Botanical Garden Press, Beijing (China) and St . Louis (USA): 5-368.

- CHEVILLOTTE V. 2005. - Morphogénèse tropicale en contexte épirogénique modéré - Exemple de la Nouvelle-Calédonie (Pacifique Sud-Ouest), Université de la Nouvelle-Calédonie, Nouméa, 157 p.
- CHEVILLOTTE V., CHARDON D., BEAUVAIS A., MAURIZOT P. & COLIN F. 2006. - Long-term tropical morphogenesis of New Caledonia (Southwest Pacific): Importance of positive epeirogeny and climate change. *Geomorphology* 81: 361-375.
- CLARK J.R., WAGNER W.L. & ROALSON E.H. 2009. - Patterns of diversification and ancestral range reconstruction in the southeast Asian-Pacific angiosperm lineage *Cyrtandra* (Gesneriaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53: 982-994.
- CLAUSING G. & RENNER S. 2001. - Evolution of growth form in epiphytic Dissochaeteae (Melastomataceae). *Organisms, Diversity & Evolution* 1: 45-60.
- CLUZEL D., CHIRON D. & COURME M.-D. 1998. - Discordance de l'Eocène Supérieur et événements pré-obduction en Nouvelle-Calédonie. *Comptes Rendus de l'Académie des sciences de Paris. Série 2, Sciences de la Terre et des Planètes* 327: 485-491.
- CLUZEL D., MAURIZOT P., COLLOT J. & SEVIN B. 2012. - An outline of the geology of New Caledonia; from Permian-Mesozoic Southeast Gondwanaland active margin to Cenozoic obduction and supergene evolution. *Episodes-News magazine of the International Union of Geological Sciences* 35: 72-86.
- COOPER W. & COOPER W.T. 2004. - *Fruits of the Australian tropical rainforest*, Nokomis, Melbourne, 616 p.
- COULERIE P. 2012. - Étude phytochimique et pharmacologique de plantes de Nouvelle-Calédonie à potentialités anti-dengue, Université de la Nouvelle-Calédonie, Nouméa, 296 p.
- CRISCUOLO A. & GRIBALDO S. 2010. - BMGE (Block Mapping and Gathering with Entropy): a new software for selection of phylogenetic informative regions from multiple sequence alignments. *BMC Evolutionary Biology* 10: 210.
- CRISP M.D. & COOK L.G. 2009. - Explosive radiation or cryptic mass extinction? Interpreting signatures in molecular phylogenies. *Evolution* 63: 2257-2265.
- CRISP M.D., COOK L.G. & STEANE D. 2004. - Radiation of the Australian flora: what can comparisons of molecular phylogenies across multiple taxa tell us about the evolution of diversity in present-day communities? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 359: 1551-1571.
- CRONK Q.C.B., KIEHN M., WAGNER W.L. & SMITH J.E. 2005. - Evolution of *Cyrtandra* (Gesneriaceae) in the Pacific Ocean: The origin of a supertramp clade. *American Journal of Botany* 92: 1017-1024.
- CRUAUD A., JABBOUR-ZAHAB R., GENSON G., UNGRICH S. & RASPLUS J.-Y. 2012. - Testing the emergence of New Caledonia: fig wasp mutualism as a case study and a review of evidence. *PLoS ONE* 7: e30941.
- CUSIMANO N. & RENNER S.S. 2010. - Slowdowns in diversification rates from real phylogenies may not be real. *Systematic Biology* 56: 458-464.
- CUSIMANO N., STADLER T. & RENNER S.S. 2012. - A new method for handling missing species in diversification analysis applicable to randomly or nonrandomly sampled phylogenies. *Systematic Biology* 61: 785-792.
- DARLU P. & TASSY P. 1993. - *La reconstruction phylogénétique, concepts et méthodes*. Masson, Paris, 244 p.
- DARWIN S.P. 1979. - A synopsis of the indigenous genera of pacific Rubiaceae. *Allertonia* 2: 1-21.
- DAVIS A.P. & BRIDSON D.M. 2001. - A taxonomic revision of the genus *Dolianthus* (Rubiaceae). *Blumea* 46: 421-446.

- DAVIS A.P. & BRIDSON D.M. 2004. - A taxonomic revision of the genus *Amaracarpus* (Rubiaceae, Psychotriaceae). *Blumea* 49: 25-68.
- DAVIS A.P., BRIDSON D.M., JARVIS C. & GOVAERTS R. 2001. - The typification and characterization of the genus *Psychotria* L. (Rubiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 135: 35-42.
- DAVIS A.P., GOVAERTS R., BRIDSON D.M., RUHSAM R., MOAT J. & BRUMMITT N. 2009. - A global assessment of distribution, diversity, endemism and taxonomic effort in the Rubiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96: 68-78.
- DAVIS C.C., BELL C.D., FRITSCH P.W. & MATTHEWS S. 2002. - Phylogeny of *Acridocarpus-Brachylophon* (Malpighiaceae): implications for tertiary tropical floras and Afroasian biogeography. *Evolution* 56: 2395-2405.
- DAWSON J.W. 1992. - Myrtaceae - Leptospermoideae, in Morat P. & MacKee H.S. (eds.), *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances, vol. 18*, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris: 1-251.
- DAWSON J.W. 1999. - Myrtaceae - Myrtoideae I : *Syzygium*, in Morat P. (ed.), *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances, vol. 23*, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris: 1-144.
- DE CANDOLLE A.P. 1830. - *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Treuttel & Würtz, Paris, 683 p.
- DE KOK R. 2002. - Are plant adaptations to growing on serpentine soil rare or common ? A few case studies from New Caledonia. *Adansonia, sér. 3*, 24: 229-238.
- DE LABILLARDIÈRE J.J.H. 1824-1825. - *Sertum austrocaledonicum*, Paris, 85 p. + 80 pl.
- DE LOUREIRO J. 1790. - *Flora Cochinchinensis, vol. 1*. Ulyssipone, Lisbonne, 353 p.
- DE QUEIROZ A. 2005. - The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 68-73.
- DODSON J.R. & MACPHAIL M.K. 2004. - Palynological evidence for aridity events and vegetation change during the Middle Pliocene, a warm period in Southwestern Australia. *Global and planetary change* 41: 285-307.
- DOUZERY A.J.P., DELSUC F. & PHILIPPE H. 2006. - Les datations moléculaires à l'heure de la génomique. *Médecine / Sciences* 22: 374-380.
- DOUZERY E.J.P., BLANQUART S., CRISCUOLO A., DELSUC F., DOUADY C., LARTILLOT N., PHILIPPE H. & RANWEZ V. 2010. - Phylogénie moléculaire, in Thomas F., Lefèvre T. & Raymond M. (eds.), *Biologie Evolutive*, De Boeck, Bruxelles: 183-244.
- DRUMMOND A.J. & RAMBAUT A. 2007. - BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC evolutionary biology* 7: 214.
- DRUMMOND C.S., EASTWOOD R.J., MIOTTO S.T.S. & HUGHES C.E. 2012. - Multiple continental radiations and correlates of diversification in *Lupinus* (Leguminosae): testing for key innovation with incomplete taxon sampling. *Systematic Biology* 61: 443-460.
- DUANGJAI S., SAMUEL R., MUNZINGER J., FOREST F., WALLNOFER B., BARFUSS M.H.J., FISCHER G. & CHASE M.W. 2009. - A multi-locus plastid phylogenetic analysis of the pantropical genus *Diospyros* (Ebenaceae), with an emphasis on the radiation and biogeographic origins of the New Caledonian endemic species. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 52: 602-620.
- DUBOIS J.P. 1981. - Oro-Hydrographie, *Atlas de la Nouvelle-Calédonie et dépendances*, Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, Paris: planche 7.
- EIBL J.M., PLUNKETT G.M. & LOWRY P.P. 2001. - Evolution of *Polyscias* sect. *Tieghemopanax* (Araliaceae) based on nuclear and chloroplast DNA sequence data. *Adansonia, sér. 3*, 23: 23-48.

- ERIKSSON O. & BREMER B. 1991. - Fruit characteristics, life forms, and species richness in the plant family Rubiaceae. *American Naturalist* 138: 751-761.
- ERIKSSON O. & BREMER B. 1992. - Pollination systems, dispersal modes, life forms, and diversification rates in Angiosperm families. *Evolution* 46: 258-266.
- ERKENS R.H.J., CHATROU L.W. & COUVREUR T.L.P. 2012. - Radiations and key innovations in an early branching angiosperm lineage (Annonaceae; Magnoliales). *Botanical Journal of the Linnean Society* 169: 117-134.
- ESPELAND M. & MURIENNE J. 2011. - Diversity dynamics in New Caledonia: towards the end of the museum model? *BMC Evolutionary Biology* 11: 254.
- FAEGRI R.K. & VAN DER PIJL L. 1979. - *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford, 248 p.
- FAITH D.P. 1992. - Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61: 1-10.
- FELSENSTEIN J. 1985. - Confidence-limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- FITZJOHN R.G. 2010. - Quantitative traits and diversification. *Systematic Biology* 59: 619-633.
- FITZJOHN R.G., MADDISON W.P. & OTTO S.P. 2009. - Estimating trait-dependent speciation and extinction rates from incompletely resolved phylogenies. *Systematic Biology* 58: 595-611.
- FOREST F., SAVOLAINEN V., CHASE M.W., LUPIA R., BRUNEAU A. & CRANE P.R. 2005. - Teasing apart molecular - versus fossil - based error estimates when dating phylogenetic trees: a case study in the Birch family (Betulaceae). *Systematic Botany* 30: 118-133.
- FOSBERG F.R., SACHET M.-H. & OLIVER R.L. 1993. - Flora of Micronesia. Part 5. Bignoniaceae-Rubiaceae. *Smithsonian Contributions to Botany* 81: 1-135.
- FRIEDMANN F. 1994. - Flore des Seychelles. Dicotylédones. IRD ORSTOM, Paris, 663 p.
- FRIMIGACCI D. & MAÎTRE J.-C. 1981. - Archéologie et préhistoire, *Atlas de la Nouvelle-Calédonie et dépendances*, Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, Paris: planche 16.
- FRODIN D. 2004. - History and concepts of big plant genera. *Taxon* 53: 741-752.
- GALLAGHER S.J., SMITH A.J., WALLACE M.W., HOLDGATE G.R., DANIELS J. & TAYLOR D. 2001. - The Miocene palaeoenvironmental and palaeoceanographic evolution of the Gippsland Basin, Southeast Australia: a record of Southern Ocean change. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 172: 53-80.
- GALLAGHER S.J., GREENWOOD D.R., TAYLOR D., SMITH A.J., WALLACE M.W. & HOLDGATE G.R. 2003. - The Pliocene climatic and environmental evolution of southeastern Australia: evidence from the marine and terrestrial realm. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 193: 349-382.
- GALTIER N., GOUY M. & GAUTIER C. 1993. - SEAVIEW and PHYLO\_WIN: two graphic tools for sequence alignment and molecular phylogeny. *Computer Applications in the Biosciences* 12: 543-548.
- GEMMIL C.E.C., ALLAN G.J., WAGNER W.L. & ZIMMER E.A. 2002. - Evolution of insular Pacific *Pittosporum* (Pittosporaceae): origin of the Hawaiian radiation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22: 31-42.
- GIANOLI E. 2004. - Evolution of a climbing habit promotes diversification in flowering plants. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271: 2011-2015.
- GILLESPIE R.G., BALDWIN B.G., WATERS J.M., FRASER C.I., NIKULA R. & RODERICK G.K. 2012. - Long-distance dispersal: a framework for hypothesis testing. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 47-56.



- GILLESPIE T.W. & JAFFRÉ T. 2003. - Tropical dry forest in New Caledonia. *Biodiversity and Conservation* 12: 1687-1697.
- GITTENBERGER E. 2004. - Radiation and adaptation, evolutionary biology and semantics. *Organisms, Diversity & Evolution* 4: 135-136.
- GIVNISH T.J. 2010. - Ecology of plant speciation. *Taxon* 23: 1-41.
- GLADENKOV A.Y., OLEINIK A.E., MARINCOVICH L.J. & BARINOV K.B. 2002. - A refined age for the earliest opening of Bering Strait. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 183: 321-328.
- GLOR R.E. 2010. - Phylogenetic insights on adaptive radiation. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41: 251-270.
- GOLDBERG E.E., LANCASTER L.T. & REE R.H. 2011. - Phylogenetic inference of reciprocal effects between geographic range evolution and diversification. *Systematic Biology* 60: 451-465.
- GOLDBLATT P., MANNING J.C., MUNZINGER J. & LOWRY P.P. 2011. - A new native family and new endemic species for the flora of New Caledonia: *Patersonia neocaledonica* sp. nov. (Iridaceae, Patersonioideae), from the Mount Humboldt massif. *Adansonia* 33: 201-208.
- GOVAERTS R., RUHSAM M., ANDERSSON L., ROBBRECHT E., BRIDSON D., DAVIS A.P., SCHANZER I. & SONKÉ B. 2012. - World Checklist of Rubiaceae, published on the Internet site: <http://apps.kew.org/wcsp/home.do>, retrieved 2012-08-01, facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew.
- GRADSTEIN F. & OGG J. 2004. - Geologic Time Scale 2004 - why, how, and where next! *Lethaia* 37: 175-181.
- GRAHAM A. 1985. - Studies in Neotropical paleobotany. IV. The Eocene communities of Panama. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 504-534.
- GRAHAM A. 2009. - Fossil record of the Rubiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96: 90-108.
- GRANDCOLAS P., MURIENNE J., ROBILLARD T., DESUTTER-GRANDCOLAS L., JOURDAN H., GUILBERT E. & DEHARVENG L. 2008. - New Caledonia: a very old Darwinian island? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 363: 3309-3317.
- GRAVENDEEL B., SMITHSON A., SLIK F.J.W. & SCHUITEMAN A. 2004. - Epiphytism and pollinator specialization: drivers for orchid diversity? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 359: 1523-1535.
- GRAVILETS S. & LOSOS J.B. 2009. - Adaptive radiation: contrasting theory with data. *Science* 323: 732-737.
- GRAY A.M.D. 1860. - Notes upon some Rubiaceae, collected in the United States South-Sea Exploring Expedition under Captain Wilkes, with characters of new species. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 4: 5-50.
- GROENINCKX I., DESSEIN S., OCHOTERENA H., PERSON C., MOTLEY T.J., KAREHED J., BREMER B., HUYSMANS S. & SMETS E. 2009. - Phylogeny of the herbaceous tribe Spermaceae (Rubiaceae) based on plastid DNA data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96: 109-132.
- GUILLAUMIN A. 1930. - Matériaux pour la flore de la Nouvelle-Calédonie. XXVII. Révision des Rubiacées. *Archives de Botaniques, Mémoires, Caen* 3: 1-48.
- GUILLAUMIN A. 1948. - *Flore analytique et synoptique de la Nouvelle-Calédonie, phanérogames*. Office de la Recherche Scientifique Coloniale, Paris, 370 p.
- HAMILTON A.M., KLEIN E.R. & AUSTIN C.C. 2010. - Biogeographic Breaks in Vanuatu, a Nascent Oceanic Archipelago. *Pacific Science* 64: 149-159.

- HAMILTON C.W. 1989a. - A revision of Mesoamerican *Psychotria* subgenus *Psychotria* (Rubiaceae), part I: introduction and species 1-16. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76: 67-111.
- HAMILTON C.W. 1989b. - A revision of Mesoamerican *Psychotria* subgenus *Psychotria* (Rubiaceae), part III: species 48-61 and appendices. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76: 886-916.
- HAMILTON C.W. 1989c. - A revision of Mesoamerican *Psychotria* subgenus *Psychotria* (Rubiaceae), part II: species 17-47. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76: 389-429.
- HAMPE E. & JUMP A.S. 2011. - Climate relicts: past, present, future. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42: 313-333.
- HARBAUGH D.T., WAGNER W.L., ALLAN G.J. & ZIMMER E.A. 2009. - The Hawaiian Archipelago is a stepping stone for dispersal in the Pacific: an example from the plant genus *Melicope* (Rutaceae). *Journal of Biogeography* 36: 230-241.
- HARMON L.J., WEIR J.T., BROCK C.D., GLOR R.E. & CHALLENGER W. 2008. - GEIGER: investigating evolutionary radiations. *Bioinformatics* 24: 129-131.
- HAUG G.H. & TIEDEMANN R. 1998. - Effect of the formation of the isthmus of Panama on Atlantic Ocean thermohaline circulation. *Nature* 393: 673-676.
- HEADS M. 2008. - Panbiogeography of New Caledonia, south-west Pacific: basal angiosperms on basement terranes, ultramafic endemics inherited from volcanic island arcs and old taxa endemic to young islands. *Journal of Biogeography* 35: 2153-2175.
- HEDGES S.B. & KUMAR S. 2004. - Precision of molecular time estimates. *Trends in Genetics* 20: 242-247.
- HENNIG W. 1966. - *Phylogenetic systematics*, Urbana, 263 p.
- HEQUET V., LE CORRE M., RIGAUT F. & BLANFORT V. 2009. - *Les espèces exotiques envahissantes de Nouvelle-Calédonie*. Institut de Recherche pour le Développement, Nouméa, 87 p.
- HEWITT G. 2010. - The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907-913.
- HO S.Y.W. 2007. - Calibrating molecular estimates of substitution rates and divergence times in birds. *Journal of Avian Biology* 38: 409-414.
- HÖHNA S., STADLER T., RONQUIST F. & BRITTON T. 2001. - Inferring speciation and extinction rates under different sampling schemes. *Molecular Biology and Evolution* 28: 2577-2589.
- HOPE G. & PASK J. 1998. - Tropical vegetational changes in the late Pleistocene of New Caledonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 142: 1-21.
- HOPKINS M.S. & BRADFORD J.C. 1998. - A revision of *Weinmania* (Cunoniaceae) in Malesia and the Pacific. 1. Introduction and an account of the species of Western Malesia, the Lesser Sunda Islands and the Moluccas. *Adansonia* 20: 5-41.
- HOPKINS M.S., ASH J., GRAHAM A.W., HEAD J. & HEWETT R.K. 1993. - Charcoal evidence of the spatial extent of the *Eucalyptus* woodland expansions and rainforest contractions in North Queensland during the late Pleistocene. *Journal of Biogeography* 20: 357-372.
- HOWE H.F. & SMALLWOOD J. 1982. - Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- HUELSENBECK J.P. & RONQUIST F. 2001. - MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754-755.
- HUG L.A. & ROGER A.J. 2007. - The impact of fossils and taxon sampling on ancient molecular dating analyses. *Molecular Biology and Evolution* 24: 1889-1897.
- HUNTER J.P. 1998. - Key innovations and the ecology of macroevolution. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 31-36.

- HUXLEY C.R. 1978. - The ant-plants *Myrmecodia* and *Hydnophytum* (Rubiaceae), and the relationships between their morphology, ant occupants, physiology and ecology. *New Phytologist* 80: 231-268.
- HUXLEY C.R. & JEBB M.H.P. 1991a. - The tuberous epiphytes of the Rubiaceae 2: the new genus *Anthorrhiza*. *Blumea* 36: 21-41.
- HUXLEY C.R. & JEBB M.H.P. 1991b. - The tuberous epiphytes of the Rubiaceae 3: a revision of *Myrmephytum* to include *Myrmedoma*. *Blumea* 36: 43-52.
- HUXLEY C.R. & JEBB M.H.P. 1991c. - The tuberous epiphytes of the Rubiaceae 1: a new subtribe - the Hydnophytinae. *Blumea* 36: 1-20.
- HUXLEY C.R. & JEBB M.H.P. 1993a. - The tuberous epiphytes of the Rubiaceae 6: a taxonomic history of the Hydnophytinae. *Blumea* 37: 335-340.
- HUXLEY C.R. & JEBB M.H.P. 1993b. - The tuberous epiphytes of the Rubiaceae 5: a revision of *Myrmecodia*. *Blumea* 37: 271-334.
- IBANEZ T. 2011. - Dynamiques des forêts denses humides et des savanes en réponse aux incendies en Nouvelle-Calédonie, Université Paul Cézanne Aix-Marseille III, Marseille, 325 p.
- JAFFRÉ T. 1976. - Composition chimique et conditions de l'alimentation minérale des plantes sur roches ultrabasiques (Nouvelle-Calédonie). *Cahiers de l'ORSTOM, série Biologie* 11: 53-63.
- JAFFRÉ T. 1980. - *Etude écologique du peuplement végétal des sols dérivés de roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie*. ORSTOM, Paris, 273 p.
- JAFFRÉ T. 1992. - Floristic and Ecological diversity of the vegetation on ultramafic rocks in New Caledonia, in Baker A. J. M., Proctor J., & Reeves R. D. (eds.), *The Vegetation of Ultramafic (Serpentine) Soils*, Intercept Ltd. Andover, U.K: 101-107.
- JAFFRÉ T. 1993. - The relationship between ecological diversity and floristic diversity in New Caledonia. *Biodiversity Letters* 1: 82-87.
- JAFFRÉ T. 1996. - Etude comparative des formations végétales et des flores des roches ultramafiques de Nouvelle-Calédonie et d'autres régions tropicales du monde, in Guillaumet J.-L., Belin M., & Puig H. (eds.), *Phytogéographie Tropicale Réalités et Perspectives*, ORSTOM, Paris: 137-149.
- JAFFRÉ T. 2005. - Conservation programmes in New Caledonia, Western Pacific: in place for the dry forest, but urgently needed for the ultramafic vegetation. *BGjournal* 2: 13.
- JAFFRÉ T. & SCHMID M. 1974. - Accumulation du nickel par une Rubiaceae de Nouvelle-Calédonie, *Psychotria douarrei* (G. Beauvisage) Däniker. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, D*, 278: 1727-1730.
- JAFFRÉ T. & VEILLON J.-M. 1989. - Morphology, distribution and ecology of palms in New Caledonia, in Dowe J. L. (ed.), *Palms of the South-west Pacific*, Palms & Cycad Societies, Brisbane: 158-168.
- JAFFRÉ T. & VEILLON J.-M. 1994. - *Les principales formations autochtones en Nouvelle-Calédonie: caractéristiques, vulnérabilité, mesures de sauvegarde*. ORSTOM, Nouméa, 10 p.
- JAFFRÉ T., BROOKS R.R. & TROW J.M. 1979a. - Hyperaccumulation of nickel by *Geissois* species. *Plant and Soil* 51: 157-162.
- JAFFRÉ T., MORAT P. & VEILLON J.-M. 1994. - La flore, caractéristiques et composition floristique des principales formations végétales, dossier Nouvelle-Calédonie. *Bois et Forêts des Tropiques* 242: 7-30.
- JAFFRÉ T., REEVES R.D. & BECQUER T. 1997. - *Ecologie des milieux sur roches ultramafiques et sols métallifères*. ORSTOM, Nouméa, 306 p.
- JAFFRÉ T., BOUCHET P. & VEILLON J.-M. 1998a. - Threatened plants of New Caledonia : is the system of protected areas adequate? *Biodiversity and Conservation* 7: 109-135.

- JAFFRÉ T., RIGAULT F. & DAGOSTINI G. 1998b. - Impact des feux de brousse sur les maquis ligno-herbacés des roches ultramafiques de Nouvelle-Calédonie. *Adansonia, sér. 3*, 20: 173-189.
- JAFFRÉ T., RIGAULT F. & MUNZINGER J. 2008. - Identification and characterization of floristic groups in dry forest relicts of a west coast region of New Caledonia. *Pacific Conservation Biology* 14: 128-145.
- JAFFRÉ T., KERSTEN W.J., BROOKS R.R. & REEVES R.D. 1979b. - Nickel update by Flacourtiaceae of New Caledonia. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 205: 385-394.
- JAFFRÉ T., MORAT P., VEILLON J.M. & MACKEE H.S. 1987. - Changements dans la végétation de la Nouvelle-Calédonie au cours du tertiaire : la végétation et la flore des roches ultrabasiques. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, B, Adansonia, sér. 4*, 9: 365-391.
- JAFFRÉ T., MORAT P., RIGAULT F., VEILLON J.-M. & DAGOSTINI G. 2001. - *Composition et caractéristiques de la flore indigène de la Nouvelle-Calédonie*. IRD, Noumea, 121 p.
- JANSSENS S.B., KNOX E.B., HUYSMANS S., SMETS E. & MERCKX V.S.F.T. 2009. - Rapid radiation of *Impatiens* (Basalminaceae) during Pliocene and Pleistocene: result of a global climate change. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 52: 806-824.
- JESTROW B., GUTIÉRREZ AMARO J. & FRANCISCO-ORTEGA J. 2011. - Islands within islands: a molecular phylogenetic study of the *Leucocroton* alliance (Euphorbiaceae) across the Caribbean Islands and within the serpentinite archipelago of Cuba. *Journal of Biogeography* 39: 452-464.
- JOURDAN H. & BABY E. 2009. - *The myrmecofauna of New Caledonia. An ant hotspot. Tribute to Darwin and islands*. DARWIN 200: Evolution and Biodiversity Conference, Darwin, NT, Australia, 25-28/09/2009.
- JOURDAN H., BONNET DE LARBOGNE L. & CHAZEAU J. 2002. - The recent introduction of the Neotropical tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae) into Vanuatu archipelago (Southwest Pacific). *Sociobiology* 40: 483-509.
- KALENDAR R., LEE D. & SCHULMAN A.H. 2009. - FastPCR software for PCR primer and probe design and repeat search. *Genes, Genomes and Genomics* 3: 1-14.
- KALENDAR R., LEE D. & SCHULMAN A.H. 2011. - Java web tools for PCR, in silico PCR, and oligonucleotide assembly and analysis. *Genomics* 98: 137-144.
- KARAS C., NURNBERG D., TIEDEMANN R. & GARBE-SCHONBERG D. 2011. - Pliocene climate change of the Southwest Pacific and the impact of ocean gateways. *Earth and Planetary Science Letters* 301: 117-124.
- KATHRIARACHCHI H., SAMUEL R., HOFFMANN P., MLINAREC J., WURDACK K.J., RALIMANANA H.N., STUESSY T.F. & CHASE M.W. 2006. - Phylogenetics of tribe Phyllanthae (Phyllanthaceae; Euphorbiaceae sensu lato) based on *nrITS* and plastid *matK* DNA sequence data. *American Journal of Botany* 93: 637-655.
- KATO M. & KAWAKITA A. 2004. - Plant-pollinator interactions in New Caledonia influenced by introduced honey bees. *American Journal of Botany* 91: 1814-1827.
- KAUFMANN E. & MASCHWITZ U. 2006. - Ant-garden of tropical Asian rainforests. *Naturwissenschaften* 93: 216-227.
- KAY K.M. & SARGENT R.D. 2009. - The role of animal pollination in plant speciation: integrating ecology, geography, and genetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 637-356.
- KAZAKOU E., DIMITRAKOPOULOS P.G., BAKER A.J.M., REEVES R.D. & TROUMBIS A.Y. 2008. - Hypotheses, mechanisms and trade-offs of tolerance and adaptation to serpentine soils: from species to ecosystem level. *Biological Review* 83: 495-508.

- KEIGWIN L.D.J. 1978. - Pliocene closing of the Isthmus of Panama, based on biostratigraphic evidence from nearby Pacific Ocean and Caribbean Sea cores. *Geology* 6: 630-634.
- KEMBEL S.W., COWAN P.D., HELMUS M.R., CORNWELL W.K., MORLON H., ACKERLY D.D., BLOMBERG S.P. & WEBB C.O. 2010. - Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26: 1463-1464.
- KEMP E.M. 1978. - Tertiary climatic evolution and vegetation history in the Southeast Indian Ocean region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 24: 169-208.
- KENDALL D.G. 1948. - On the generalized "birth-an-death" process. *The Annals of Mathematical Statistics* 19: 1-15.
- KEPPEL G., LOWE A.J. & POSSINGHAM H.P. 2009. - Changing perspectives on the biogeography of the tropical South Pacific: influences of dispersal, vicariance and extinction. *Journal of Biogeography* 36: 1035-1054.
- KEPPEL G., PRENTIS P., BIFFIN E., HODGSKISS P., TUISESE S., TUIWAWA M.V. & LOWE A.J. 2011. - Diversification history and hybridisation of *Dacrydium* (Podocarpaceae) in remote Oceania. *Australian Journal of Botany* 59: 262-273.
- KERSTEN W.J., BROOKS R.R., REEVES R.D. & JAFFRÉ T. 1980. - Nature of nickel complexes in *Psychotria douarrei* and other nickel-accumulating plants. *Phytochemistry* 19: 1963-1965.
- KERSTEN W.J., BROOKS R.R., REEVES R.D. & JAFFRÉ T. 1999. - Nickel update by New Caledonian species of *Phyllanthus*. *Taxon* 28: 529-534.
- KIRKBRIDE J.H. 1997. - Manipulus Rubiacearum - IV. *Brittonia* 49: 354-379.
- KISHINO H., THORNE J.L. & BRUNO W.J. 2001. - Performance of a divergence time estimation method under a probabilistic model of rate evolution. *Molecular Biology and Evolution* 18: 352-361.
- KNOPE M.L., MORDEN C.W., FUNK V.A. & FUKAMI T. 2012. - Area and the rapid radiation of Hawaiian *Bidens* (Asteraceae). *Journal of Biogeography* 39: 1206-1216.
- L'HUILLIER L., JAFFRÉ T. & WULFF A. 2010. - *Mines et environnement en Nouvelle-Calédonie: les milieux sur substrats ultramafiques et leur restauration*, Institut Agronomique néo-Calédonien, Païta, 412 p.
- LECOINTRE G., PHILIPPE H., LE H.L.V. & LEGUYADER H. 1993. - Species sampling has a major impact on phylogenetic inference. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 2: 205-224.
- LEMAIRE B., VANDAMME P., MERCKX V., SMETS E. & DESSEIN S. 2011. - Bacterial leaf symbiosis in angiosperms: host specificity without co-speciation. *PLoS ONE* 6: e24430.
- LEMAIRE B., LACHENAUD O., PERSSON C., SMETS E. & DESSEIN S. 2012. - Screening for leaf-associated endophytes in the genus *Psychotria* (Rubiaceae). *FEMS Microbiology Ecology* 81: 364-372.
- LÉOPOLD A., JACOTOT A., DELLA PATRONA L. & MARCHAND C. 2013. - What is the origin of New Caledonian mangroves? *Journal of Mangroves Ecosystems* 69: 69-169.
- LI Y., DRESSLER S., ZHANG D. & RENNER S.S. 2009. - More Miocene dispersal between Africa and Asia - the case of *Bridelia* (Phyllanthaceae). *Systematic Botany* 34: 521-529.
- LINDER H.P. 2008. - Plant species radiations: where, when, why? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 363: 3097-3105.
- LINNÉ C.V. 1759. - *Sytema Naturae*, Holmiae, 1384 p.
- LOHMAN D.J., DE BRUYN M., PAGE T., VON RINTELEN K., HALL R., NG P.K.L., SHIH H.-T., CARVALHO G.R. & VON RINTELEN T. 2011. - Biogeography of the Indo-Australian Archipelago. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42: 205-226.

- LORENCE D.H. & WAGNER W.L. 2005. - A revision of *Psychotria* (Rubiaceae) in the Marquesas Islands (French Polynesia). *Allertonia* 9: 1-37.
- MACARTHUR R.H. 1957. - On the relative abundance of birds species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 43: 293-295.
- MACARTHUR R.H. & WILSON E.O. 1967. - *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, 203 p.
- MADDISON W.P. & MADDISON D.R. 2011. - Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75. <http://mesquiteproject.org>.
- MAGALLÓN S. & SANDERSON M.J. 2001. - Absolute diversification rates in angiosperm clades. *Evolution* 55: 1762-1780.
- MAGALLÓN S. & CASTILLO A. 2009. - Angiosperm diversification through time. *American Journal of Botany* 96: 349-365.
- MANGENOT G., BANCILHON L. & MANGENOT S. 1977. - Caryologie du genre *Phyllanthus* (Euphorbiaceae, Phyllanthoideae) *Annales des Sciences Naturelles, Botanique* 18: 71-116.
- MANNS U. & BREMER B. 2010. - Towards a better understanding of intertribal relationships and stable tribal delimitations within Cinchonoideae s.s. (Rubiaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56: 21-39.
- MANNS U., WIKSTRÖM N., TAYLOR C.M. & BREMER B. 2012. - Historical biogeography of the predominantly Neotropical subfamily Cinchonoideae (Rubiaceae): Into or out of America. *International Journal of Plant Sciences* 173: 261-286.
- MARTIN H.A. 2006. - Cenozoic climatic change and the development of the arid vegetation in Australia. *Journal of Arid Environments* 66: 533-563.
- MCCOY S., JAFFRÉ T., RIGAUT F. & ASH J.E. 1999. - Fire succession in the ultramafic maquis of New Caledonia. *Journal of Biogeography* 26: 579-594.
- MCNEILL J., BARRIE F.R., BURDET H.M., DEMOULIN V., HAWKSWORTH D.L., MARHOLD K., NICOLSON D.H., PRADO J., SILVA P.C., SKOG J.E., WIERSEMA J.H. & TURLAND N.J. 2005 publ. 2007. - International code of botanical nomenclature (Vienna Code), adopted by the Seventeenth International Botanical Congress, Vienna, July 2005. *Regnum Vegetabile* 146: 1-568.
- METZKER M.L. 2010. - Applications of next-generation sequencing. Sequencing technologies - the next generation. *Nature Reviews Genetics* 11: 31-46.
- MONTROUZIER X. 1860. - Flore de l'île Art (près de la Nouvelle-Calédonie). *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Lyon, Section des Sciences* 10: 217.
- MORAT P. 1993a. - The terrestrial biota of New Caledonia. *Biodiversity Letters* 1: 69-71.
- MORAT P. 1993b. - Our knowledge of the flora of New Caledonia: endemism and diversity in relation to vegetation types and substrates. *Biodiversity Letters* 1: 72-81.
- MORAT P. 2010. - Les botanistes récolteurs en Nouvelle-Calédonie de 1774 à 2005. *Adansonia* 32: 159-216.
- MORAT P., JAFFRÉ T. & VEILLON J.-M. 1981. - Végétation, *Atlas de la Nouvelle-Calédonie et dépendances*, Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, Paris: planche 15.
- MORAT P., & VEILLON J.-M. 1994. - Richesse et affinités floristiques de la Nouvelle-Calédonie : conséquence directe de son histoire géologique. *Mémoires de la Société de Biogéographie* 4: 111-123.
- MORAT P., JAFFRÉ T. & VEILLON J.-M. 2001. - The flora of New Caledonia's calcareous substrates. *Adansonia, sér. 3*, 23: 109-127.

- MORAT P., JAFFRÉ T., VEILLON J.-M. & MACKEE H.S. 1986. - Affinités floristiques et considérations sur l'origine des maquis miniers de la Nouvelle-Calédonie. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, B, Adansonia, sér. 4*, 22: 133-182.
- MORAT P., JAFFRÉ T., TRONCHET F., MUNZINGER J., PILLON Y., VEILLON J.-M. & CHALOPIN M. 2012. - Le référentiel taxonomique Florical et les caractéristiques de la flore vasculaire indigène de la Nouvelle-Calédonie. *Adansonia* 34: 179-221.
- MOULY A., RAZAFIMANDIMBISON S.G., KHODABANDEH A. & BREMER B. 2009a. - Phylogeny and classification of the species-rich pantropical showy genus *Ixora* (Rubiaceae-Ixoreae) with indications of geographical monophyletic units and hybrids. *American Journal of Botany* 96: 686-706.
- MOULY A., RAZAFIMANDIMBISON S.G., FLORENCE J., JÉRÉMIE J. & BREMER B. 2009b. - Paraphyly of *Ixora* and new tribal delimitation of Ixoreae (Rubiaceae): inference from combined chloroplast (*rps16*, *rbcL*, *trnT-F*) sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96: 146-160.
- MOULY A., KAINULAINEN K., PERSSON C., DAVIS A.P., WONG K.M., RAZAFIMANDIMBISON S.G. & BREMER B. soumis. - In search for a phylogenetic structure and clade circumscriptions in the Gardenieae complex (Rubiaceae).
- MUELLER-DOMBOIS D. 2002. - Forest vegetation across the tropical Pacific: A biogeographically complex region with many analogous environments. *Plant Ecology* 163: 155-176.
- MUELLER-DOMBOIS D. & FOSBERG F.R. 1998. - *Vegetation of the tropical Pacific islands*. Springer-Verlag, New York, 733 p.
- MUNZINGER J., MCPHERSON G. & LOWRY II P.P. 2008. - A second species in the endemic New Caledonian genus *Gastrolepis* (Stemonuraceae) and its implications for the conservation status of high-altitude maquis vegetation: coherent application of the IUCN Red List criteria is urgently needed in New Caledonia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 157: 775-783.
- MURIENNE J. 2009. - Testing biodiversity hypotheses in New Caledonia using phylogenetics. *Journal of Biogeography* 36: 1433-1434.
- MURIENNE J., GRANDCOLAS P., PIULACHS M.D., BELLÉS X., D'HAESE C., LEGENDRE F., PELLENS R. & GUILBERT E. 2005. - Evolution on a shaky piece of Gondwana: is local endemism recent in New Caledonia? *Cladistics* 21: 2-7.
- MYERS N. 1988. - Threatened biotas: "Hot spots" in tropical forests. *The Environmentalist* 8: 1-20.
- MYERS N., MITTERMEIER R.A., MITTERMEIER C.G., DA FONSECA G.A.B. & KENT J. 2000. - Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- NASI R., JAFFRÉ T. & SARRAILH J.M. 2002. - Les forêts de montagne de la Nouvelle-Calédonie. *Bois et forêts des tropiques* 274: 5-18.
- NATHAN R. 2006. - Long-distance dispersal of plants. *Science* 313: 786-788.
- NATTIER R., ROBILLARD T., DESUTTER-GRANDCOLAS L., COULOUX A. & GRANDCOLAS P. 2011. - Older than New Caledonia emergence? A molecular phylogenetic study of the eneopterine crickets (Orthoptera: Grylloidea). *Journal of Biogeography* 38: 2195-2209.
- NAUHEIMER L., BOYCE P.C. & RENNER S.S. 2011. - Giant taro and its relatives: A phylogeny of the large genus *Alocasia* (Araceae) sheds light on Miocene floristic exchange in the Malesian region. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 63: 43-51.
- NEALL V.E. & TREWICK S.A. 2008. - The age and origin of the Pacific islands: a geological review. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Serie B*, 363: 3293-3308.
- NEAR T.J., MEYLAN P.A. & SHAFFER H.B. 2005. - Assessing concordance of fossil calibration points in molecular clock studies: An example using turtles. *The American Naturalist* 165: 137-146.

- NEE S. 2001. - Inferring speciation rates from phylogenies. *Evolution* 55: 661-668.
- NEE S., MAY R.M. & HARVEY P.H. 1994a. - The reconstructed evolutionary process. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 344: 305-311.
- NEE S., HOLMES E.C., MAY R.M. & HARVEY P.H. 1994b. - Extinction rates can be estimated from molecular phylogenies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 344: 77-82.
- NEPOKROEFF M., BREMER B. & SYSTMA K.J. 1999. - Reorganization of the genus *Psychotria* and tribe Psychotrieae (Rubiaceae) inferred from ITS and *rbcL* sequence data. *Systematic Botany* 24: 5-27.
- NEPOKROEFF M., SYSTMA K.J., WAGNER W.L. & ZIMMER E.A. 2003. - Reconstructing ancestral patterns of colonization and dispersal in the hawaiian understory tree genus *Psychotria* (Rubiaceae): a comparison of parsimony and likelihood approaches. *Systematic Biology* 52: 820-838.
- NIELSEN I., GUINET P. & BARETTA-KUIPERS T. 1983. - Studies in the Malesian, Australian and Pacific Ingeae (Leguminosae-Mimosoideae): the genera *Archidendropsis*, *Wallaceodendron*, *Paraserianthes*, *Pararchidendron* and *Serianthes*: part 1. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, B, Adansonia, sér. 4*, 5: 303-329.
- NYLANDER J.A.A., RONQUIST F., HUELSENBECK J.P. & NIEVES-ALDREY J.L. 2004. - Bayesian phylogenetic analysis of combined data. *Systematic Biology* 53: 47-67.
- ORIVEL J. & LEROY C. 2011. - The diversity and ecology of ant gardens (Hymenoptera: Formicidae; Spermatophyta: Angiospermae). *Myrmecological News* 14: 73-85.
- PARADIS E., CLAUDE J. & STRIMMER K. 2004. - APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20: 289-290.
- PARHAM J.F., DONOGHUE P.C.J., BELL C.J., CALWAY T.D., HEAD J.J., HOLROYD P.A., INOUE J.G., IRMIS R.B., JOYCE W.G., KSEPKA D.T., PATANE J.S.L., SMITH N.D., TARVER J.E., VAN TUINEN M., YANG Z.H., ANGIELCZYK K.D., GREENWOOD J.M., HIPSLEY C.A., JACOBS L., MAKOVICKY P.J., MULLER J., SMITH K.T., THEODOR J.M., WARNOCK R.C.M. & BENTON M.J. 2012. - Best practices for justifying fossil calibrations. *Systematic Biology* 61: 346-359.
- PARIS J.-P. 1981. - *Géologie de la Nouvelle-Calédonie : un essai de synthèse*, Orléans, 278 p.
- PATTERSON T.B. & GIVNISH T.J. 2003. - Geographic cohesion, chromosomal evolution, parallel adaptive radiations, and consequent floral adaptations in *Calochortus* (Calochortaceae): evidence from cpDNA phylogeny. *New Phytologist* 161: 253-264.
- PAUL J.R., MORTON C., TAYLOR C.M. & TONSOR S.J. 2009. - Evolutionary time for dispersal limits the extent but not the occupancy of species' potential ranges in the tropical plant genus *Psychotria* (Rubiaceae). *American Naturalist* 173: 188-199.
- PAYENS J.P.D.W. 1967. - A monograph of the genus *Barringtonia* (Lecythidaceae). *Blumea* 15: 157-263.
- PEIREIRA J.T. 2008. - Systematic studies in *Rothmannia sensu lato* (Rubiaceae) and a revision of Malesian taxa, University of Malaya, Kuala Lumpur, 446 p.
- PELLETIER B. 2006. - Geology of the New Caledonia region and its implications for study of the New Caledonian biodiversity, in Payri C. & Richer de Forges B. (eds.), *Compendium of marine species from New Caledonia, Forum Biodiversité des Ecosystèmes Coralliens, 30 octobre–4 novembre 2006*, Institut de Recherche pour le Développement, Nouméa, Nouvelle-Calédonie: 17-30.
- PERRET M., CHAUTEMS A., ONOFRE DE ARAUJO A. & SALAMIN N. 2013. - Temporal and spatial origin of Gesneriaceae in the New World inferred from plastid DNA sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171: 61-79.
- PETIT E. 1964. - Les espèces africaines du genre *Psychotria* L. (Rubiaceae) - I. *Bulletin du Jardin Botanique de l'État à Bruxelles* 34: 1-229.



- PETIT E. 1966. - Les espèces africaines du genre *Psychotria* L. (Rubiaceae) - II. *Bulletin du Jardin Botanique de l'État à Bruxelles* 36: 65-190.
- PFEIL B.E. & CRISP M.D. 2008. - The age and biogeography of *Citrus* and the orange subfamily (Rutaceae: Aurantioideae) in Australasia and New Caledonia. *American Journal of Botany* 95: 1621-1631.
- PICARD M. 1999. - *L'archipel neo-caledonien : 300 millions d'années pour assembler les pieces d'un puzzle geologique*. Centre de Documentation Pedagogique de Nouvelle-Calédonie, Noumea, 102 p.
- PIESSCHAERT F. 2001. - Carpology and pollen morphology of the Psychotrieae (Rubiaceae-Rubioideae). Towards a new tribal and generic delimitation, Katholieke Universiteit Leuven, Leuven, 495 p.
- PIESSCHAERT F., ROBBRECHT E. & SMETS E. 2001. - Patterns in pyrenes: the systematic significance of pyrene morphology in *Chassalia* (Rubiaceae-Psychotrieae) and related genera. *Flora* 196: 121-131.
- PIESSCHAERT F., ROBBRECHT E., POULSEN A.D. & SMETS E. 1999. - Pyrene and pollen observations in the pantropical genus *Geophila* (Rubiaceae-Psychotrieae). *Nordic Journal of Botany* 19: 93-100.
- PILLON Y. 2008. - Biodiversité, origine et évolution des Cunoniaceae : implications pour la conservation de la flore de Nouvelle-Calédonie, Université de la Nouvelle-Calédonie, Nouméa, 187 p.
- PILLON Y. 2011. - Focus on *Geissois* (Cunoniaceae): another example of the melanesian connection, in Bouchet P., Le Guyader, H. & Pascal, O. (eds.), *The natural history of Santo*, Muséum national d'Histoire naturelle, Institut de Recherche pour le Développement, Pro-Natura International, Paris & Marseille: 93-94.
- PILLON Y. 2012. - Time and tempo of diversification in the flora of New Caledonia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 170: 288-298.
- PILLON Y. & NOOTEBOOM H.P. 2009. - A new species of *Symplocos* (Symplocaceae) from Mont Panié (New Caledonia). *Adansonia* 31: 191-196.
- PILLON Y., HOPKINS H.C. & BRADFORD J.C. 2008. - Two new species of *Cunonia* (Cunoniaceae) from New Caledonia. *Kew Bulletin* 63: 419-431.
- PILLON Y., MUNZINGER J., AMIR H. & LEBRUN M. 2010. - Ultramafic soils and species sorting in the flora of New Caledonia. *Journal of Ecology* 98: 1108-1116.
- PILLON Y., HOPKINS H.C.F., MUNZINGER J., AMIR H. & CHASE M.W. 2009a. - Cryptic species, gene recombination and hybridization in the genus *Spiraeanthemum* (Cunoniaceae) from New Caledonia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 137-152.
- PILLON Y., MUNZINGER J., AMIR H., HOPKINS H.C.F. & CHASE M.W. 2009b. - Reticulate evolution on a mosaic of soils: diversification of the New Caledonian endemic genus *Codia* (Cunoniaceae). *Molecular Ecology* 18: 2263-2275.
- PINTAUD J.-C. 1999. - Phylogénie, biogéographie et écologie des palmiers de Nouvelle-Calédonie, Université Paul Sabatier, Toulouse, 327 p.
- PINTAUD J.-C., JAFFRÉ T. & PUIG H. 2001. - Chorology of New Caledonian palms and possible evidence of Pleistocene rain forest refugia. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la Vie* 324: 453-463.
- PLUNKETT G.M. & LOWRY II P.P. 2012. - Phylogeny and diversification in the Melanesian *Schefflera* clade (Araliaceae) based on evidence from nuclear *rDNA* spacers. *Systematic Botany* 37: 279-291.
- POSADA D. 2008. - jModelTest: phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution* 25: 1253-1256.
- POSADA D. & CRANDALL K.A. 1998. - MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14: 817-818.

- POSADA D. & CRANDALL K.A. 2001. - Selecting the best-fit model of nucleotide substitution. *Systematic Biology* 50: 580-601.
- PROCTOR M., YEO P. & LACK A. 1996. - *The natural history of pollination*. Harper Collins Publishers, 479 p.
- PYBUS O.G. & HARVEY P.H. 2000. - Testing macro-evolutionary models using incomplete molecular phylogenies. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267: 2267-2272.
- RABOSKY D.L. 2006a. - LASER: a maximum likelihood toolkit for detecting temporal shifts in diversification rates from molecular phylogenies. *Evolutionary Bioinformatics* 2: 247-250.
- RABOSKY D.L. 2006b. - Likelihood methods for detecting temporal shifts in diversification rates. *Evolution* 60: 1152-1164.
- RABOSKY D.L. 2008. - Explosive evolutionary radiations: decreasing speciation or increasing extinction through time? *Evolution* 62: 1866-1875.
- RABOSKY D.L. 2010. - Extinction rates should not be estimated from molecular phylogenies. *Evolution* 64: 1816-1824.
- RABOSKY D.L. & LOVETTE I.J. 2008. - Density-dependent diversification in North American wood warblers. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 275: 2363-2371.
- RAMBAUT A. & DRUMMOND A.J. 2009. - Tracer v.1.5. <http://beast.bio.ed.ac.uk/tracer/>.
- RAZAFIMANDIMBISON S.G. & BREMER B. 2002. - Phylogeny and classification of Naucleaeae s.l. (Rubiaceae) inferred from molecular (ITS, *rbcL*, and *trnT-F*) and morphological data. *American Journal of Botany* 89: 1027-1041.
- RAZAFIMANDIMBISON S.G. & BREMER B. 2001 (publ. 2002). - Tribal delimitation of Naucleaeae (Cinchonoideae, Rubiaceae): inference from molecular (ITS, *rbcL*, and *trnT-F*) and morphological data. *Systematic and Geography of Plants* 71: 515-538.
- RAZAFIMANDIMBISON S.G., KELLOGG E.A. & BREMER B. 2004. - Recent origin and phylogenetic utility of divergent ITS putative pseudogenes: a case study from Naucleaeae (Rubiaceae). *Systematic Biology* 53: 177-192.
- RAZAFIMANDIMBISON S.G., RYDIN C. & BREMER B. 2008. - Evolution and trends in the Psychotrieae alliance (Rubiaceae) - a rarely reported evolutionary change of many-seeded carpels from one-seeded carpels. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48: 207-223.
- RAZAFIMANDIMBISON S.G., LANTZ H., MOULY A. & BREMER B. 2009. - Evolutionary trends, major lineages, and new generic limits in the dioecious group of the tribe Vanguerieae (Rubiaceae): insights into the evolution of functional dioecy. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96: 161-181.
- RAZAFIMANDIMBISON S.G., MOOG J., LANTZ H., MASCHWITZ U. & BREMER B. 2005. - Re-assessment of monophyly, evolution of myrmecophytism, and rapid radiation in *Neonauclea* s.s. (Rubiaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34: 334-354.
- READ J., SANSON G.D., DE GARINE-WICHATITSKY M. & JAFFRÉ T. 2006. - Sclerophylly in two contrasting tropical environments: low nutrients vs. low rainfall. *American Journal of Botany* 93: 1060-1614.
- REEVES R.D. 2003. - Tropical hyperaccumulators of metals and their potential for phytoextraction. *Plant and Soil* 249: 57-65.
- RENNER S.S. 2004. - Multiple Miocene Melastomataceae dispersal between Madagascar, Africa and India. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 359: 1485-1494.
- RENNER S.S. 2005. - Relaxed molecular clocks for dating historical plant dispersal events. *Trends in Plant Science* 10: 550-558.

- RICKLEFS R.E. 2004. - A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7: 1-15.
- RICKLEFS R.E., SCHWARZBACH A.E. & RENNER S.S. 2006. - Rate of lineage origin explains the diversity anomaly in the world's mangrove vegetation. *The American Naturalist* 168: 805-810.
- RIDSDALE C.E. 1975. - Notes on New Guinea Rubiaceae. *Blumea* 22: 267-269.
- ROBBRECHT E. 1975. - *Hymenocoleus*, a new genus of Psychotrieae (Rubiaceae) from Tropical Africa. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 45: 273-300.
- ROBBRECHT E. 1988. - Tropical woody Rubiaceae. Characteristic features and progressions. Contributions to a new subfamilial classification. *Opera Botanica Belgica* 1: 1-271.
- ROBBRECHT E. 1994. - On the delimitation of the Rubiaceae. A review. *Opera Botanica Belgica* 6: 19-30.
- RONQUIST F. & HUELSENBECK J.P. 2003. - MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572-1574.
- RUNDELL R.J. & PRICE T.D. 2009. - Adaptive radiation, nonadaptive radiation, ecological speciation and nonecological speciation. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 394-399.
- RUTSCHMANN F. 2006. - Molecular dating of phylogenetic trees: a brief review of current methods that estimate divergence times. *Diversity and Distributions* 12: 35-48.
- RYDIN C., RAZAFIMANDIMBISON S.G. & BREMER B. 2008. - Rare and enigmatic genera (*Dunnia*, *Schizocolea*, *Colletocema*), sisters to species-rich clades: phylogeny and aspects of conservation biology in the coffee family. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48: 74-83.
- RYDIN C., RAZAFIMANDIMBISON S.G., KHODABANDEH A. & BREMER B. 2009. - Evolutionary relationships in the Spermaceae alliance (Rubiaceae) using information from six loci: insights into systematic affinities of *Neohymenopogon* and *Mouretia*. *Taxon* 58: 793-810.
- SALZMANN U., WILLIAMS M., HAYWOOD A.M., JOHNSON A.L.A., KENDER S. & ZALASIEWICZ J. 2011. - Climate and environment of a Pliocene warm world. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 309: 1-8.
- SANDERS K.L. & LEE M.S.Y. 2007. - Evaluating molecular clock calibrations using Bayesian analyses with soft and hard bounds. *Biology letters* 3: 275-279.
- SANDERSON M.J. 1997. - A nonparametric approach to estimating divergence times in the absence of rate constancy. *Molecular Biology and Evolution* 14: 1218-1231.
- SANDERSON M.J. 1998. - Reappraising adaptive radiation. *American Journal of Botany* 85: 1650-1655.
- SANDERSON M.J. 2002. - Estimating absolute rates of molecular evolution and divergence times: a penalized likelihood approach. *Molecular Biology and Evolution* 19: 101-109.
- SANDERSON M.J. & DOYLE J.J. 1992. - Reconstruction of organismal and gene phylogenies from data on multigene families: concerted evolution, homoplasy, and confidence. *Systematic Biology* 41: 4-17.
- SANG T. 2002. - Utility of low-copy nuclear genes sequences in plant phylogenetics. *Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology* 37: 121-147.
- SANMARTÍN I. & RONQUIST F. 2004. - Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. *Systematic Biology* 53: 216-243.
- SAUQUET H., WESTON P.H., ANDERSON C.L., BARKER N.P., CANTRILL D.J., MAST A.R. & SAVOLAINEN V. 2009. - Contrasted patterns of hyperdiversification in Mediterranean hotspots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 221-225.
- SAUQUET H., HO S.Y.W., GANDOLFO M.A., JORDAN G.J., WILF P., CANTRILL D.J., BAYLY M.J., BROMHAM L., BROWN G.K., CARPENTER R.J., LEE D.M., MURPHY D.J.,

- SNIDERMAN J.M.K. & UDOVICIC F. 2012. - Testing the impact of calibration on molecular divergence times using a fossil-rich group: the case of *Nothofagus* (Fagales). *Systematic Biology* 61: 289-313.
- SAUSSOL A. 1981. - Les étapes de la colonisation terrienne, *Atlas de la Nouvelle-Calédonie et dépendances*, Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, Paris: planche 22.
- SAUVALLE F.A. 1869. - *Flora Cubana. Revisio Catalogi Grisebachiani vel index plantarum cubensium. Anales de la Academia de ciencias médicas, físicas y naturales de la Habana* 6: 146-147.
- SCHAEFER H., HEIBL C. & RENNER S.S. 2009. - Gourds afloat: a dated phylogeny reveals an Asian origin of the gourd family (Cucurbitaceae) and numerous oversea dispersal events. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 276: 843-851.
- SCHMID M. 1982. - Endémisme et spéciation en Nouvelle-Calédonie. *Compte Rendu des Séances de la Société de Biogéographie* 48: 52-60.
- SCHMID M. 1991. - *Phyllanthus*, in Morat P. & MacKee H. S. (eds.), *Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances*, vol. 17, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris: 31-329.
- SCHNITZLER J., BARRACLOUGH T.G., BOATWRIGHT J.S., GOLDBLATT P., MANNING J.C., POWELL M.P., REBELO T. & SAVOLAINEN V. 2011. - Causes of plant diversification in the Cape biodiversity hotspot of South Africa. *Systematic Biology* 60: 343-357.
- SCHÖNSWETTER P., STEHLIK I., HOLDEREGGER R. & TRIBSCH A. 2005. - Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in European Alps. *Molecular Ecology* 14: 3547-3555.
- SCHUMANN K. 1891. - Rubiaceae, in Engler A. & Prantl K. (eds.), *Die natürlichen pflanzenfamilien, Vol. IV(4)*, W. Engelmann, Leipzig: 1-156.
- SERVICE D'HYDROLOGIE DE L'ORSTOM & SERVICE TERRITORIAL DE LA MÉTÉOROLOGIE. 1981. - Elements généraux du climat, *Atlas de la Nouvelle-Calédonie et dépendances*, Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, Paris: planche 11.
- SETOGUCHI H., ONO M., DOI Y., KOYAMA H. & TSUDA M. 1997. - Molecular phylogeny of *Nothofagus* (Nothofagaceae) based on the *atpB-rbcL* intergenic spacer of the chloroplast DNA. *Journal of Plant Research* 110: 469-484.
- SETOGUCHI H., OSAWA T.A., PINTAUD J.-C., JAFFRÉ T. & VEILLON J.-M. 1998. - Phylogenetic relationships within Araucariaceae based on *rbcL* gene sequences. *American Journal of Botany* 85: 1507-1516.
- SHAW J., LICKEY E., BECK J.T., FARMER S.B., LIU W., MILLER J., SIRIPUN K.C., WINDER C.T., SCHILLING E.E. & SMALL R.L. 2005. - The tortoise and the hare II: relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis. *American Journal of Botany* 92: 142-166.
- SHIMODAIRA H. & HASEGAWA M. 1999. - Multiple comparisons of log-likelihoods with applications to phylogenetic inference. *Molecular Biology and Evolution* 16: 1114-1116.
- SILVERTOWN J. 2004a. - The ghost of competition past in the phylogeny of island endemic plants. *Journal of Ecology* 92: 768-773.
- SILVERTOWN J. 2004b. - Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 605-611.
- SILVERTOWN J., FRANCISCO-ORTEGA J. & CARINE M. 2005. - The monophyly of island radiations: an evaluation of niche pre-emption and some alternative explanations. *Journal of Ecology* 93: 653-657.
- SIMBERLOFF D.S. 1974. - Equilibrium theory of island biogeography and ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 5: 161-182.

- SLOWINSKY J.B. & GUYER C. 1993. - Testing whether certain traits have caused amplified diversification - an improved method based on a model random speciation and extinction. *American Naturalist* 142: 1019-1024.
- SMEDMARK J.E.E., ERIKSSON T. & BREMER B. 2010. - Divergence time uncertainty and historical biogeography reconstruction - an example from Urophylleae (Rubiaceae). *Journal of Biogeography* 37: 2260-2274.
- SMEDMARK J.E.E., RYDIN C., RAZAFIMANDIMBISON S.G., KHAN S.A., LIEDE-SCHUMANN S. & BREMER B. 2008. - A phylogeny of Urophylleae (Rubiaceae) based on *rps16* intron data. *Taxon* 57: 24-32.
- SMITH A.C. 1936. - Fijian plant studies. *Bernice P. Bishop Museum Bulletin* 141: 1-166.
- SMITH A.C. & DARWIN S.P. 1981. - Degeneriaceae, in Smith A. C. (ed.), *Flora vitiensis nova*, Vol. 2, Pacific Tropical Botanical Garden, Lawai, Kauai: 7-12.
- SMITH A.C. & DARWIN S.P. 1988. - Rubiaceae, in Smith A. C. (ed.), *Flora vitiensis nova*, vol. 4, Pacific Tropical Botanical Garden, Lawai, Kauai: 143-376.
- SMITH S.D. 2010. - Using phylogenetics to detect pollinator-mediated floral evolution. *New Phytologist* 188: 354-363.
- SOHMER S.H. 1977. - *Psychotria* L. (Rubiaceae) in the Hawaiian islands. *Lyonia* 1: 103-186.
- SOHMER S.H. 1978. - Morphological variation and its taxonomic and evolutionary significance in the hawaiian *Psychotria* (Rubiaceae). *Brittonia* 30: 256-264.
- SOHMER S.H. 1988. - The nonclimbing species of the genus *Psychotria* (Rubiaceae) in New Guinea and the Bismarck Archipelago. *Bishop Museum Bulletins in Botany* 1: 1-339.
- SOHMER S.H. & DAVIS A.P. 2007. - The genus *Psychotria* (Rubiaceae) in the Philippine archipelago. *Sida, Botanical Miscellany* 27: 1-247.
- SOLTIS D.E., MAVRODIEV E.V., DOYLE J.J., RAUSCHER J. & SOLTIS P.S. 2005. - ITS and ETS sequence data and phylogeny reconstruction in allopolyploids and hybrids. *Systematic Botany* 33: 7-20.
- STADLER T. 2011a. - Simulating trees with a fixed number of extant species. *Systematic Biology* 60: 676-684.
- STADLER T. 2011b. - Inferring speciation and extinction processes from extant species data. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108: 16145-16146.
- STAMATAKIS A. 2006. - RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* 22: 2688-2690.
- STEGEMANN S., KEUTHE M., GREINER S. & BOCK R. 2012. - Horizontal transfer of chloroplast genomes between plant species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109: 2432-2438.
- STELBRINK B., ALBRECHT C., HALL R. & VON RINTELEN T. 2012. - The biogeography of Sulawesi revisited: is there evidence for a vicariant origin of taxa on Wallace's "anomalous island"? *Evolution* 66: 2252-2271.
- STEVENSON J. 2004. - A late Holocene record of human impact from the southwest coast of New Caledonia. *Holocene* 14: 888-898.
- STEVENSON J. & HOPE G. 2005. - A comparison of late Quaternary forest changes in New Caledonia and northeastern Australia. *Quaternary Research* 64: 372-383.
- STEVENSON J., DODSON J.R. & PROSSER I.P. 2001. - A late Quaternary record of environmental change and human impact from New Caledonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 168: 97-123.
- STEYERMARK J.A. 1972. - The botany of the Guaiana Highland - Part IX, in: B. Maguire et al. (eds.). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 23: 227-832.

- SWENSON U. & MUNZINGER J. 2010. - Taxonomic revision of *Pycnandra* subgenus *Trouettia* (Sapotaceae) with six new species from New Caledonia. *Australian Systematic Botany* 23: 333-370.
- SWENSON U., MUNZINGER J. & BARTISH I.V. 2007a. - Molecular phylogeny of *Planchonella* (Sapotaceae) and eight new species from New Caledonia. *Taxon* 56: 329-354.
- SWENSON U., BARTISH I.V. & MUNZINGER J. 2007b. - Phylogeny, diagnostic characters and generic limitation of Australasian Chrysophylloideae (Sapotaceae, Ericales): evidence from ITS sequence data and morphology. *Cladistics* 23: 201-228.
- SWENSON U., BACKLUND A., MCLOUGHLIN S. & HILL R.S. 2001. - *Nothofagus* biogeography revisited with special emphasis on the enigmatic distribution of subgenus *Brassospora* in New Caledonia. *Cladistics* 17: 28-47.
- SWENSON U., LOWRY II P.P., MUNZINGER J., RYDIN C. & BARTISH I.V. 2008. - Phylogeny and generic limits in the *Niemeyera* complex of New Caledonian Sapotaceae: evidence of multiple origins of the anisomerous flower. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49: 909-929.
- SWOFFORD D.L. 1998. - *PAUP\**. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*and other methods)*. Sinauer Associates, Laboratory of Molecular Systematics Smithsonian Institution, Sunderland, Massachusetts, 128 p.
- TAKEUCHI W.N. 1999. - Botanical results from the 1995 Bismarck-Ramu expedition in Papua New Guinea. *Sida* 18: 751-808.
- TAKEUCHI W.N. 2000. - A floristic ethnobotanical account of the Josephstaal forest management agreement area, Papua New Guinea. *Sida* 19: 1-64.
- TAKEUCHI W.N. 2001. - New and noteworthy plants from recent botanical surveys in Papua New Guinea, 7. *Edinburgh Journal of Botany* 58: 159.
- TAKEUCHI W.N. 2003. - Botanical summary of a lowland ultrabasic flora in Papua New Guinea. *Sida* 20: 1491-1559.
- TAKEUCHI W.N. 2010. - Additions to the rubiaceous flora of Papua New Guinea: *Psychotria stolonifera* and *P. ternatifolia*, two remarkable species from the Muller limestone. *Phytotaxa* 7: 25-34.
- TAKEUCHI W.N. 2011. - Additional notes on *Psychotria* (Rubiaceae) from the southern karst of Papua New Guinea: *P. defretesiana* comb. et stat. nov., *P. dieniensis* var. *banakii* var. nov., and *P. stevedarwiniana* sp. nov. *Phytotaxa* 24: 19-27.
- TAKEUCHI W.N. & PIPOLY J.J.I. 1999. - New flowering plants from southern New Ireland, Papua New Guinea. *Sida* 18: 161-168.
- TAKHTAJAN A., CROVELLO T.J. & CRONQUIST A. 1986. - *Floristics regions of the world*. University of California Press, United States of America, 522 p.
- TAMURA K., PETERSON D., PETERSON N., STECHER G., NEI M. & KUMAR S. 2011. - MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution* 28: 2731-2739.
- TAYLOR C.M. 1995. - New species and combinations in Rubiaceae from Costa Rica and Panama. *Novon* 5: 201-207.
- TAYLOR C.M. 1996. - Overview of the Psychotrieae (Rubiaceae) in the Neotropics. *Opera Botanica Belgica* 7: 261-270.
- TAYLOR C.M. 1997. - Conspectus of the genus *Palicourea* (Rubiaceae: Psychotrieae) with the description of some new species from Ecuador and Colombia. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84: 224-262.
- TAYLOR C.M. 2001. - Overview of the neotropical genus *Notopleura* (Rubiaceae: Psychotrieae), with the description of some new species. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 88: 478-515.

- TAYLOR C.M. 2005. - *Margaritopsis* (Rubiaceae, Psychotrieae) in the Neotropics. *Systematic and Geography of Plants* 75: 161-177.
- TAYLOR C.M. & ZAPPI D. 2006. - 162. Rubiaceae (part 5), Tribe 18. Psychotrieae (2). *Flora of Ecuador* 79: 1-111.
- THE ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. 2009. - An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.
- THIERS B. Continuously updated. - Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium, New York.
- THOMAS D.C., HUGHES M., PHUTTHAI T., ARDI W.H., RAJBHANDARY S., RUBITE R., TWYFORD A.D. & RICHARDSON J.E. 2012. - West to east dispersal and subsequent rapid diversification of the mega-diverse genus *Begonia* (Begoniaceae) in the Malesian archipelago. *Journal of Biogeography* 39: 98-113.
- THOMAS M.F. 2008. - Understanding the impacts of late Quaternary climate change in tropical and su-tropical regions. *Geomorphology* 101: 146-158.
- THORNE J.L., KISHINO H. & PAINTER I.S. 1998. - Estimating the rate of evolution of the rate of molecular evolution. *Molecular Biology and Evolution* 15: 1647-1657.
- THORNE R.F. 1963. - Biotic distribution patterns in the tropical Pacific, in Gressitt J.L. (ed.), *Pacific Basin Biogeography*, Bishop Museum Press, Honolulu: 311-350.
- THORNE R.F. 1969. - Floristic relationships between New Caledonia and the Solomon Islands. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 255: 595-602.
- TOLLEY K.A., CHASE B.M. & FOREST F. 2008. - Speciation and radiations track climate transitions since the Miocene Climatic Optimum: a case study of southern African chameleons. *Journal of Biogeography* 35: 1402-1414.
- TRIMEN H., ALSTON A.H.G. & HOOKER J.D. 1894. - *A hand-book to the Flora of Ceylon: containing descriptions of all the species of flowering plants indigenous to the island, and notes on their history, distribution, and uses : with an atlas of plates illustrating some of the more interesting species*. Dulau & Co., London, 392 p.
- TURNER H., HOVENKAMP P. & VAN WELZEN P.C. 2001. - Biogeography of Southeast Asia and the West Pacific. *Journal of Biogeography* 28: 217-230.
- UICN. 2001. - Catégories et critères de l'UICN pour la Liste Rouge - version 3.1, Gland & Cambridge.
- VALETON T. 1909. - *Icones Bogorenses*. Tabula 279, Leiden: 211-213.
- VALETON T. 1911. - Rubiaceae, in Lorenz H. A. (ed.), *Résultats de l'expédition scientifique néerlandaise à la Nouvelle-Guinée en 1907 et 1909*, Librairie et Imprimerie Ci-Devant E.J. Brill., Leiden: 437-519.
- VAN WELZEN P.C., TURNER H. & HOVENKAMP P. 2003. - Historical biogeography of Southeast Asia and the West Pacific, or the generality of unrooted area networks as historical biogeographic hypotheses. *Journal of Biogeography* 30: 181-192.
- VERDCOURT B. 1958. - Remarks on the classification of the Rubiaceae. *Bulletin du Jardin Botanique de l'État à Bruxelles* 28: 209-281.
- VERDCOURT B. 1983. - Notes on Mascarene Rubiaceae. *Kew Bulletin* 37: 521-574.
- VIROT R. 1956. - *La végétation canaque*, Editions du Museum, Paris, 398 p.
- WAGSTAFF S.J., BAYLY M.J., GARNOCK-JONES P.J. & ALBACH D.C. 2002. - Classification, origin, and diversification of the New Zealand hebes (Scrophulariaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89: 38-63.
- WAGSTAFF S.J., DAWSON M.I., VENTER S., MUNZINGER J., CRAYN D.M., STEANE D.A. & LEMSON K.L. 2010. - Origin, diversification, and classification of the Australasian

- genus *Dracophyllum* (Richeeae, Ericaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 97: 235-258.
- WALKER J.D. & GEISSMAN J.W. 2009. - Geological Time Scale. *Geological society of America*, <http://www.geosociety.org/science/timescale/timescl.pdf>.
- WALKER T.D. & VALENTINE J.W. 1984. - Equilibrium models of evolutionary species diversity and the number of empty niches. *The American Naturalist* 124: 887-899.
- WALLACE A.R. 1876. - *The Geographical Distribution of Animals: with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface*. MacMillan, Londres, 110 p.
- WHISTLER W.A. 1986. - A revision of *Psychotria* (Rubiaceae) in Samoa. *Journal of the Arnold Arboretum* 67: 341-370.
- WHITTAKER R.J. & FERNÁNDEZ-PALACIOS J.M. 2007. - *Island biogeography*. Oxford University Press, New York, 401 p.
- WOO V.L., FUNKE M.M., SMITH J.F., LOCKHART P.J. & GARNOCK-JONES P.J. 2011. - New World of Southwest Pacific Gesneriaceae: multiple movements across and within the South Pacific. *International Journal of Plant Sciences* 172: 434-457.
- WRIGHT S.D., YONG C.G., WICHMAN S.R., DAWSON J.W. & GARDNER R.C. 2001. - Stepping stones to Hawaii: a trans-equatorial dispersal pathway for *Metrosideros* (Myrtaceae) inferred from nrDNA (ITS plus ETS). *Journal of Biogeography* 28: 769-774.
- WULFF A. 2012. - Le micro-endémisme dans un hot spot de biodiversité : approche globale sur la flore vasculaire néo-calédonienne et analyse comparative au sein du genre *Scaevola*, Université de la Nouvelle-Calédonie, Nouméa, 237 p.
- YODER A.D. & YANG Z. 2000. - Estimation of primate speciation dates using local molecular clocks. *Molecular Biology and Evolution* 17: 1081-1090.
- YODER J.B., CLANCEY E., DES ROCHES S., EASTMAN J.M. & GENTRY L. 2010. - Ecological opportunity and the origin of adaptive radiations. *Journal of Evolutionary Biology* 23: 1581-1596.
- YULE G.U. 1924. - A mathematical theory of evolution based on the conclusions of Dr. J.C. Willis. *Philosophical Transaction of the Royal Society B: Biological Sciences* 213: 21-87.
- ZACHOS J., PAGANI M., SLOAN L., THOMAS E. & BULLUPS K. 2001. - Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292: 686-693.
- ZARREI M., WILKIN P., NGROUILLE M.J., LEITCH I.J., BUERKI S., FAY M.F. & CHASE M.W. 2012. - Speciation and evolution in the *Gagea reticulata* species complex (Tulipeae; Liliaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62: 624-639.
- ZHOU L., SU Y.C.F., THOMAS D.C. & SAUNDERS R.M.K. 2012. - 'Out-of-Africa' dispersal of tropical floras during the Miocene Climatic Optimum: evidence from *Uvaria* (Annonaceae). *Journal of Biogeography* 39: 322-335.





## ANNEXES

## Annexe 1

**Echantillonnage moléculaire de l'étude.** Sont donnés : le nom des espèces incorporées et les jeux de données dans lesquels elles ont été utilisées ; la référence herbier de chaque échantillon, son origine géographique, son herbier de dépôt, et sa nature (« silica gel » ou « herbier ») ; les locus d'ADN ainsi que l'origine des séquences associées (X = séquence produite durant l'étude, GB = séquence téléchargée depuis le site internet de GenBank).

Espèce	Jeu de données					Echantillon	ndhF	rps 16	trnHpsbA	trnT-F	ITS	ETS	ncpGS	Pays	Herbier de dépôt	Nature
	Palicoureaeae	Psy-Pal	Pacifique Clade	Rubioidaeae	clade NC2											
	Chapitres II, III Article I	Chapitres II, III Article V	Chapitre II	Chapitre III Article V	Chapitre IV											
Amaracarpus grandifolius Valetton			X			Takeuchi 8926		GB						Nouvelle-Guinée	L	?
Amaracarpus kochii Valetton			X			Davis 680		GB						Nouvelle-Guinée	K	?
Amaracarpus sp. PNG			X			Drozd & Molem s.n.	X	X	X	X	X			Nouvelle-Guinée	PSF	silica gel
Amaracarpus muscifer A.C.Sm.		X	X	X		Barrabé & Tuiwawa 1109	X	X	X	X	X			Fidji	NOU	silica gel
Amaracarpus nematopodus (F.Muell.) P.I.Forst. 1	X	X	X	X		Barrabé & al. 1030	X	X	X	X	X			Australie	NOU	silica gel
Amaracarpus nematopodus (F.Muell.) P.I.Forst. 2	X	X	X	X		Pillon 1072	X	X	X	X	X			Vanuatu	NOU	silica gel
Amaracarpus nematopodus (F.Muell.) P.I.Forst. 3			X	X		Barrabé 1050 & Rigault	X	X	X	X	X			Australie	NOU	silica gel
Amaracarpus nematopodus (F.Muell.) P.I.Forst. 4			X	X		Forster 30985	X	X	X	X	X			Australie	K	silica gel
Calycosia lageniformis (Gillespie) A.C.Sm.			X	X		Callmänder 962 & al.	X	X	X	X	X			Fidji	NOU	silica gel
Calycosia cf. petiolata A.Gray		X	X	X		Buerki & al. 166	X	X	X	X	X			Fidji	NOU	silica gel
Carapichea ligularis (Rudge) Delprete	X	X	X	X		?		GB			GB			Amérique	?	?
Chassalia catatii Drake ex Bremek.	X	X	X	X		Razafimandimbison 480	GB	GB		GB	GB			Madagascar	UPS	?
Chassalia sp. 1MADA	X	X	X	X		Ramandimbimananana 140	X	X		X	X			Madagascar	K	herbarium
Chassalia sp. 1VIET	X	X	X	X		HNK 610	X	X	X	X	X			Vietnam	K	silica gel
Chassalia sp. 2MADA	X	X	X	X		Callmänder 307	X	X		X	X			Madagascar	K	herbarium
Chassalia sp. 2VIET	X	X	X	X		Briggs 114	X	X	X	X	X			Vietnam	K	silica gel
Chassalia sp. SUMA	X	X	X	X		De Kok 1297	X	X		X	X			Sumatra	K	silica gel
Chazaliella abrupta (Hiern) E.M.A.Petit & Verdc. 1	X	X	X	X		Davis 2924	X	X	X	X	X			Tanzanie	K	silica gel
Chazaliella abrupta (Hiern) E.M.A.Petit & Verdc. 2	X	X	X	X		Bremer 3081	X	X	X	X	X			Tanzanie	UPS	silica gel
Coccyzselum condalia Pers.			X	X		Pirani & Bremer 4891	GB	GB						? Amérique	SPF	?
Coelospermum monticola Baill. ex Guillaumin			X	X		ohansson 87	GB	GB		GB				Nouvelle Calédonie	S	?
Coprosma pumila Hook.f.			X	X		Forbes s.n.	GB	GB		GB				Tasmanie	S	?
Coussarea hydrangeifolia (Benth.) Benth. & Hook.f. ex Müll.Arg.			X	X		Fuentes 5504	GB	GB		GB				? Amérique	GB	?
Craterispermum sp. 2MADA	X		X	X		Razafimandimbison and Ravelonarivo 656	GB	GB		GB				Madagascar	SPF	?
Craterispermum sp. 3MADA	X		X	X		no collector name, 24169-SF	GB	GB		GB				Madagascar	P	?
Cremocarpon boivinianum Baill.		X	X	X		Mouly 696	X	X	X	X	X	X		Mayotte	P	silica gel
Cremocarpon lantzii Bremek.		X	X	X		McPherson 18327	X	X	X	X	X	X		Madagascar	MO	silica gel
Damnacanthus macrophyllus Siebold ex Miq.			X	X		Fukuoka 8792	GB	GB		GB				Japon	P	?
Danais xanthorrhoea (K.Schum.) Bremek.			X	X		Bremer 3079	GB	GB		GB				Tanzanie	UPS	?
Dolianthus vaccinioides C.H.Wright			X	X		Hopkins 680		GB		GB				Nouvelle-Guinée	L	?
Dunnia sinensis Tutcher				X		Yangchun 10, Ge et al. 2002	GB	GB		GB				Chine	?	?
Faramea crassifolia Benth.				X		Jansen-Jacobs et al. 3882		GB		GB				Guyane	GB	?
Faramea multiflora A.Rich.				X		Andersson 2041 / Bremer et al. 3331	GB	GB		GB				? Amérique	UPS	?
Faramea torquata Müll.Arg.				X		Stahl 3021		GB		GB				Equateur	GB	?
Faramea trinervia K.Schum. & Donn.Sm.				X		Gomez-Lavrito 8374		GB		GB				Costa Rica	CR	?
Gaertnera sp. MADA				X		Bremer et al. 4008	GB	GB		GB				Madagascar	UPS	?
Galium album Mill.				X		Andersson 2201 / Bremer 3321	GB	GB						? Europe	UPS	?
Geophila obvallata Didr.	X	X	X	X		?	GB	GB		GB	GB			Afrique	?	?
Geophila repens (L.) I.M.Johnst.	X	X	X	X		Munzinger 3649	X	X	X	X	X			Vanuatu	NOU	silica gel
Gynochthodes coriacea Blume				X		Ridsdale XVII.C.103	GB	GB		GB				?	L	?
Hedstromia latifolia A.C.Sm.		X	X	X		Barrabé & al. 1090	X	X	X	X	X	X		Fidji	NOU	silica gel
Hodgkinsonia frutescens C.T.White	X	X	X	X		Baba & al. 786	X	X	X	X	X	X		Australie	NOU	silica gel
Hydnophytum cf. grandiflorum Becc.			X	X		Buerki 167 & al.	X	X	X	X	X	X		Fidji	NOU	silica gel
Hydnophytum cf. longistylum Becc.	X	X		X		McPherson 19437	X	X	X	X	X	X		Vanuatu	NOU	silica gel
Hydnophytum cf. wilkinsonii Horne ex Baker			X	X		Barrabé 1071	X	X	X	X	X	X		Fidji	NOU	silica gel
Hydnophytum formicarum Jack			X	X		Andersson 2216		GB		GB	GB			?	?	?
Hydnophytum moseleyanum Becc.			X	X		s.n.		GB		GB	GB			Nouvelle-Guinée	?	?
Hydnophytum sp. AUST		X	X	X		Andersson 2217	X	X	X	X	X	X		Australie	NOU	silica gel
Hymenocoleus hirsutus (Benth.) Robbr.	X	X	X	X		s.n.		GB						Afrique	?	?

Espèce	Jeu de données					Echantillon	ndhF	rps 16	trnHpsbA	trnT-F	ITS	ETS	ncpGS	Pays	Herbier de dépôt	Nature
	Palcoureeae	Psy-Pal	Pacifique Clade	Rubioideae	clade NC2											
	Chapitres II, III Article I	Chapitres II, III Article V	Chapitre II	Chapitre III Article V	Chapitre IV											
Kohautia caespitosa Schnzl.				X		Lorence 8026	GB	GB		GB				? Afrique	UPS	?
Margaritopsis acutifolia C.Wright in Sauvalle	X	X		X		Axelius 303		X	X	GB	X			Cuba	UPS	silica gel
Margaritopsis astrellantha (Wernham) L.Andersson	X	X		X		Nepokroeff 901 / Lyon Arboretum 670244	X	X	X	X	X			Brésil	K	silica gel
Margaritopsis boliviana (Standl.) C.M.Taylor	X	X		X		Lorence 7959	X	X	X	X	X			Brésil	K	silica gel
Margaritopsis guianensis (Bremek.) C.M.Taylor	X	X		X		Nepokroeff 922 / Kiehn 940911	X	X		X	X			Brésil	K	silica gel
Margaritopsis kappleri (Miq.) C.M.Taylor	X	X		X		Nielsen 517, AAU	X	X	X	X	X	X		Brésil	K	silica gel
Mouretia larsenii Tange				X		Beusekom & al. 4743	GB	GB		GB				? Asie	P	?
Myrmecodia horrida Huxley & Jebb			X			s.n.		GB		GB	GB			Nouvelle-Guinée	?	?
Myrmecodia tuberosa Jack 1		X	X	X		Andreasen 341	X	X	X	X	X	X		Cult. Bergianska Bot Gard.	UPS	silica gel
Myrmecodia tuberosa Jack 2			X			Andersson 2217		GB		GB	GB			?	?	?
Myrmephytum selebicum (Becc.) Becc.			X			s.n.		GB		GB	GB			?	?	?
Normandia neocaledonica Hook.f.				X		Munzinger 532	GB	GB		GB				Nouvelle Calédonie	MO	?
Notopleura tapajozensis (Standl.) Bremek.	X	X		X		Zappi 869	X	X	X	X	X	X		Brésil	K	silica gel
Paederia majungensis Homolle ex Puff				X		Nilsson & al. D152	GB	GB		GB				Madagascar	UPS	?
Palcourea crocea (Sw.) Schult. in J.J.Roemer & J.A.Schultes	X	X		X		Cordiero 2736	GB	GB		GB	GB			Amérique	SP	?
Pentodon pentandrus (Schumach. & Thonn.) Vatke				X		Bremer 3082	GB	GB		GB				Zanzibar	UPS	?
Plocama pendula Aiton				X		Andreasen 1	GB	GB		GB				Canaries	UPS	?
Prismatomeris albidiflora Thwaites	X	X	X	X		Marie 89	GB	GB		GB	GB			Cambodge	P	?
Prismatomeris beccariana (Baill. ex K.Schum.) J.T.Johanss.	X	X	X	X		Ridsdale 2461	GB	GB		GB	GB			?	L	?
Psathura terniflora A.Rich. ex DC.		X		X		Coode 4698	X	X	X	X	X	X		Maurice	K	herbarium
Psychotria "buerkii" {Poullain 129}					X	Poullain 128 & Cardineau		X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
Psychotria "butinii" {Barrabé 1146a}					X	Barrabé 1146 & al.		X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
Psychotria "calosolis" {Barrabé 645}		X		X	X	Munzinger 4174	X	X	X	X	X	X		Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
Psychotria "danielii" {Barrabé 790}				X	X	Barrabé 790 & al.	X	X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
Psychotria "douarreii" {Fambart-tinel 231}				X	X	Fambart-Tinel 213	X	X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	herbarium
Psychotria "grignoniae" {Fambart-Tinel 228}				X	X	Fambart-Tinel 228				X	X			Nouvelle Calédonie	NOU	herbarium
Psychotria "hopkinsiae" {Pillon 749}				X	X	Pillon 1419		X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
Psychotria "ireniae" {Barrabé 831}		X		X	X	Munzinger 2237	X	X	X	X	X	X		Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
Psychotria "jackiae" {Barrabé 642}				X	X	Barrabé 578 & Rigault	X	X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
Psychotria "mackel" {MacKee 37178}				X	X	Barrabé 808 & Rigault	X	X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
Psychotria "mcpersonii" {MacKee 12586}				X	X	Munzinger 1622	X	X	X	X	X	X		Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
Psychotria "metamorphica" {MacKee 35597}				X	X	Barrabé 912 & al.	X	X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
Psychotria "moulli" {McPherson 6645}				X	X	Barrabé 883 & Munzinger	X	X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
Psychotria "nigotei" {Barrabé 981}				X	X	Grignon 168	X	X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
Psychotria "palciensis" {Vandrot 258}				X	X	Vandrot 258				X	X			Nouvelle Calédonie	NOU	herbarium
Psychotria "pillonii" {Barrabé 796}		X		X	X	Barrabé & al. 922	X	X	X	X	X	X		Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
Psychotria "ponciae" {Barrabé 915}				X	X	Poullain 131 & Cardineau	X	X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
Psychotria "schmidii" {Virot 1553 / Mouly 757}				X	X	Dagostini 1388 & al.	X	X	X	X	X	X		Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
Psychotria "serpentina" {Munzinger 4259}				X	X	Munzinger 4956				X	X			Nouvelle Calédonie	NOU	herbarium
Psychotria "veillonii" {Dagostini 71}				X	X	Dagostini 71			X		X	X		Nouvelle Calédonie	NOU	herbarium
Psychotria "virotii" {Virot 124}				X	X	Nigote 2 & al.		X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
Psychotria "xaracensis" {Barrabé 935 / Munzinger 4807}				X	X	Munzinger 2255		X	X	X	X	X		Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
Psychotria aff. pickeringii A.Gray			X			Barrabé 1105 & al.	X	X	X	X	X	X		Fidji	NOU	silica gel
Psychotria aff. tephrosantha A.Gray		X		X		Buerki & al. 175	X	X		X	X			Fidji	NOU	silica gel
Psychotria amboniana K.Schum.		X		X		Luke 8344	GB	GB		GB	GB			Kenya	UPS	?
Psychotria ammericola Guillaumin		X		X	X	Barrabé 590	X	X	X	X	X	X		Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
Psychotria aneityensis Guillaumin	X	X		X		Pillon 1127	X	X	X	X	X	X		Vanuatu	NOU	silica gel
Psychotria archboldiana Fosberg	X	X		X		Buerki & al. 170	X	X	X	X	X	X		Fidji	NOU	silica gel



Espèce	Jeu de données					Echantillon	ndhF	rps 16	trnHpsbA	trnT-F	ITS	ETS	ncpGS	Pays	Herbier de dépôt	Nature
	Palicoureae	Psy-Pal	Pacifique Clade	Rubioideae	clade NC2											
	Chapitres II, III Article I	Chapitres II, III Article V	Chapitre II	Chapitre III Article V	Chapitre IV											
<i>Psychotria asiatica</i> L.	X	X	X	X		Davis s.n.	x			x	x	x		Hong Kong	K	silica gel
<i>Psychotria baillonii</i> Schltr.		X		X	X	Barrabé 627	X	X	X	X	X			Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
<i>Psychotria baladensis</i> (Baill.) Guillaumin		X		X	X	Barrabé & al. 894	X	X	X	X	X			Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
<i>Psychotria belepensis</i> Barrabé & Mouly, nom. nov.					X	Barrabé 951 & al.		X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
<i>Psychotria brachylaena</i> (Baill.) Guillaumin		X		X	X	Barrabé & al. 643	X	X	X	X	X			Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
<i>Psychotria brackenridgei</i> A.Gray			X			Barrabé 1127 & al.	X	X	X	X	X			Fidji	NOU	silica gel
<i>Psychotria calliantha</i> (Baill.) Guillaumin					X	Munzinger 4871		X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
<i>Psychotria calorhamnus</i> (Baill.) Guillaumin ex Däniker					X	Barrabé 752 et al.		X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
<i>Psychotria calothyrsa</i> (Baill.) Guillaumin		X		X	X	Barrabé 688	X	X	X	X	X			Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
<i>Psychotria calycosa</i> A.Gray			X			Barrabé 1130 & al.	X	X	X	X	X			Fidji	NOU	silica gel
<i>Psychotria camptopus</i> Verdc.	X	X	X	X		Maurin 38	x	x	x	x	x	x		Cameroun	K	silica gel
<i>Psychotria canalensis</i> (Baill.) Guillaumin					X	Munzinger 4872		X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
<i>Psychotria cardiochlamys</i> (Baill.) Schltr. 1		X		X	X	Barrabé & Rigault 579	X	X	X	X	X			Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
<i>Psychotria cardiochlamys</i> (Baill.) Schltr. 2		X		X		Dagostini & al. 1439		X	X	X	X			Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
<i>Psychotria carnea</i> (G.Forst.) A.C.Sm. 1	X	X		X		Barrabé & Tuiwawa 1113	x	x	x	x	x	x		Fidji	NOU	silica gel
<i>Psychotria carnea</i> (G.Forst.) A.C.Sm. 2	X	X		X		Barrabé & al. 1123	x	x	x	x	x	x		Fidji	NOU	silica gel
<i>Psychotria cf. araiosantha</i> A.C.Sm. & S.P.Darwin		X		X		Barrabé & al. 1135	X	X	X	X	X	X		Fidji	NOU	silica gel
<i>Psychotria cf. confertiflora</i> A.C.Sm.		X		X		Barrabé & Tuiwawa 1110	X	X	X	X	X	X		Fidji	NOU	silica gel
<i>Psychotria cf. crassiflora</i> Fosberg			X			Munzinger 6508 & al.	X	X	X	X	X	X		Fidji	NOU	silica gel
<i>Psychotria cf. impercepta</i> A.C.Sm. & S.P.Darwin			X			Barrabé 1086 & al.	X	X	X	X	X	X		Fidji	NOU	silica gel
<i>Psychotria cf. impercepta</i> A.C.Sm. & S.P.Darwin	X	X		X		Barrabé & al. 1086	x	x	x	x	x	x		Fidji	NOU	silica gel
<i>Psychotria cf. imthurnii</i> Turrill			X			Buerki 169 & al.	X	X	X	X	X	X		Fidji	NOU	silica gel
<i>Psychotria cf. rufocalyx</i> Fosberg			X			Barrabé 1111 & Tuiwawa	X	X	X	X	X			Fidji	NOU	silica gel
<i>Psychotria cf. storckii</i> Seem.			X			Barrabé 1125 & al.	X	X	X	X	X	X		Fidji	NOU	silica gel
<i>Psychotria cf. tephrosantha</i> A.Gray		X		X		Buerki & al. 171	X	X	X	X	X	X		Fidji	NOU	silica gel
<i>Psychotria cf. trichostoma</i> Merr. & L.M.Perry	X	X		X		Pillon 1057	x	x	x	x	x	x		Vanuatu	NOU	silica gel
<i>Psychotria cf. vaccinioides</i> Valetton			X			Willis 254	X	X	X	X	X	X		Nouvelle-Guinée	K	herbarium
<i>Psychotria cf. vaccinioides</i> Valetton 1		X	X	X		John 10072	X	X	X	X	X	X		Nouvelle-Guinée	K	herbarium
<i>Psychotria coelospermum</i> F.M.Bailey		X		X		Barrabé & Rigault 1056	X	X	X	X	X	X		Australie	NOU	silica gel
<i>Psychotria collina</i> Labill.	X	X	X	X		Barrabé & al. 698	x	x	x	x	x	x		Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
<i>Psychotria comptonii</i> S.Moore		X		X		Barrabé & Rigault 1014	X	X	X	X	X	X		Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
<i>Psychotria coptosperma</i> (Baill.) Guillaumin					X	Dagostini 1605 & Rigault		X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
<i>Psychotria dallachiana</i> Benth. 1		X		X		Barrabé & Rigault 1048	X	X	X	X	X	X		Australie	NOU	silica gel
<i>Psychotria dallachiana</i> Benth. 2		X		X		Barrabé & Rigault 1053	X	X	X	X	X	X		Australie	NOU	silica gel
<i>Psychotria daphnoides</i> A.Cunn. ex Hook. var. <i>angustifolia</i> Benth.		X		X		Barrabé & Rigault 1039	X	X	X	X	X	X		Australie	NOU	silica gel
<i>Psychotria daphnoides</i> A.Cunn. ex Hook. var. <i>daphnoides</i>		X		X		Baba & al. 704	X	X	X	X	X	X		Australie	NOU	silica gel
<i>Psychotria declieuxioides</i> S.Moore		X		X		Barrabé & Nigote 937	X	X	X	X	X	X		Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
<i>Psychotria deverdiana</i> Guillaumin					X	Barrabé 920 & al.		X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
<i>Psychotria eminiiana</i> (Kuntze) E.M.A.Petit		X		X		Gereau 5795	X	X	X	X	X	X		Tanzanie	MO	silica gel
<i>Psychotria exillis</i> A.C.Sm.		X		X		Barrabé & al. 1119	X	X	X	X	X	X		Fidji	NOU	silica gel
<i>Psychotria faguettii</i> (Baill.) Schltr.		X		X		Barrabé & al. 820	X		X	X	X	X		Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
<i>Psychotria faguettii</i> (Baill.) Schltr.					X	Barrabé 591		X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
<i>Psychotria ferdinandmuelleri</i> Guillaumin					X	Barrabé 744 ?		X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel
<i>Psychotria fitzalanii</i> Benth.		X		X	X	Barrabé & Rigault 1057	X	X	X	X	X	X		Australie	NOU	silica gel
<i>Psychotria flava</i> Oerst. ex Standl.		X		X		Chase 2268	X	X	X	X	X	X		Mexique	K	silica gel
<i>Psychotria forsteriana</i> A.Gray	X	X		X		Buerki & al. 162	x	x	x	x	x	x		Fidji	NOU	silica gel

Espèce	Jeu de données					Echantillon	ndhF	rps 16	trnHpsbA	trnT-F	ITS	ETS	ncpGS	Pays	Herbier de dépôt	Nature
	Palicoureeae	Psy-Pal	Pacifique Clade	Rubioideae	clade NC2											
	Chapitres II, III Article I	Chapitres II, III Article V	Chapitre II	Chapitre III Article V	Chapitre IV											
Psychotria frondosa S.Moore		X		X	X	Barrabé & al. 689	X	X	X	X	X		Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria furcans Fosberg			X			Barrabé 1097 & al.	X	X	X	X	X		Fidji	NOU	silica gel	
Psychotria fuscopilosa Schltr.					X	Munzinger 1302		X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria gabriellae (Baill.) Guillaumin		X		X	X	Barrabé & Nigote 946	X	X	X	X	X		Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria gibbsiae S.Moore			X			Barrabé 1108 & al.	X	X	X	X	X		Fidji	NOU	silica gel	
Psychotria gneissica S.Moore		X		X	X	Poullain & Cardineau 127	X	X	X	X	X		Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria goniocarpa (Baill.) Guillaumin		X		X	X	Barrabé 586	X	X	X	X	X		Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria grandis Sw.	X	X	X	X		Taylor 11745	X	X	X	X	X		Caribes	MO	silica gel	
Psychotria guillauminiana Barrabé & Mouly, nom. nov.					X	Munzinger 4510 & al.		X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria hawaiiensis (A.Gray) Fosberg		X	X	X		Pillon 1425	X	X	X	X	X		Hawaii	NOU	silica gel	
Psychotria hivaona Fosberg		X	X	X		Meyer 3071	X	X	X	X	X		Polynésie Française	PAP	silica gel	
Psychotria holtzii (K.Schum.) E.M.A.Petit		X		X		Luke 8342		GB		GB	GB		Kenya	UPS	?	
Psychotria hootmawaapensis Barrabé & J.Florence, nom. nov.					X	Tronchet 384		X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria ianthina Guillaumin					X	Barrière 72		X	X	X	X		Nouvelle Calédonie	NOU	herbarium	
Psychotria imthurnii Turrill			X			Barrabé 1067	X	X		X	X		Fidji	NOU	silica gel	
Psychotria insularum A.Gray 1		X	X	X		Pillon 909	X	X	X	X	X		Wallis & Futuna	NOU	silica gel	
Psychotria insularum A.Gray 2			X			Lorence 8026		GB		GB	GB		Samoa	PTBG	?	
Psychotria iteophylla Stapf			X			Axellius 303		GB		GB			Bornéo	S	?	
Psychotria iteophylla Stapf		X		X		Axellius 303		GB		GB			Bornéo	S	?	
Psychotria kaduana (Cham. & Schtdl.) Fosberg			X			Nepokroeff 901 / Lyon Arboretum 670244		GB		GB	GB	GB	Hawaii	?	?	
Psychotria kirkii Hiern		X		X		Bremer 3102	GB	GB		GB	GB		Cult. Uppsala Bot. Gard.	UPS	?	
Psychotria lepiniana (Baill. ex Drake) Drake	X	X		X		Nadeaud 345	X	X	X	X	X	X	Polynésie Française	P	herbarium	
Psychotria leptothyrsa Miq.	X	X		X		Drozd & Molem s.n		X	X	X	X	X	Nouvelle-Guinée	CBSF	silica gel	
Psychotria leratii Guillaumin		X		X	X	Dagostini & al. 1567	X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria lolokiensis S.Moore			X			Hopkins 1068	X	X	X	X	X	X	Nouvelle-Guinée	K	herbarium	
Psychotria loniceroides Sieber ex DC.		X		X		Barrabé & Rigault 1042	X	X	X	X	X	X	Australie	NOU	silica gel	
Psychotria lorentzii Valetton		X		X		Puradyatmika 10460	X	X	X	X	X	X	Nouvelle-Guinée	K	herbarium	
Psychotria lyciflora (Baill.) Guillaumin	X	X		X		Barrabé & Barriole 747	X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria macroglossa (Baill.) Guillaumin		X		X	X	Barrabé & Rigault 573	X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria mapourioides DC.		X		X		Merello 1711		X	X	X	X	X	Caribes	MO	silica gel	
Psychotria marchionica Drake			X			Meyer 14/08/2007	X	X	X	X	X	X	Polynésie Française	PAP	silica gel	
Psychotria mariana Bartl. ex DC.			X			Lorence 7959		GB		GB	GB	GB	Iles Mariannes	PTBG	?	
Psychotria mariniana (Cham. & Schtdl.) Fosberg			X			Nepokroeff 922 / Kiehn 940911		GB		GB	GB	GB	Hawaii	?	?	
Psychotria micralabastra (Lauterb. & K.Schum.) Valetton 1		X	X	X		Takeuchi 16163	X	X	X	X	X	X	Nouvelle-Guinée	K	herbarium	
Psychotria micralabastra (Lauterb. & K.Schum.) Valetton 2			X			Drozd & Molem s.n.	X	X	X	X	X	X	Nouvelle-Guinée	PSF	silica gel	
Psychotria micrococca (Lauterb. & K.Schum.) Valetton		X		X		Drozd & Molem s.n.	X	X	X	X	X	X	Nouvelle-Guinée	PSF	silica gel	
Psychotria microglossa (Baill.) Guillaumin		X		X	X	Barrabé 585	X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria micromyrtus (Baill.) Schltr.				X	X	Barrabé 801 & Rigault	X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria milnei (A.Gray) K.Schum.		X	X	X		Pillon 551	X	X	X	X	X	X	Vanuatu	NOU	silica gel	
Psychotria monanthos (Baill.) Schltr.		X		X	X	Pillon 1370	X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria montrouzieri Barrabé & J.Florence, nom. nov.					X	Barrabé 955 & al.		X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria mumfordiana F.Br.			X			Meyer 22/08/2007	X	X	X	X	X	X	Polynésie Française	PAP	silica gel	
Psychotria nacdado Guillaumin		X		X	X	McPherson 19478	X	X	X	X	X	X	Vanuatu	NOU	silica gel	
Psychotria nekouana (Baill.) Guillaumin				X	X	Barrabé 878 & Pillon		X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria nummularioides Baill. ex Guillaumin		X		X	X	Rigault & Barrabé 144	X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria oleoides (Baill.) Schltr.	X	X	X	X		Barrabé & Rigault 658	X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	



Espèce	Jeu de données					Echantillon	ndhF	rps 16	trnHpsbA	trnT-F	ITS	ETS	ncpGS	Pays	Herbier de dépôt	Nature
	Palicoureeae	Psy-Pal	Pacifique Clade	Rubiioideae	clade NC2											
	Chapitres II, III Article I	Chapitres II, III Article V	Chapitre II	Chapitre III Article V	Chapitre IV											
Psychotria oua-tilouensis Guillaumin				X	X	Barrabé 863 & al.		X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria oubatchensis Schltr.				X	X	Mouly 22		X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria pancheri (Baill.) Schltr.				X	X	Barrabé 692 & al.		X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria pandurata Verdc.		X		X	X	Davis 2915	X	X	X	X	X	X	Tanzanie	K	silica gel	
Psychotria parkeri Baker	X	X	X	X	X	Maurin 132	X	X	X	X	X	X	Madagascar	K	silica gel	
Psychotria parvula A.Gray		X		X	X	Tuiwawa & al. 4936	X	X	X	X	X	X	Fidji	SUVA	silica gel	
Psychotria phaeochlamys (Lauterb. & K.Schum.) Valetton			X			Sands 7207	X	X	X	X	X	X	Nouvelle-Guinée	K	herbarium	
Psychotria pininsularis Guillaumin					X	Munzinger 6154	X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria poeppigiana Müll.Arg.	X	X		X		Bremer 3330	GB	GB			GB		Equateur	UPS	?	
Psychotria poissoniana (Baill.) Guillaumin ex S.Moore		X		X	X	Munzinger 5156	X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria pollostemma Benth.		X		X		Barrabé & Rigault 1058	X	X	X	X	X	X	Australie	NOU	silica gel	
Psychotria pritchardii Seem.		X	X	X		Barrabé & al. 1124	X	X	X	X	X	X	Fidji	NOU	silica gel	
Psychotria pseudomicrodaphne Guillaumin					X	Dagostini 1445 & al.		X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria pubituba S.Moore					X	Mouly 18		X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria pulchrebracteata Guillaumin					X	Barrabé 900 & al.		X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria raivavaensis Fosberg		X	X	X		Meyer 3088	X	X	X	X	X	X	Polynésie Française	PAP	silica gel	
Psychotria roseotincta S.Moore					X	Barrabé 907 & al.		X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria rubefacta (S.Moore) Guillaumin					X	Barrabé 1136 & al.	X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria rupicola (Baill.) Schltr. 1		X		X		Barrabé & al. 547	X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria rupicola (Baill.) Schltr. 2		X		X	X	Barrabé & Rigault 662	X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria rupicola (Baill.) Schltr. 3		X		X		Barrabé & Rigault 655	X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria saltiensis (S.Moore) Guillaumin					X	Barrabé 634 & al.		X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria samoana K.Schum.	X	X		X		Bristol 2128	X	X	X	X	X	X	Samoa	K	herbarium	
Psychotria sarmentosa Blume 1		X		X		Jacobs		GB			GB		Sumatra	C	?	
Psychotria sarmentosa Blume 2		X		X		Boeea 6609		GB			GB		Bornéo	S	?	
Psychotria schaeferi Lorence & Wagner			X			Meyer 22/08/2007	X	X	X	X	X	X	Polynésie Française	PAP	silica gel	
Psychotria schlechteriana K.Krause	X	X	X	X	X	Barrabé & al. 712	X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria schliebenii E.M.A.Petit		X		X		Luke 8348	GB	GB		GB	GB		Kenya	UPS	?	
Psychotria schumanniana Schltr.					X	Barrabé 908 & al.		X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria semperflorens (Pancher ex Beauvis.) Guillaumin					X	Pillon 504		X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria serpens L.		X		X		Xuejun s.n.	X	X	X	X		X	Chine	K	silica gel	
Psychotria sp. 1AUST	X	X		X		Weston 888	X	X	X	X	X	X	Australie	(Syd. Bot. Gard. 862980)	silica gel	
Psychotria sp. 1FIJI	X	X	X	X		Barrabé 1060	X	X	X	X	X	X	Fidji	NOU	silica gel	
Psychotria sp. 1HAWA			X			Pillon s.n.		X	X	X	X	X	Hawaii	University of Hilo	silica gel	
Psychotria sp. 1NC	X	X		X		Munzinger 4963	X	X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria sp. 1PNG		X	X	X		De Kok 1157	X	X	X	X	X	X	Nouvelle-Guinée	K	silica gel	
Psychotria sp. 1TAHI			X			Meyer 03/08/2007	X	X	X	X	X	X	Polynésie Française	PAP	silica gel	
Psychotria sp. 1THAI		X		X		Larsen & al. 43366	X	X	X	X	X	X	Thaïlande	P	herbarium	
Psychotria sp. 1VANU	X	X		X		McPherson 19425	X	X	X	X	X	X	Vanuatu	NOU	silica gel	
Psychotria sp. 1VIET	X	X		X		Davis 4031	X	X	X	X	X	X	Vietnam	K	silica gel	
Psychotria sp. 2AUST		X		X	X	Barrabé & al. 1032	X	X	X	X	X	X	Australie	NOU	silica gel	
Psychotria sp. 2FIJI		X	X	X		Barrabé & al. 1100	X	X	X	X	X	X	Fidji	NOU	silica gel	
Psychotria sp. 2HAWA			X			Pillon s.n.		X	X	X			Hawaii	University of Hilo	silica gel	
Psychotria sp. 2PNG		X		X	X	De Kok 1159	X	X	X	X	X	X	Nouvelle-Guinée	K	silica gel	
Psychotria sp. 2TAHI			X			Mouly 372	X	X	X	X	X	X	Polynésie Française	P	silica gel	
Psychotria sp. 2THAI		X		X		Larsen & al. 43407	X	X	X	X	X	X	Thaïlande	P	herbarium	



Espèce	Jeu de données					Echantillon	ndhF	rps16	trnHpsbA	trnT-F	ITS	ETS	ncpGS	Pays	Herbier de dépôt	Nature
	Palicoureae	Psy-Pal	Pacifique Clade	Rubioideae	clade NC2											
	Chapitres II, III Article I	Chapitres II, III Article V	Chapitre II	Chapitre III Article V	Chapitre IV											
Psychotria sp. 2VANU		X	X	X		Pillon 563	X	X	X	X	X		Vanuatu	NOU	silica gel	
Psychotria sp. 2VIET	X	X	X	X		HNK 614	X	X	X	X	X		Vietnam	K	silica gel	
Psychotria sp. 3AUST		X		X	X	Barrabé & Rigault 1035	X	X	X	X	X		Australie	NOU	silica gel	
Psychotria sp. 3FIJI		X	X	X		Buerki & al. 161	X	X	X	X	X		Fidji	NOU	silica gel	
Psychotria sp. 3PNG		X		X		De Kok 1179	X	X	X	X	X		Nouvelle-Guinée	K	silica gel	
Psychotria sp. 3TAHI			X			Mouly 488	X	X	X	X	X		Polynésie Française	P	silica gel	
Psychotria sp. 3VANU		X	X	X		Pillon 1117	X	X	X	X	X		Vanuatu	NOU	silica gel	
Psychotria sp. 3VIET		X		X		Briggs 98	X	X	X	X	X		Vietnam	K	silica gel	
Psychotria sp. 4AUST		X		X		Barrabé & Rigault 1034	X	X	X	X	X		Australie	NOU	silica gel	
Psychotria sp. 4FIJI			X			Barrabé 1087 & al.	X	X	X	X	X		Fidji	NOU	silica gel	
Psychotria sp. 4PNG		X		X		Bau LAE 88424	X	X	X	X	X		Nouvelle-Guinée	K	herbarium	
Psychotria sp. 4VANU			X			Pillon 564	X	X		X	X		Vanuatu	NOU	silica gel	
Psychotria sp. 4VIET		X		X		HNK 2274	X	X	X	X	X		Vietnam	K	silica gel	
Psychotria sp. 5FIJI			X			Barrabé 1095 & al.	X	X	X	X	X		Fidji	NOU	silica gel	
Psychotria sp. 5PNG		X		X		Sands 7317	X	X	X	X	X		Nouvelle-Guinée	K	herbarium	
Psychotria sp. 5VIET		X		X		HNK 2625	X	X	X	X	X		Vietnam	K	silica gel	
Psychotria sp. 6PNG		X		X		Johns 10343	X	X	X	X	X		Nouvelle-Guinée	K	herbarium	
Psychotria sp. 7PNG		X		X		Edwards 4052	X	X	X	X	X		Nouvelle-Guinée	K	herbarium	
Psychotria sp. 8PNG		X	X	X		Johns 8721	X	X	X	X	X		Nouvelle-Guinée	K	herbarium	
Psychotria sp. 9PNG			X			Puradyatmika 10440	X	X	X	X	X		Nouvelle-Guinée	K	herbarium	
Psychotria sp. BRAZ		X		X		Zappi 978	X	X	X	X	X		Brésil	K	silica gel	
Psychotria spachiana (Baill.) Guillaumin ex Barrabé & Mouly, comb. nov.					X	Barrabé 1025 & Rigault		X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria speciosa G.Forst.			X			Meyer 3161	X	X	X	X	X		Polynésie Française	PAP	silica gel	
Psychotria submontana Domin		X		X		Barrabé & al. 1044		X	X	X	X		Australie	NOU	silica gel	
Psychotria taviuniensis Gillespie			X			Barrabé 1118 & al.	X	X	X	X	X		Fidji	NOU	silica gel	
Psychotria temehaniensis J.W.Moore		X	X	X		Mouly 403	X	X	X	X	X		Polynésie Française	P	silica gel	
Psychotria toninensis S.Moore					X	Barrabé 708 & al.		X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria trisulcata (Baill.) Guillaumin		X		X	X	Barrabé & al. 902	X	X	X	X	X		Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria vieillardii (Baill.) Guillaumin					X	Barrabé 896 & al.		X	X	X	X	X	Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Psychotria wagapensis Guillaumin		X		X	X	Barrabé & al. 833	X	X	X	X	X		Nouvelle Calédonie	NOU	silica gel	
Readea membranacea Gillespie	X	X		X		Barrabé & al. 1093	X	X	X	X	X		Fidji	NOU	silica gel	
Rudgea stipulacea (DC.) Steyererm.	X	X		X		Zappi 986	X	X	X	X	X		Brésil	K	silica gel	
Schizocolea linderi (Hutch. & Dalziel) Bremek.				X		Adam 789	GB	GB		GB			Libéria	P	?	
Schradera subandina K.Krause				X		Clark & Watt 878	GB	GB		GB			?	QCNE	?	
Sherardia arvensis L.				X		K. Andreassen 345 / Wallander 51	GB	GB		GB			? / Italie	SBT	?	
Squamellaria imberbis (A.Gray) Becc. 2			X			Barrabé 1129 & al.	X	X	X	X	X		Fidji	NOU	silica gel	
Squamellaria imberbis (A.Gray) Becc. 1		X	X	X		Barrabé & al. 1099	X	X	X	X	X		Fidji	NOU	silica gel	
Streblosa aff. myriocarpa Merr.			X			Nielsen 517, AAU		GB		GB	GB		Bornéo	AAU	?	
Theligonum cynocrambe L.				X		Reutersward & Forsslund 2	GB	GB		GB			?	S	?	
Triainolepis mandrarensis Homolle ex Bremek.				X		Razafimandimbison 521	GB	GB		GB			Madagascar	UPS	?	
Trigonopyren sp. MADA		X		X		Razanajatovo 146	X		X	X	X		Madagascar	K	herbarium	

## Annexe 2

**Caractéristiques des analyses phylogénétiques effectuées à partir des cinq jeux de données étudiés.** Pour chaque jeu de données sont procurés : le nombre d'espèces incorporées (groupes externe et interne), le nombre de sites nucléotidiques inclus par locus d'ADN, le paramétrage des analyses de mesures entropiques sous le logiciel BMGE pour chaque locus d'ADN (similaire d'une reconstruction phylogénétique à l'autre de l'étude : le type de matrice de similarité ; la valeur seuil en-dessous de laquelle les régions indel sont conservées, « GAP cut-off » ; le type de fenêtre d'exploration utilisée, « sliding window »), les modèles d'évolution de chaque locus d'ADN calculés sous le logiciel jmodeltest, le paramétrage des analyses phylogénétique sous Inférence Bayésienne.

	Jeu de données																																
	Palicoureeae	Psy-Pal	Pacifique Clade	Rubioideae	clade NC2																												
<b>Chapitres et Articles concernés</b>	Chapitres II, III Article I	Chapitres II, III Article V	Chapitre II	Chapitre III Article V	Chapitre IV																												
<b>Nombre d'espèces</b>																																	
Groupe externe	4	2	4	29	6																												
Groupe interne	52	148	85	82	71																												
Total	56	150	89	111	77																												
<b>Nombre de sites nucléotidiques inclus</b>																																	
ETS		407	501		419																												
ITS	702	690	696		688																												
<i>ncpGS</i>					713																												
<i>ndhF</i>	2040	2043	2043	2043																													
<i>trnHpsbA</i>	324	388	342		445																												
<i>trnTF</i>	1770	1658	1602	1600	1652																												
<i>rps 16</i>	863	747	719	705	775																												
Total	5699	5933	5903	4849	4692																												
<b>Analyses BMGE</b>	<table border="1"> <thead> <tr> <th>ETS</th> <th>ITS</th> <th><i>ncpGS</i></th> <th><i>ndhF</i></th> <th><i>trnHpsbA</i></th> <th><i>trnTF</i></th> <th><i>rps 16</i></th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>PAM 250</td> <td>PAM 250</td> <td>PAM 250</td> <td>PAM 250</td> <td>PAM 250</td> <td>PAM 250</td> <td>PAM 250</td> </tr> <tr> <td>0.2</td> <td>0.2</td> <td>0.2</td> <td>0.2</td> <td>0.75</td> <td>0.75</td> <td>0.75</td> </tr> <tr> <td>1</td> <td>1</td> <td>1</td> <td>3</td> <td>1</td> <td>1</td> <td>1</td> </tr> </tbody> </table>					ETS	ITS	<i>ncpGS</i>	<i>ndhF</i>	<i>trnHpsbA</i>	<i>trnTF</i>	<i>rps 16</i>	PAM 250	PAM 250	PAM 250	PAM 250	PAM 250	PAM 250	PAM 250	0.2	0.2	0.2	0.2	0.75	0.75	0.75	1	1	1	3	1	1	1
ETS	ITS	<i>ncpGS</i>	<i>ndhF</i>	<i>trnHpsbA</i>	<i>trnTF</i>	<i>rps 16</i>																											
PAM 250	PAM 250	PAM 250	PAM 250	PAM 250	PAM 250	PAM 250																											
0.2	0.2	0.2	0.2	0.75	0.75	0.75																											
1	1	1	3	1	1	1																											
Matrice de similarité																																	
GAP cut-off																																	
Sliding window																																	
<b>Modèles d'évolution</b>																																	
ETS		GTR+I+G		HKY+I+G		SYM+I+G																											
ITS	SYM+G	GTR+G		GTR+I+G		F81+I+G																											
<i>ncpGS</i>						K80+I																											
<i>ndhF</i>	GTR+I+G	GTR+G		GTR+I+G	SYM+G																												
<i>trnHpsbA</i>	GTR+I+G	F81+G		GTR+I+G		F81+G																											
<i>trnTF</i>	GTR+G	F81+G		F81+G	F81+I+G	GTR+I+G																											
<i>rps 16</i>	SYM+I+G	SYM+I+G		F81+I	F81+G	F81+G																											
<b>Analyses Bayésiennes</b>																																	
Nombre de réplicats des analyses	3	2			2	2																											
Nombre de générations total (millions)	25	25		25	25	25																											
Nombre de générations échantillonnées	1000	1000		1000	1000	1000																											
Nombre de générations de la phase du "burnin" (millions)	1	5		2.5	5	5																											

## Annexe 3

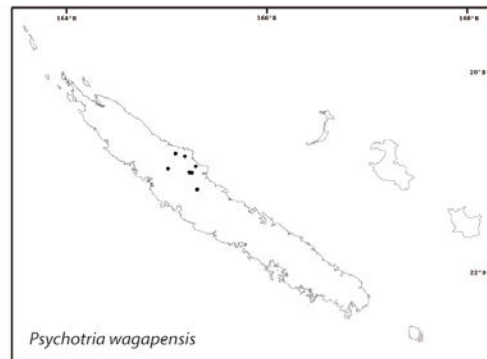
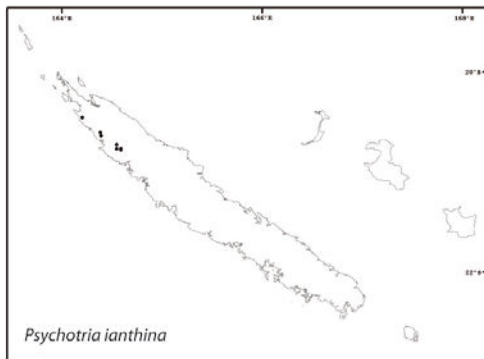
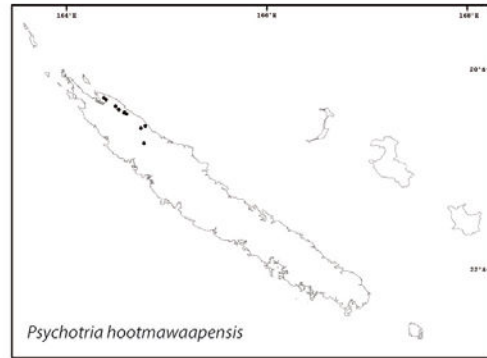
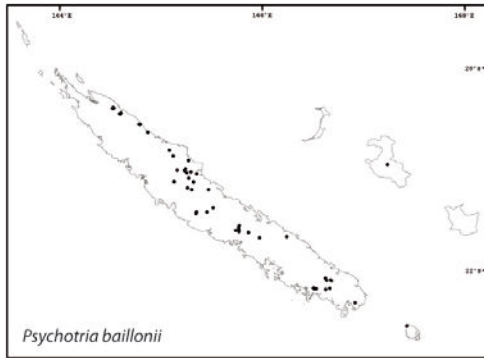
**Caractéristiques écologiques de chaque espèce néo-calédonienne appartenant aux *Psychotria* clade NC2.** Sont donnés : la lignée à laquelle elles appartiennent, les formations végétales dans lesquelles elles sont présentes, leurs gammes altitudinales et pluviométriques, les substrats géologiques sur lesquels elles croissent.

Lignée	Espèce	Formations végétales			Altitudes				Substrats géologiques			Pluviométries				
		Forêt humide	Forêt sclérophylle	Maquis Minier	Gamme altitudinale (m)	Altitude moyenne (m)	0-350 m	350-850 m	850-1628 m	vulcano-sédimentaires	ultramafiques	calcaires coralliens	Gamme pluviométrique (mm / an)	Pluviométrie moyenne (mm / an)	380-1250 mm / an	1250-2000 mm / an
lignée bailionii	Psychotria bailionii Schtr.	x			0-800	418	x	x			x	1800-4000	2700		x	x
	Psychotria hootmawaensis Barrabé & J.Florence, nom. nov.	x			400-900	583				x		2000-4010	2334			x
	Psychotria lanthina Guillaumin			x	200-1000	600	x	x	x			1250-2000	1836		x	x
	Psychotria wagapensis Guillaumin	x			300-700	438				x		2000-3500	2846			x
lignée calothyrsa	Psychotria brachytaena (Baill.) Guillaumin	x		x	0-200	60	x			x	x	1600-3000	2200		x	x
	Psychotria calothyrsa (Baill.) Guillaumin	x			0-700	330		x		x		2000-3000	2556			x
lignée cardiochlamys	Psychotria cardiochlamys (Baill.) Schtr.	x			0-900	353	x	x			x	1250-4000	2140		x	x
	Psychotria "veltoni" (Dagostini 71)			x	400-500	400		x				2000	2000		x	x
lignée faguettii	Psychotria "buerki" (Foullan 129)	x			1100-1628	1339			x			4000-4010	4001			x
	Psychotria "butini" (Barrabé 1148a)	x			700-1100	780		x				2500-3000	2900			x
	Psychotria "calcosola" (Barrabé 645)	x			0-800	185	x	x			x	(1000-)1250-1500-(2000)	1404		x	x
	Psychotria faguettii (Baill.) Schtr.	x			100-1000	521	x	x	x	x		(1500-)2000-4010	2674			x
	Psychotria fuscospissa Schtr.	x			800-1400	1057				x		(2000-)2500-4010	3253			x
	Psychotria "mcpersonii" (MacKee 12586)	x			500-1100	737		x	x	x		(1500-)2000-4010	3081			x
	Psychotria "mouli" (McPherson 6645)	x			500-1000	773		x	x	x		2000-3000	2567			x
	Psychotria oubatchensis Schtr.	x			500-1500	789		x	x	x		(1500-)2000-4000	2972			x
	Psychotria "paicensis" (Vandrot 256)	x			900-1000	900					x	3000	3000			x
	Psychotria pancheri (Baill.) Schtr.	x			0-1300	587	x	x	x	x	x	2000-4000	2721			x
	Psychotria "pilioni" (Barrabé 798)	x			0-1100	331	x	x	x	x		(1250-)1500-3000	2221		x	x
	Psychotria "ponciae" (Barrabé 915)	x			800-1628	1088			x	x		2000-4010	2721			x
	Psychotria pulchrebracteata Guillaumin	x			400-1200	610		x	x	x		3000-4000	3550			x
	Psychotria nubifera (S. Moore) Guillaumin	x			0-2200	269	x	x	x			2000-4000	2688			x
	Psychotria "schmidii" (Vrot 1553 / Mouly 757)	x			0-800	231	x	x			x	2000-4000	3078			x
	Psychotria schumanniana Schtr.	x			500-1100	768		x	x	x		1500-4000	2840		x	x
Psychotria toniensis S. Moore	x			400-1200	761		x	x	x		(1500-)2000-3500	2833			x	
Psychotria veltardii (Baill.) Guillaumin	x			400-1000	540		x	x	x		(1500-)2000-4010	2851			x	
Psychotria "virotii" (Vrot 124)	x			100-1300	450	x	x	x			3000-4010	3157			x	
lignée gabrieliae	Psychotria calorhamnus (Baill.) Guillaumin ex Däniker		x		0-800	78	x	x			x	1000-1500-(2000)	1352	x	x	x
	Psychotria canalensis (Baill.) Guillaumin	x			0-700	184	x	x		x		(1500-)2000-3000	2316			x
	Psychotria "diouarre" (Fambart-Tine1 231)		x		0-100	0	x				x	1500	1500		x	x
	Psychotria fernandinomueleri Guillaumin		x		100-600	187	x	x			x	2000-(2900)	2085			x
	Psychotria frondosa S. Moore	x			200-900	525		x		x		2000-3500	2625			x
	Psychotria gabrieliae (Baill.) Guillaumin	x			0-1500	508	x	x	x			1250-4010	2523		x	x
	Psychotria guillauminiana Barrabé & Mouly, nom. nov.		x		0-700	343	x	x				(1000-)1500-2500	2143		x	x
	Psychotria "hopkinsiae" (Pillon 1419 / Pilon 1420)	x			100-200	100	x			x		2500	2500			x
	Psychotria "jaffrei" (Jaffré 962)	x			100-700	350	x	x			x	1250-2000	1625		x	x
	Psychotria oua-tlouensis Guillaumin		x		0-400	160	x				x	1500-2500	2000		x	x
	Psychotria pinisularis Guillaumin		x		100-200	100	x				x	1250-1500	1375			x
	Psychotria semperlorens (Pancher ex Beauvis.) Guillaumin	x	x		0-1000	227	x	x	x	x		1000-3500	2266	x	x	x
Psychotria "serpentina" (Munzinger 4259)		x		200-900	500	x	x				1250-1500	1375		x	x	
Psychotria "fontoutaensis" (MacKee 30740)		x		0-100	0	x					1000	1000	x		x	
Psychotria belepensis Barrabé & Mouly, nom. nov.		x		200-300	200	x					1500-2000	1938		x	x	
lignée gonlocarpa	Psychotria amaruensis Guillaumin	x			500-800	600		x		x		1500-2000	1750		x	x
	Psychotria gnetisica S. Moore	x			800-1500	1075			x	x		3000-4000	3875			x
	Psychotria gonlocarpa (Baill.) Guillaumin	x			100-1000	405	x	x	x		x	1500-4010	2818		x	x
Psychotria roseincta S. Moore		x		300-1100	730		x	x			(1500-)2000-4010	3061			x	
lignée microglossa	Psychotria microglossa (Baill.) Guillaumin	x			0-800	313	x	x		x		(1000-)1250-3500	2275		x	x
	Psychotria microglossa (Baill.) Guillaumin	x			100-1100	422	x	x	x			(1500-)2000-4010	2887			x
lignée monanthos	Psychotria bouraliensis Guillaumin		x		200-500	300	x	x		x		1500-2500	2000		x	x
	Psychotria callantha (Baill.) Guillaumin		x		400-700	533						2000-2500	2333			x
	Psychotria coptosperma (Baill.) Guillaumin		x	x	0-1000	151	x	x	x		x	1000-2500	1433		x	x
	Psychotria "danieli" (Barrabé 790)		x		0-100	0	x					1250	1250		x	x
	Psychotria deverdiana Guillaumin		x	x	0-100	0	x				x	750-1500	1050	x	x	x
	Psychotria "thyschii" (Schmid 2961)		x		300-400	300	x					1250	1250	x	x	x
	Psychotria "grignonias" (Fambart-Tine1 228)		x	x	700-800	700		x				2000	2000		x	x
	Psychotria "jackia" (Barrabé 642)		x		0-300	129		x			x	1500-2500	1875		x	x
	Psychotria lycodes (Baill.) Guillaumin		x		100-200	100	x					1000	1000		x	x
	Psychotria "macker" (MacKee 37178)		x		100-1000	571	x	x	x			1250-2000	1643		x	x
	Psychotria micromyrtus (Baill.) Schtr.		x		0-900	243	x	x				1250-2500	1696		x	x
	Psychotria monanthos (Baill.) Schtr.		x		0-1100	330	x	x	x			1500-4000	2728		x	x
Psychotria montrouzieri Barrabé & J. Florence, nom. nov.		x		0-300	127	x					1000-2000	1727		x	x	
Psychotria nekouana (Baill.) Guillaumin		x		300-900	514		x			x	1250-2500	2321		x	x	
Psychotria numularoides Baill. ex Guillaumin		x		0-100	0	x					1250-2000-(3000)	2321		x	x	
Psychotria rosmarinifolia (Baill.) Schtr.		x		0-300	100	x				x	2000	2000		x	x	
Psychotria spachiana (Baill.) Guillaumin ex Barrabé & Mouly, comb. nov.		x		0-400	133	x					2000	2000		x	x	
lignée poissoniana	Psychotria leratii Guillaumin		x		0-1100	306	x	x	x			2000-3500	2894			x
	Psychotria "nigote" (Barrabé 981)		x	x	600-900	760						2000-2500	2100			x
	Psychotria poissoniana (Baill.) Guillaumin ex S. Moore		x		100-1100	964	x	x	x	x		2000-4000	2819			x
	Psychotria pubulba S. Moore		x		500-1200	729			x	x		1500-4010	2789		x	x
Psychotria "varacuenis" (Barrabé 935 / Munzinger 4807)		x	x	200-1100	579	x	x	x			2000-3000	2393			x	
lignée sattiensis	Psychotria ammericota Guillaumin		x		500-900	554		x				1500-3000	2346		x	x
	Psychotria baladensis (Baill.) Guillaumin		x		200-1500	630	x	x	x	x		2000-4000	3150			x
	Psychotria "metamorphica" (MacKee 35597)		x		400-1625	1056		x	x	x		(2500-)3000-4010	3695			x
	Psychotria pseudomicrodaphne Guillaumin		x	x	100-1100	600	x	x	x		x	3000-4000	3441			x
lignée schlechteriana	Psychotria sattiensis (S. Moore) Guillaumin		x		300-1400	961		x	x			1500-4010	2695		x	x
	Psychotria schlechteriana K. Krause		x		100-600	282	x			x		1250-2500	2568			x
lignée trisuicata	Psychotria "reniae" (Barrabé 631)		x		100-900	508	x	x				2500-3000	2833			x
	Psychotria trisuicata (Baill.) Guillaumin		x		0-900	581	x	x				(1500-)2000-4000	2714			x

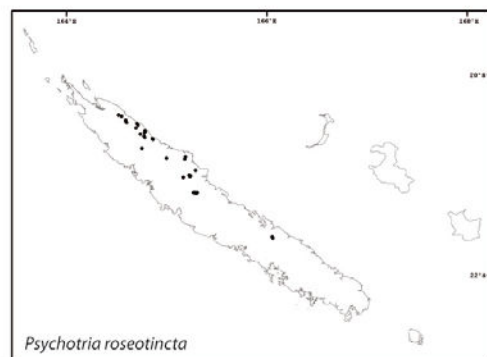
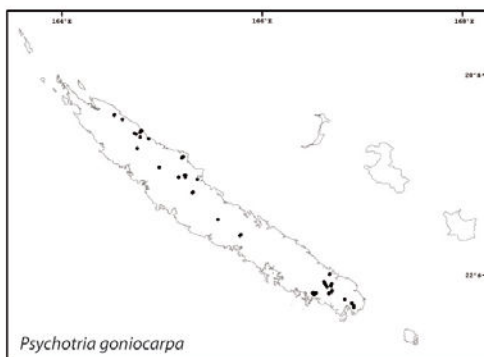
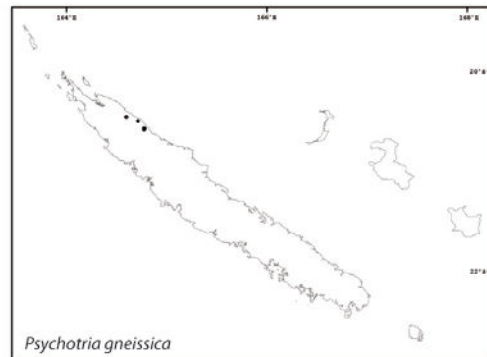
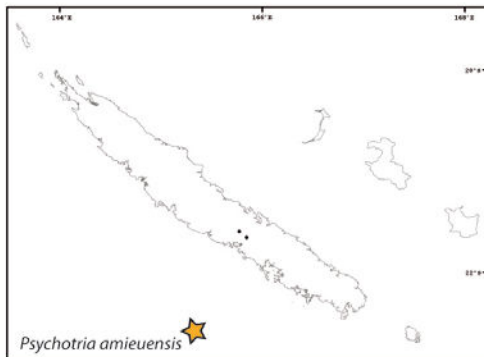
## Annexe 4

**Cartes de distribution géographiques de chaque espèce néo-calédonienne appartenant aux *Psychotria* clade NC2.** Les cartes sont présentées pour chacune des douze lignées. Les espèces manquantes à l'échantillonnage moléculaire sont indiquées par une étoile jaune.

*Psychotria* lignée *baillonii*



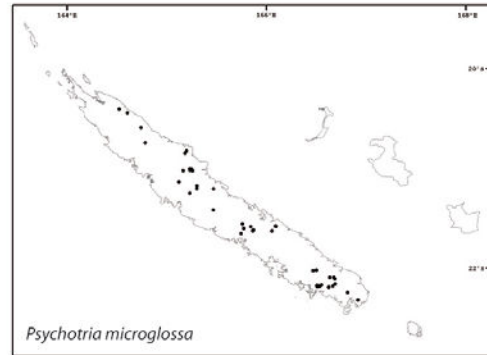
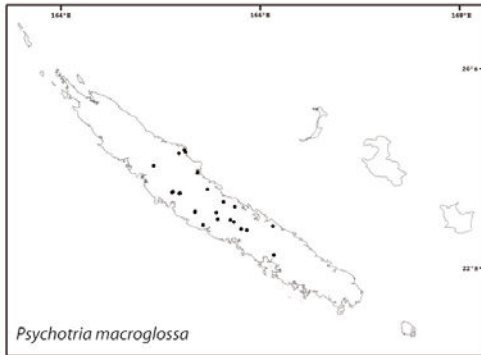
*Psychotria* lignée *goniocarpa*



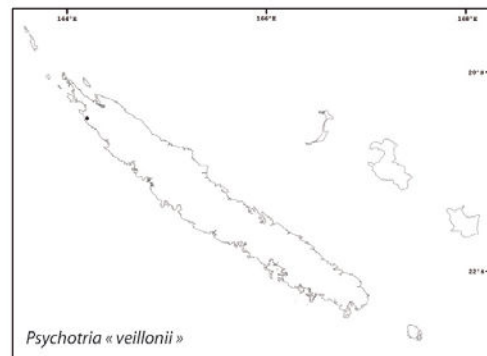
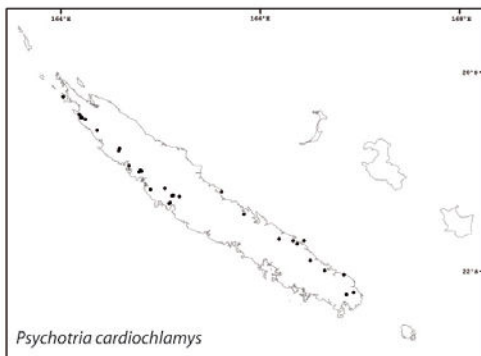
★ espèce manquante à l'échantillonnage moléculaire



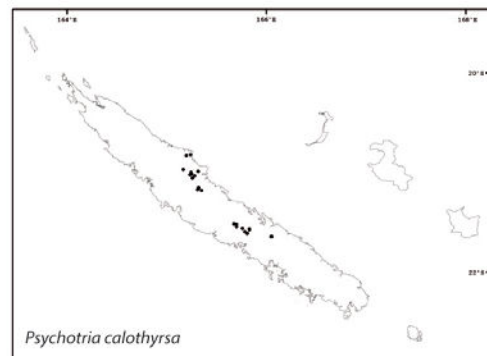
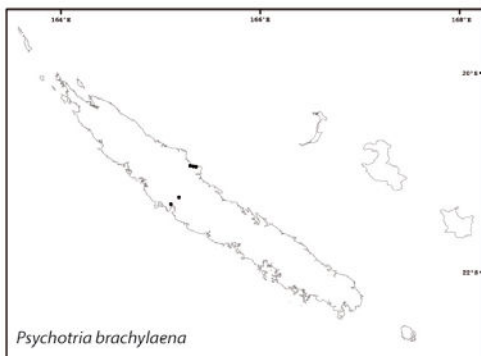
*Psychotria lignée microglossa*



*Psychotria lignée cardiochlamys*

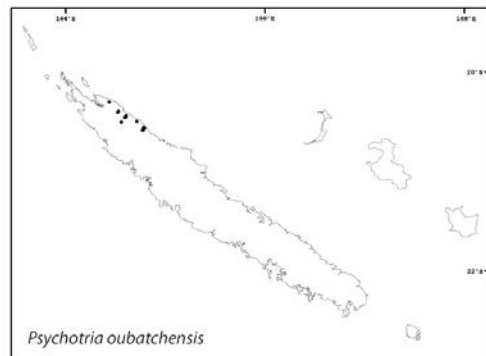
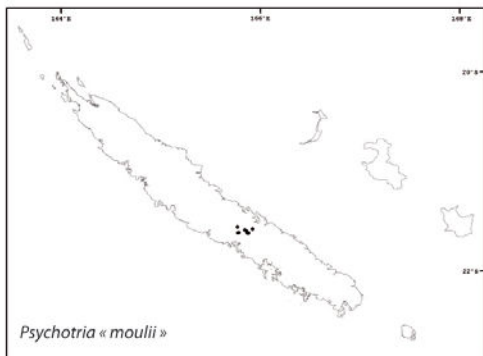
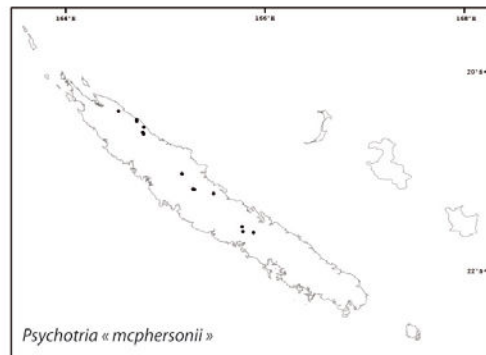
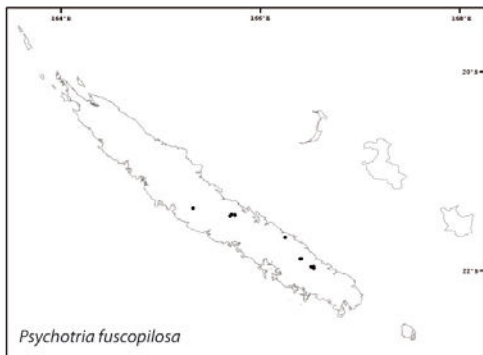
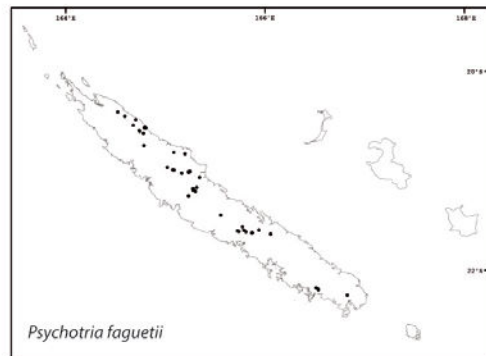
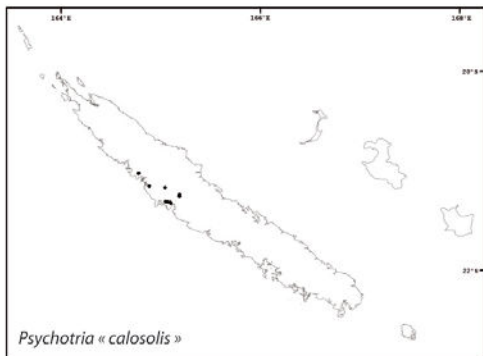
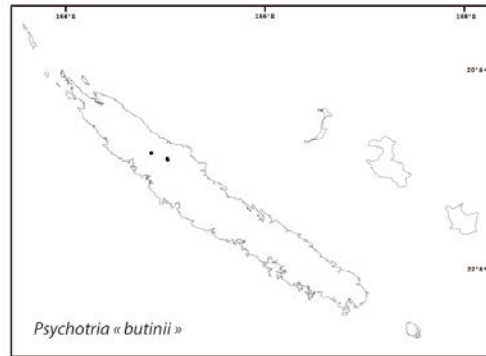
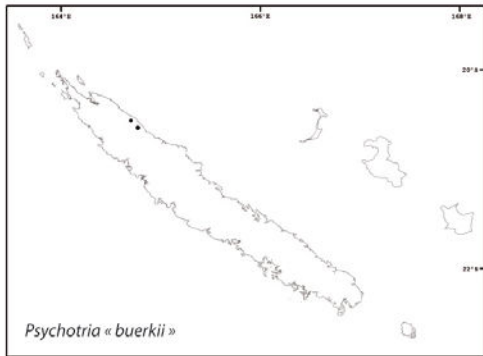


*Psychotria lignée calothyrsa*

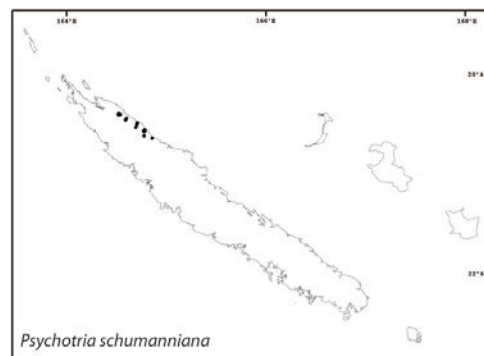
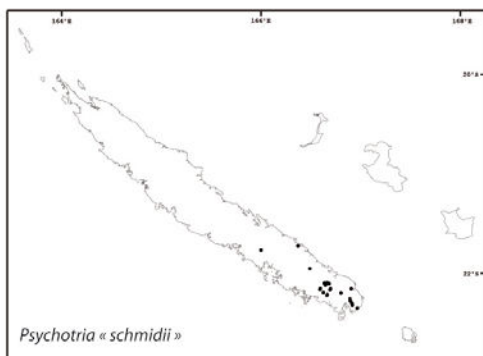
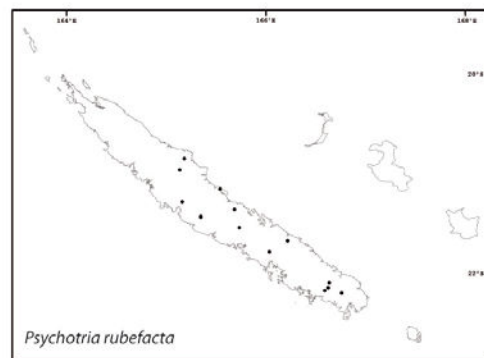
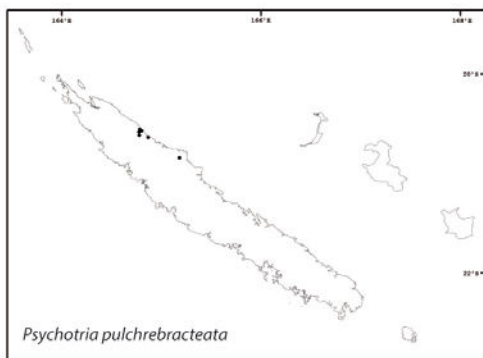
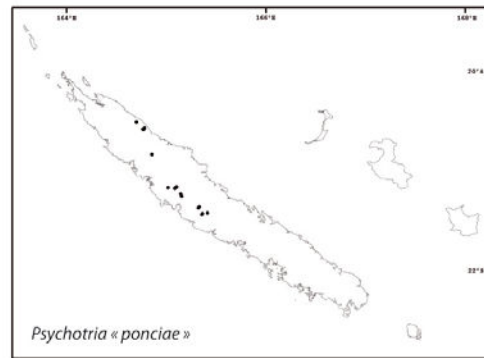
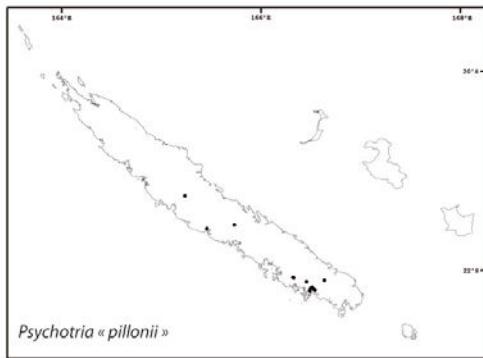
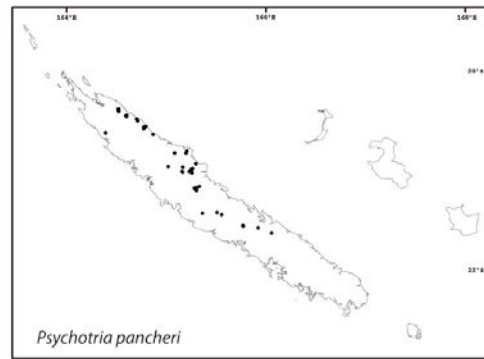
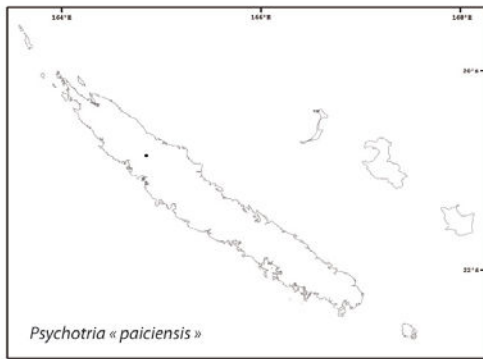




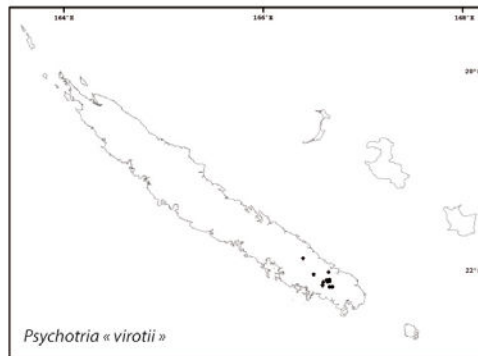
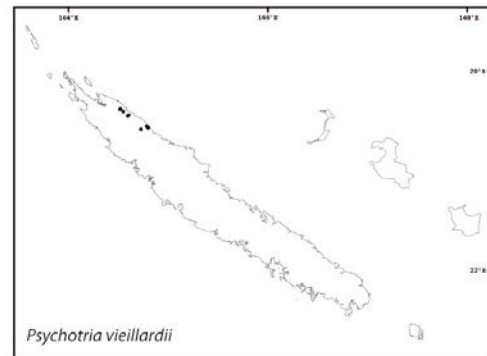
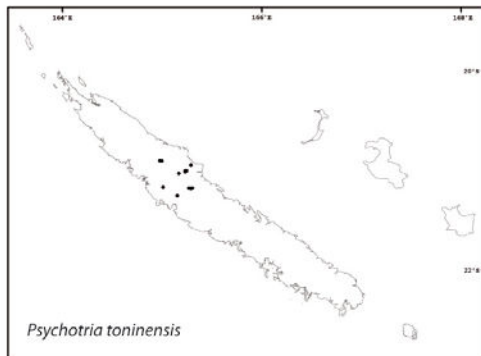
*Psychotria* lignée *faguetii* (1)



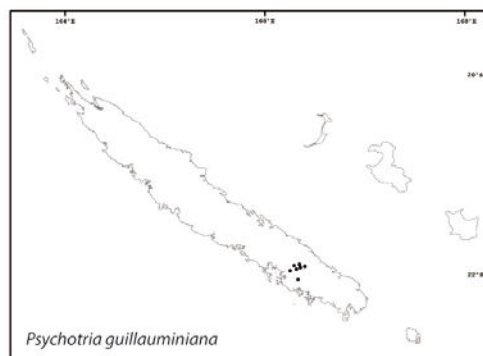
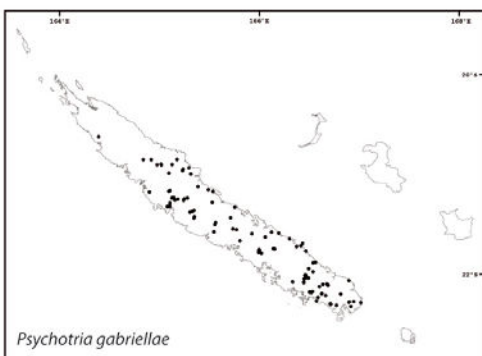
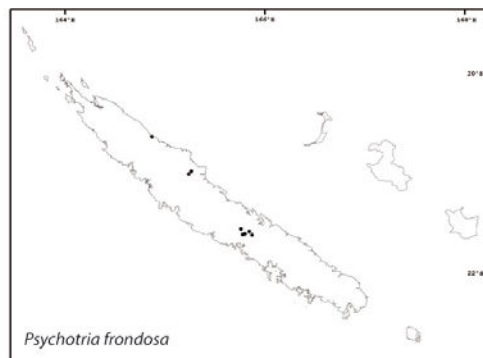
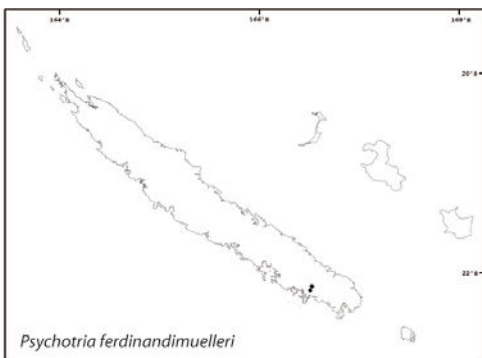
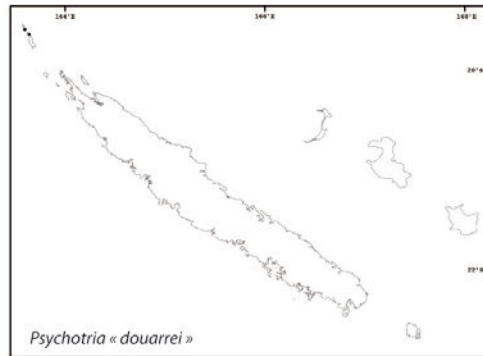
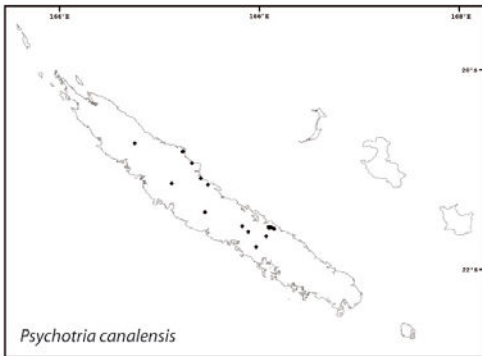
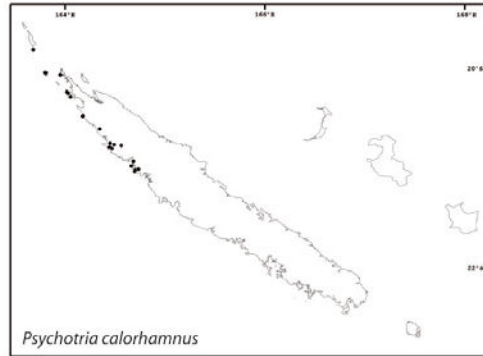
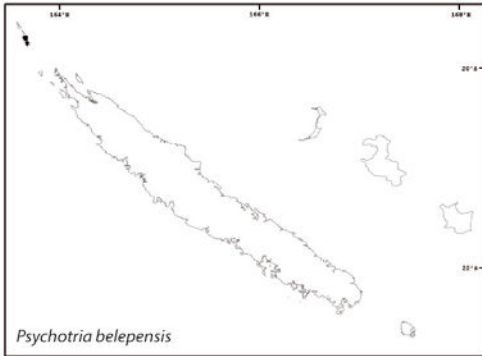
*Psychotria* lignée *faguettii* (2)



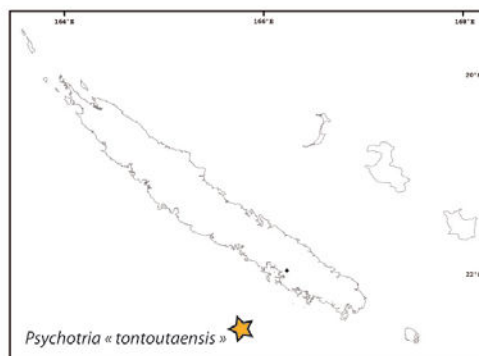
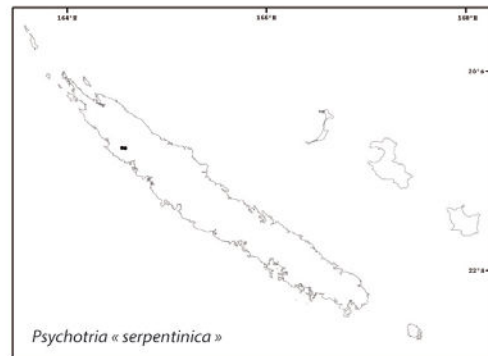
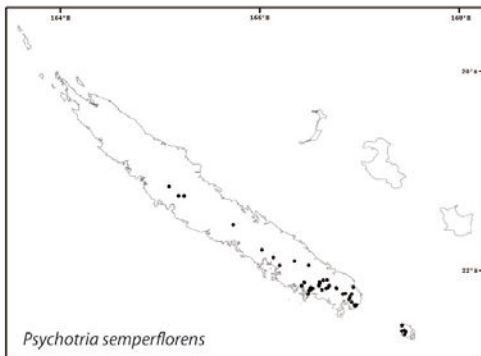
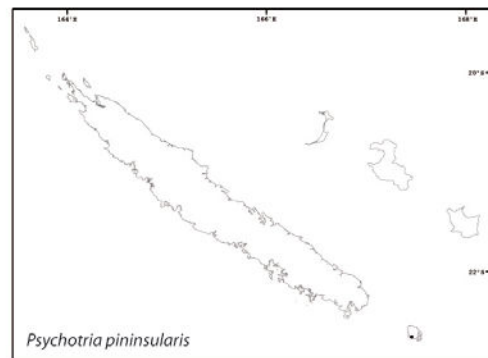
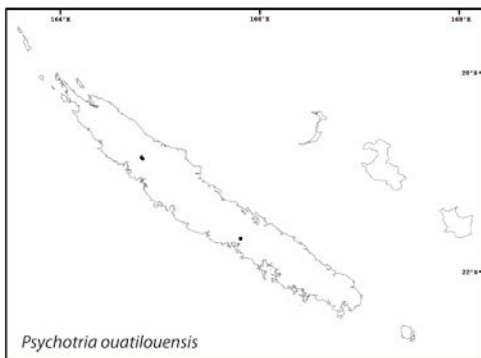
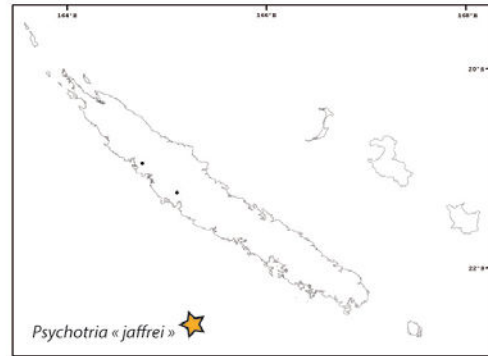
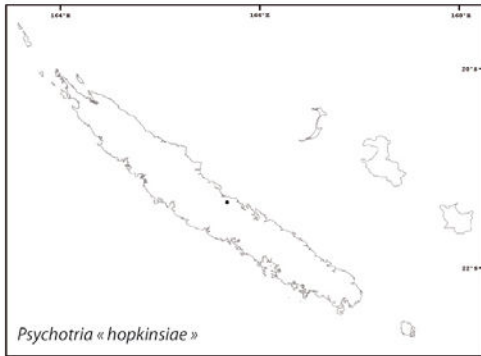
*Psychotria lignée faguetii* (3)



*Psychotria lignée gabriellae* (1)

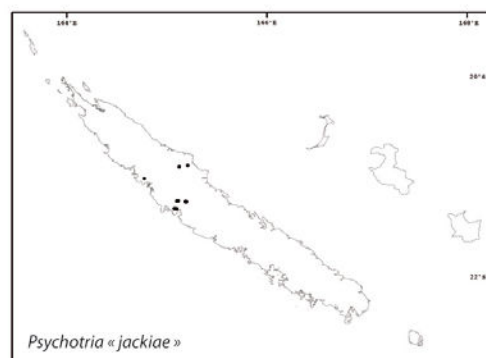
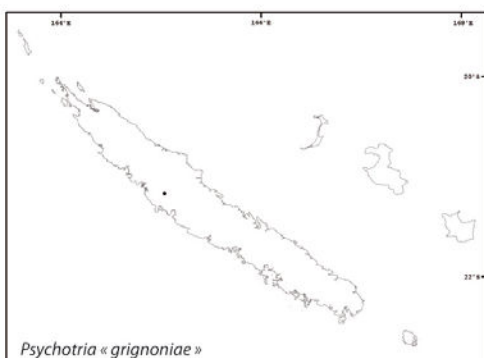
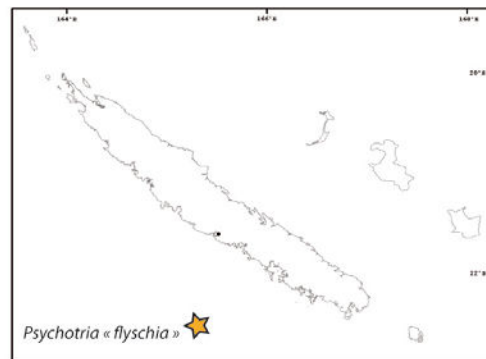
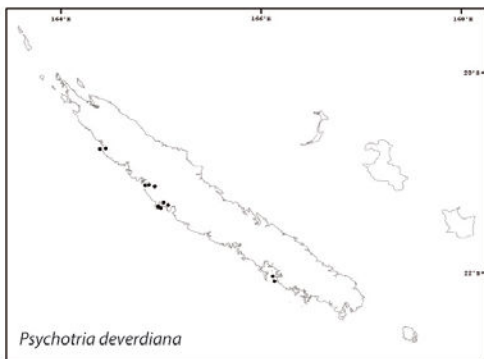
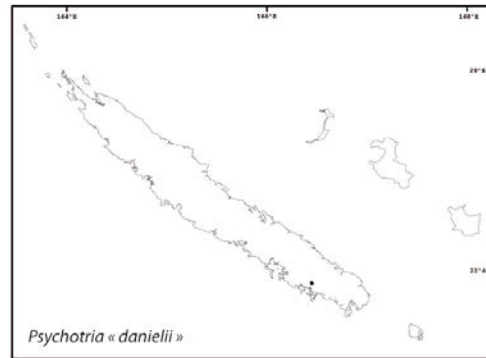
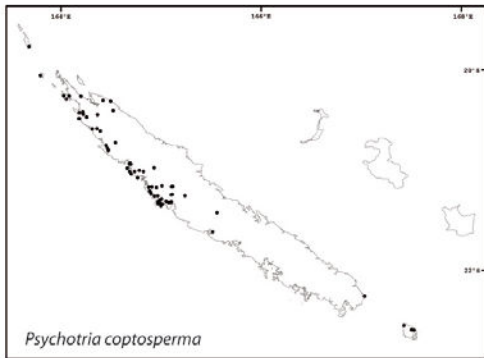
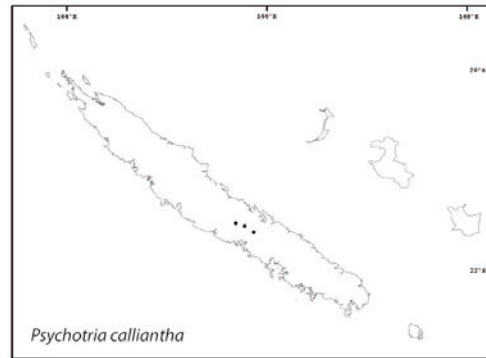
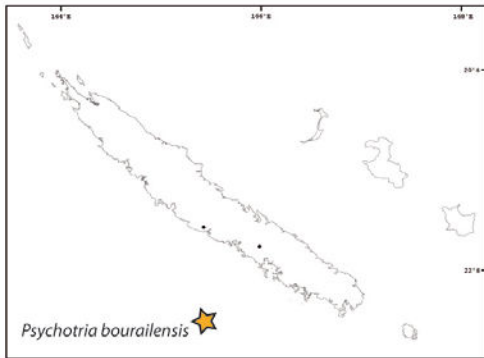


*Psychotria* lignée *gabriellae* (2)



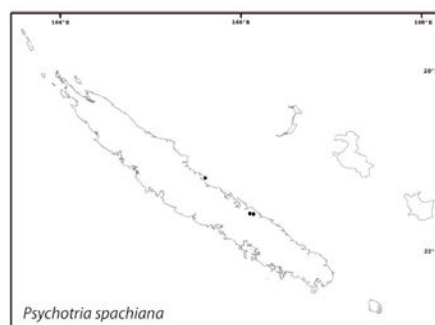
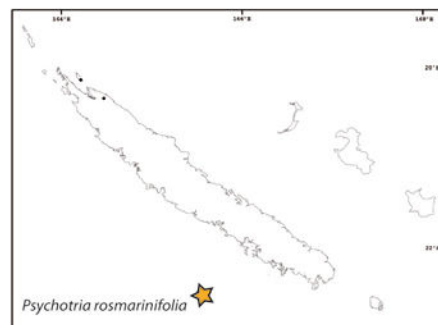
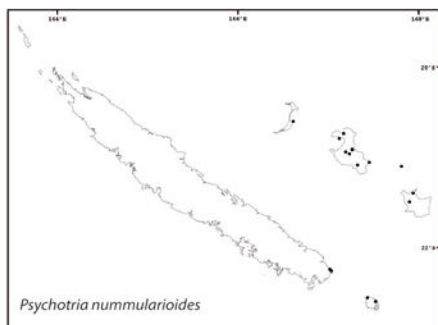
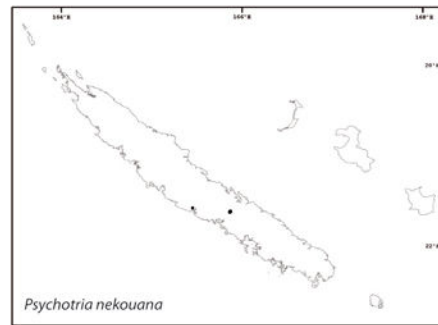
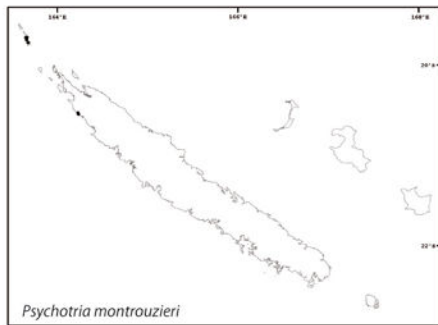
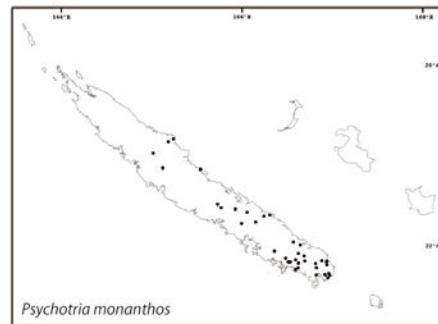
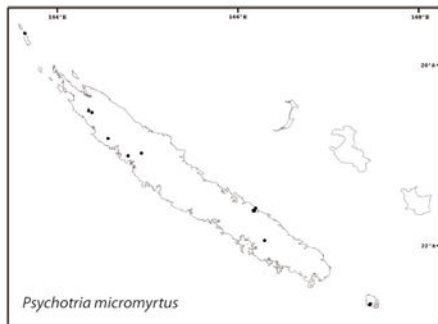
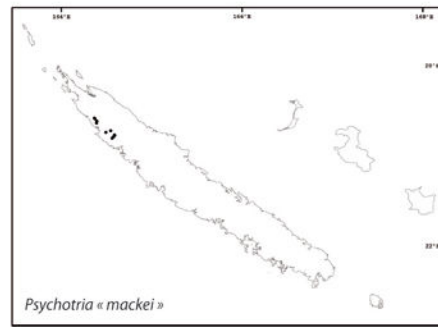
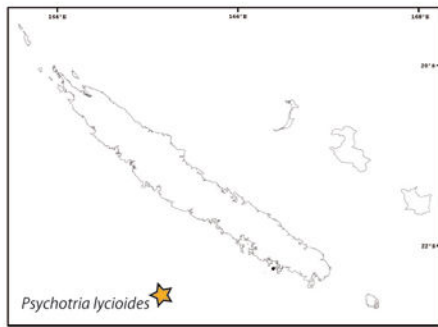
★ espèce manquante à l'échantillonnage moléculaire

*Psychotria* lignée *monanthos* (1)



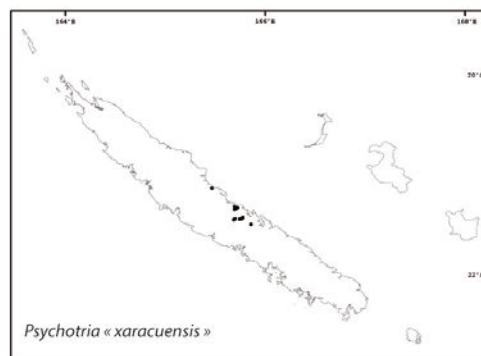
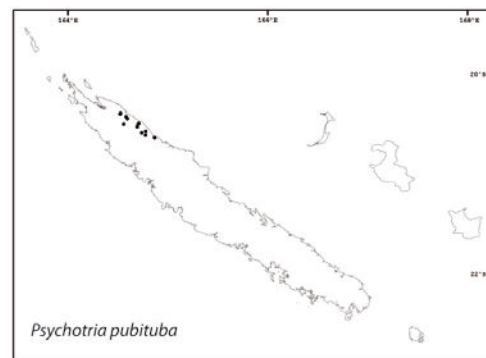
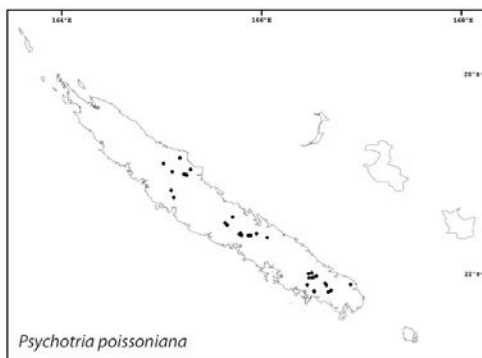
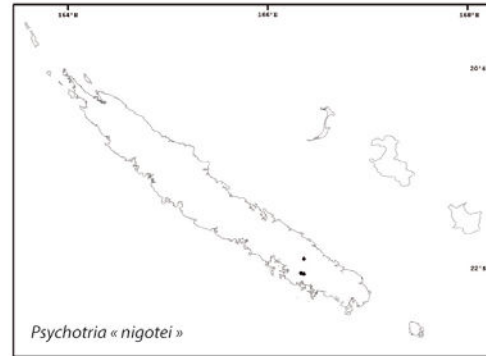
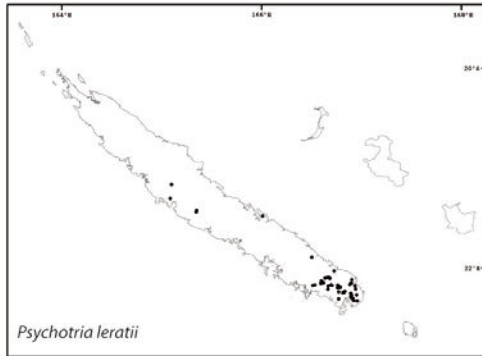
★ espèce manquante à l'échantillonnage moléculaire

*Psychotria* lignée *monanthos* (2)



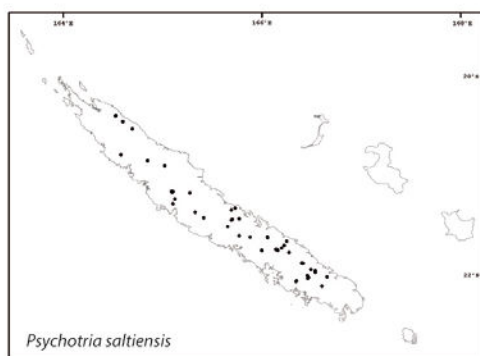
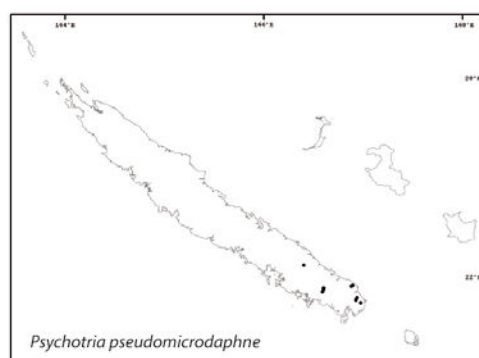
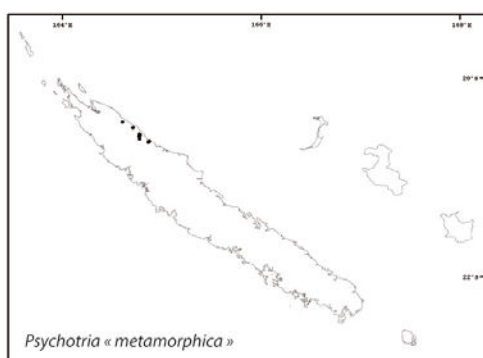
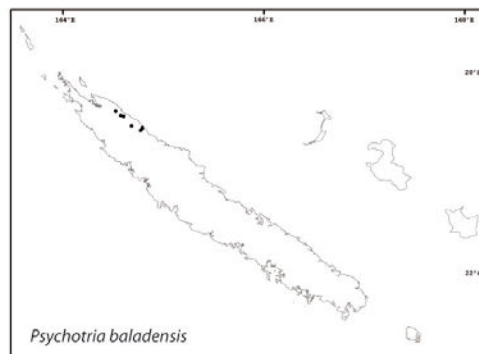
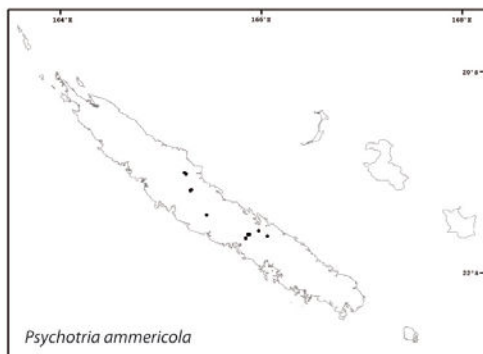
★ espèce manquante à l'échantillonnage moléculaire

*Psychotria lignée poissoniana*

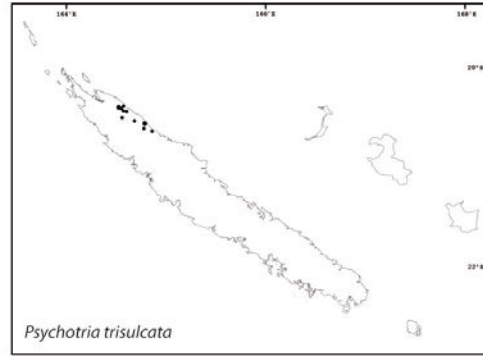
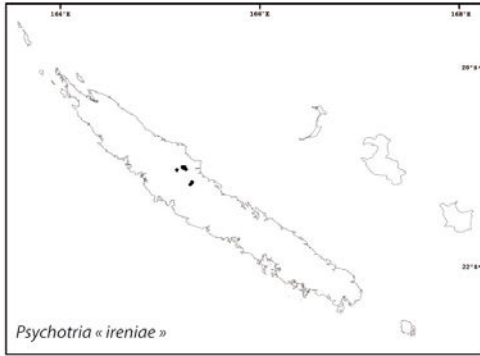




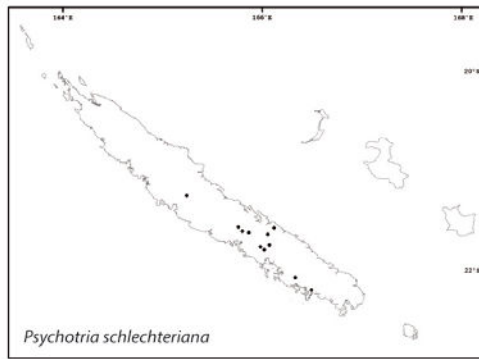
*Psychotria lignée saltiensis*



*Psychotria* lignée *trisulcata*



*Psychotria* lignée *schlechteriana*





## ARTICLES



## **Article I**

Publié dans Taxon

# Delimitation of the genus *Margaritopsis* (Rubiaceae) in the Asian, Australasian and Pacific region, based on molecular phylogenetic inference and morphology

Laure Barrabé,<sup>1,2</sup> Sven Buerki,<sup>3</sup> Arnaud Mouly,<sup>4</sup> Aaron P. Davis,<sup>3</sup> Jérôme Munzinger<sup>5</sup> & Laurent Maggia<sup>1,2</sup>

1 CIRAD, UMR AGAP, 98800 Noumea, New Caledonia, France

2 IAC, BP 18239, 98857 Noumea sud, New Caledonia, France

3 Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey TW9 3AB, U.K.

4 Université de Franche-Comté, UMR CNRS 6249 Chrono-Environnement, 16 route de Gray, 25030 Besançon cedex, France

5 IRD, UMR AMAP, Laboratoire de Botanique et d'Écologie Végétale Appliquées, Herbarium NOU, 98848 Nouméa, Nouvelle-Calédonie; and IRD, UMR AMAP, 34000 Montpellier, France

Authors for correspondence: Laure Barrabé, [laure.barrabe@ird.fr](mailto:laure.barrabe@ird.fr); Aaron P. Davis, [a.davis@kew.org](mailto:a.davis@kew.org)

**Abstract** In the past, the circumscription of the large genus *Psychotria* (Rubiaceae) was difficult, until molecular phylogenetic studies revealed its considerable paraphyly, enabling the delimitation of its major lineages and the grouping of related genera, and most notably the separation of *Psychotria* and its relatives (former Psychotrieae) into two tribes: Psychotrieae and Palicoureeae. The genus *Margaritopsis*, which is included in Palicoureeae, encompasses 27 Neotropical species, and in previous studies these have been shown to be close relatives of a group of eight *Psychotria* species that occur over a large region extending from South-East Asia to tropical South Pacific through Malesia (= the AMP region, defined as including South-East Asia, Malesia, tropical Australia, Melanesia, Micronesia, New Caledonia and Polynesia). A molecular phylogenetic study, using one nuclear DNA region (ITS) and four plastid DNA regions (*ndhF*, *rps16*, *trnH-psbA*, *trnT-F*), is undertaken in order to test the placement of 17 AMP *Psychotria* species within Palicoureeae. The phylogenetic results show that they form a monophyletic clade (= clade G), which also includes the monotypic Fijian genus *Readea* and *Hodgkinsonia frutescens* from Australia. Clade G is embedded in a well-supported grade with five Neotropical representatives of *Margaritopsis*. A morphological survey based on twenty characters, with the potential to circumscribe generic entities, shows that the monophyly of clade G is supported by a character combination that is similar to species of Neotropical *Margaritopsis*, confirming their inclusion in this genus. Taxonomic and nomenclatural work on these species is required to formalize nomenclatural implications. Based on the same set of morphological characters, but in absence of molecular data, 28 other *Psychotria* species from the AMP region were detected as likely candidates for inclusion in *Margaritopsis*, allowing the estimation of species richness of clade G to be a minimum of 47 species. Within clade G, five well-supported subclades and a *Readea* lineage are delimited and each of these is generally supported by unique morphological features. Phylogenetic topologies reveal biogeographical patterns, including a main route of dispersal from western to eastern parts of the AMP region, with subsequent dispersals between archipelagos in the region.

**Keywords** biogeography; big genera; Malesia; *Margaritopsis*; Palicoureeae; phylogeny; *Psychotria*; South-East Asia; tropical South Pacific

**Supplementary Material** Appendix 2 is available in the Electronic Supplement to the online version of this article (<http://www.ingentaconnect.com/content/iapt/tax>).

## ■ INTRODUCTION

The pantropical genus *Psychotria* L. is by far the largest genus of Rubiaceae (tribe Psychotrieae Cham. & Schltdl.) with ca. 1800 species (Davis & al., 2009). It is also in the top five largest angiosperm genera and is probably the world's largest predominantly woody genus (Frodin, 2004). Due to its size and apparent lack of defining characters *Psychotria* is usually perceived as a 'botanical nightmare', especially for those requiring species identifications. Its immense diversity, spanning the whole tropics, coupled with the difficulty in ascertaining useful morphological characters (Piesschaert, 2001) has confounded Rubiaceae systematists (e.g., Robbrecht, 1988; Taylor, 1996; Davis & al., 2001). These problems are nearly universal

in big genera: their size rendering them difficult, if not impossible, to study in their entirety (Frodin, 2004).

Progress in understanding the delimitation of *Psychotria* has been slow but progressive. The broad *Psychotria* concept was refuted as early as the 1960s in classical morphotaxonomic studies of the Afro-tropical representatives, including the works of Petit (1964, 1966), Robbrecht (1975) and Verdcourt (1975, 1977). These authors segregated several genera or established new criteria to distinguish related genera, mainly using fruit characters (Robbrecht & Manen, 2006). As soon as molecular analyses were applied to *Psychotria* and associated genera, it quickly became clear that *Psychotria* was conspicuously paraphyletic (Andersson & Rova, 1999; Nepokroeff & al., 1999; Bremer & Manen, 2000). Foreseeing

taxonomic and nomenclatural implications, Davis & al. (2001) typified *Psychotria* with a species from Hong Kong (*P. asiatica* L.). Andersson (2001) informally recognized two major groups, viz. a 'Psychotria group' (including *Psychotria* s.str.) and a 'Palicourea group' (including *Psychotria* spp. and morphologically related genera). This concept was expanded and elaborated by Anderson (2002a, b), with the addition of further sampling and morphological data, although in this case the two major groups were referred to as the 'Psychotria complex' and the 'Palicourea complex'. Robbrecht & Manen (2006) then formally recognized two tribes, Psychotrieae and Palicoureeae Robbr. & Manen. According to Andersson (2001, 2002a) and Robbrecht & Manen (2006) Palicoureeae is set apart from Psychotrieae by the following morphological characters (characters for Psychotrieae in parentheses): stipules non-caducous (vs. caducous), preformed germination slits in pyrene mostly present (vs. mostly absent; except in Pacific representatives), endosperm non-ruminate (vs. mostly ruminate; except in Pacific representatives), red seed coat pigment [ethanol soluble] absent (vs. mostly present). This classification has been adopted (Razafimandimbison & al., 2008), although some authors prefer adopting a more conservative approach by recognizing a more inclusive tribe Psychotrieae (Bremer, 2009; Bremer & Eriksson, 2009).

The aforementioned molecular studies have enabled a more focused approach for investigating *Psychotria*, and workers have started to provide either morphological synapomorphies or at least a combination of diagnostic characters to support phylogenetic entities for *Psychotria* and its major lineages, and related genera in Psychotrieae (Davis & Bridson, 2001, 2004; Piesschaert, 2001). Although new insights into the phylogenetic relationships within and outside *Psychotria* are acknowledged, major problems still persist. Significant amongst these is the considerable problem of identifying *Psychotria* species in the Old World that are in fact not members of the Psychotrieae lineage at all but instead belong to Palicoureeae. For the New World, progress has been made in resolving generic delimitation within the Palicoureeae clade, and assigning species formerly included in *Psychotria* into their respective Palicoureeae genera, including *Carapichea* Aubl. (Taylor & Zappi, 2006), *Margaritopsis* Sauvalle (Taylor, 2005), *Notopleura* (Hook. f.) Bremek. (Taylor, 2001), *Palicourea* Aubl. (Taylor, 1997), and *Rudgea* Salisb. (Zappi, 2003; Taylor & Zappi, 2006). Largely on the basis of molecular studies (Andersson & Rova, 1999; Nepokroeff & al., 1999; Andersson, 2001, 2002b) ten genera are assigned to Palicoureeae: *Carapichea*, *Chassalia* Comm. ex Poir., *Chazaliella* E.M.A. Petit & Verdc., *Geophila* D. Don, *Hymenocoleus* Robbr., *Margaritopsis*, *Notopleura* (= *Psychotria* sect. *Notopleura* sensu Hooker, 1873), *Palicourea* s.l. (including *Palicourea* s.str. and *Psychotria* subg. *Heteropsychotria* sensu Steyermark, 1972), *Readea* Gillespie and *Rudgea*. Phylogenetic relationships between these genera remain poorly understood, and other questions regarding monophyly, geographical distribution and species richness persist. In addition, important taxonomic treatments have been undertaken for several Old World Palicoureeae genera, or for the Old World representatives, including, e.g., *Chassalia* (Piesschaert, 2001;

Piesschaert & al., 2001), *Chazaliella* (Verdcourt, 1977), and *Hymenocoleus* (Robbrecht, 1975).

Among the New World Palicoureeae genera, *Margaritopsis* was initially described to accommodate a species endemic to Cuba, *M. nudiflora* (Griseb.) K. Schum. (initially *M. acuiifolia* C. Wright), based on the previous but illegitimate genus *Margaris* Griseb. (Sauvalle, 1869). This genus was later expanded to include 27 species that are widespread throughout the Neotropics (Andersson, 2001; Taylor, 2005). However, Andersson & Rova (1999) found a close relationship between *Margaritopsis*, the type species of the African genus *Chazaliella* (*C. abrupta* (Hiern) E.M.A. Petit & Verdc.), and the monospecific Fijian genus *Readea*. Andersson (2001) confirmed the former relationship based on a single plastid region (*rps16*), and enlarged the delimitation of the clade by adding two African *Chazaliella*, and one Caribbean *Margaritopsis*, and, for *Psychotria*, two South American species, and eight species from South-East Asia, Malesia and tropical South Pacific islands. These phylogenetic results are in agreement with the carpological study conducted by Piesschaert (2001) who found a similar and stable morphology of pyrenes for all species tested by Andersson (2001). Consequently, Andersson (2001) enlarged the generic circumscription of *Margaritopsis* by including the genera *Chazaliella*, *Readea*, and certain *Psychotria* species (see above), and estimated its diversity at 50 species. However, he only published nomenclatural combinations in *Margaritopsis* for the type species of *Chazaliella* and *Readea*, and included the characters of these former genera in an amended generic description of *Margaritopsis* (Andersson, 2001, 2002c). This morphological circumscription was largely completed by Taylor (2005) to accommodate all other Neotropical species that belong to the genus. Among them Taylor (2005) delineated three informal groups: the '*Margaritopsis* group', including *M. nudiflora*, the '*Chytropsia* group' and the '*Chazaliella* group'. The actions of Taylor (2005) implicitly raise the question of the inclusion of the African genus *Chazaliella* within *Margaritopsis*. Even though there are similar morphological features within the *Margaritopsis/Chazaliella/Readea* group of Andersson (2001), its internal phylogenetic relationships still remain poorly resolved. A study currently in preparation promises new insights into African *Chazaliella* (O. Lachenaud, pers. comm.).

In this study we aim to investigate the *Psychotria* species that have been suggested as belonging to Palicoureeae (Andersson, 2001) from the AMP region, which we define here as: South-East Asia (= South-East Asian mainland), Malesia (Indonesian archipelago, New Guinea, the Philippines), tropical Australia and tropical South Pacific islands (Melanesia: Bismarck, Fijian, Solomons and Vanuatu archipelagos; Micronesia; New Caledonia; Polynesia: Austral, Gambier, Marquesas, Samoan, Society, Tongan and Tuamotu archipelagos). In the study of *Margaritopsis* by Andersson (2001) eight species were examined: one species from China (*P. montana* Blume), one from Indonesia (*P. straminea* Hutch. in C.S. Sargent), two from New Caledonia (*P. collina* Labill., *P. oleoides* (Baill.) Schltr.), one from Vanuatu (*P. aneityensis* Guillaumin), and three from Fiji (*P. amoena* A.C. Sm., *P. archboldiana* Fosberg, *P. incompta*



A.C. Sm.). However, this sampling does not satisfactorily represent the distribution and species richness of the group in the AMP region, as there is no sample from Australia, large parts of South-East Asia, Malesia and other tropical South Pacific islands. This is not an issue for Hawaii, as all species occurring in the archipelago belong to a single clade in Psychotriaceae (Nepokroeff & al., 1999, 2003). These considerations provide clear objectives for the present investigation, which are to: (1) construct a phylogenetic framework that will allow us to elucidate those *Psychotria* taxa from the AMP region (= AMP *Psychotria*) that are closely related to Neotropical *Margaritopsis*, based on plastid and nuclear DNA regions; (2) assess the species richness and geographical range of the AMP *Psychotria* group (i.e., belonging to Palicoureeae) based on a morphological survey of species occurring in this area; and (3) find morphological synapomorphies that support both the monophyly of clades within the AMP *Psychotria* group, and the inclusion of these taxa in *Margaritopsis*. Finally, we discuss biogeographical patterns that may have been involved in shaping current species diversity.

■ MATERIALS AND METHODS

**Taxon sampling.** — The sampling comprises 56 species, including sequences of 13 species retrieved from GenBank. Voucher information and GenBank accession numbers are given in Appendix 1. The Palicoureeae sampling was centered on the AMP region, covering the species richness in each biogeographical area as defined by Mueller-Dombois & Fosberg (1998) and Keppel & al. (2009): South-East Asia (Vietnam), Malesia (New Guinea), tropical Australia and tropical South Pacific islands (Fiji, New Caledonia, Samoa, Society archipelago and Vanuatu). In addition to the 17 AMP *Psychotria* sampled, at least one species of each Palicoureeae genus (as enumerated in the introduction and summarized in Table 1) was included in the sampling. *Hodgkinsonia frutescens* C.T. White, which belongs to the bitypic genus *Hodgkinsonia* F. Muell., endemic to tropical Australia, was also included because its morphology is similar to some Palicoureeae. The samples *Psychotria* sp. ‘NC’ and *P.* sp. ‘V’ belong to new undescribed taxa from New Caledonia and Vanuatu, respectively. *Psychotria* sp. ‘FIJ’, *P.* sp. 1 [VIET] and *P.* sp. 2 [VIET] were identified as species of uncertain affinity but constitute distinct species. The identification of *P.* sp. [AUST] was not possible because no herbarium specimen was provided (cultivated sample, Appendix 1). Extraction of DNA from herbarium specimens from Indonesia, the Philippines and the Micronesian archipelagos was carried out but failed to provide useful amounts of DNA, with the exception of one species of *Chassalia* from Sumatra. To further confirm the relationships within Palicoureeae, several species of Psychotriaceae from the Pacific clade and the *Psychotria* s.str. clade as defined by Andersson (2002a) were sampled. The type species of *Psychotria* (Davis & al., 2001; Sohmer & Davis, 2007), *P. asiatica*, was also included in this study. *Craterispermum* Benth. and *Prismatomeris* Thw. were chosen as outgroup taxa following Razafimandimbison & al. (2008) and Rydin & al. (2009).

**Table 1.** Genera of Palicoureeae and their phylogenetic status based on the data presented in this study. The distribution and number of species per genus are taken from Govaerts & al. (2011) and this study.

Phylogenetic group	Phylogenetic status in this study	Species sampled	Species estimated	Distribution
<i>Palicourea</i> Aubl. s.str.	Monophyletic	2	310	Neotropics
<i>Psychotria</i> L. subg. <i>Heteropsychotria</i> Bremek.	Monophyletic	2		Neotropics
<i>Notopleura</i> (Hook. f.) Bremek.	NA	1	100	Neotropics
<i>Rudgea</i> Salisb.	NA	1	120	Neotropics
<i>Chassalia</i> Comm. ex Poir.	Monophyletic	6	120	Africa, Madagascar, SE Asia, Indonesia
<i>Geophila</i> D. Don	Monophyletic	2	27	Worldwide
<i>Hymenocoleus</i> Robbr.	Monophyletic	1	12	Africa
<i>Carapichea</i> Aubl.	Monophyletic	3	12	Neotropics
<i>Chazaliella</i> E.M.A. Petit & Verde.	NA	1	20	Africa
<i>Margaritopsis</i> Sauvalle	Paraphyletic (possibly monophyletic)	5	27	Neotropics
AMP <i>Psychotria</i> L.	Paraphyletic (monophyletic with inclusion of <i>Hodgkinsonia frutescens</i> and <i>Readea</i> )	17	47	AMP region (see Fig. 4 for distribution and species richness)
<i>Hodgkinsonia</i> F. Muell.	NA	1	2	Australia
<i>Readea</i> Gillespie	Monotypic	1	1	Fiji

**DNA regions.** — Five plastid and nuclear DNA regions, which have been widely applied to retrieve phylogenetic relationships within Rubiaceae, were sequenced. Four plastid markers were used: the *rps16* intron (Oxelman & al., 1997), the *trnT-F* region (including the *trnT-trnL* and *trnL-trnF* spacers and the *trnL* intron; Taberlet & al., 1991), the *ndhF* gene (Kim & Jansen, 1995), and the *trnH-psbA* spacer (Aldrich & al., 1988). A single nuclear marker was used: the ITS region, including ITS1, 5.8S and ITS2 (Baldwin & al., 1995). The primers used in polymerase chains reactions were the following: A1/IR and C/F for *trnT-F* (Razafimandimbison & Bremer, 2002; Taberlet & al., 1991); trnH<sup>GUG</sup>/psbA for *trnH-psbA* (Sang & al., 1997; Tate & Simpson, 2003); F/2R for *rps16* (Oxelman & al., 1997); 2F/1000R, 720F/1700R and 1320F/2280R for *ndhF* (Rydin & al., 2008) and P17/26S-82R for ITS (Bolmgren & Oxelman in Popp & Oxelman, 2001).

**PCR protocols and DNA sequencing.** — All DNA samples were extracted with the DNAeasy Plant Mini Kit (Qiagen, Crawley, U.K.) and DNA regions were amplified with the GoTaq Flexi DNA Polymerase (Promega, Madison, Wisconsin, U.S.A.). For the *ndhF*, *rps16*, *trnH-psbA* and *trnT-F* regions, the mix template included 5 µL of Buffer (5×), 1.5 µL of MgCl<sub>2</sub> (25 mM), 0.25 µL of dNTP mix (10 mM of each dNTP), 0.75 µL of primers (10 µM, forward and reverse), 0.25 µL of polymerase (5 U/µL), 2 µL of DNA and the volume was adjusted to 25 µL with water. For the ITS region, the mix template was the same as for the plastid regions, but with the addition of 0.625 µL of BSA (10%) and 0.5 µL of DMSO (10%). The following PCR programs were used for the plastid markers: 3 min at 94°C, 35 cycles of 1 min at 94°C, 1 min at 50°C, 2 min at 72°C, followed by a final extension of 7 min at 72°C, and for the nuclear marker: 3 min at 94°C, 35 cycles of 30 s at 94°C, 1 min at 50°C, 1 min 30 s at 72°C, followed by a final extension of 7 min at 72°C. All PCR products were purified using DNA purification columns according to the manufacturer's protocol (QIAquick PCR Purification Kit; Qiagen) or using a Sephadex column purification (Sephadex G-50 Superfine resin, Sigma-Aldrich, St. Louis, Missouri, U.S.A.). Dideoxy cycle sequencing was then performed using the chain termination method and ABI Prism Big Dye version 3.1 reaction kit, following the manufacturer's protocol, but using 0.5 µL of reaction mix (Applied Biosystems, Warrington, U.K.). The products were prepared for sequencing using a Sephadex column purification (Sephadex G-50 Superfine resin, Sigma-Aldrich) and visualised on an ABI 3730 Genetic Analyser, also according to the manufacturer's protocol.

**Phylogenetic analyses.** — The program Sequencher v.4.10.1 (Gene Codes, Ann Arbor, Michigan, U.S.A.) was used to assemble complementary strands and verify software base-calling. The regions were initially aligned individually with the online version of MUSCLE v.3.8.31 ([www.ebi.ac.uk/tools/msa/muscle](http://www.ebi.ac.uk/tools/msa/muscle)), and subsequently manually adjusted with MEGA5 (Tamura & al., 2011). Sequences of *Palicourea nitidella* (Müll. Arg.) Standl. and *Psychotria stachyoides* Benth. were sometimes difficult to align for a large part of the *trnH-psbA* and the *trnT-F* regions. As both species are quite divergent from ingroup species, these parts were replaced with missing data

(*trnH-psbA*: positions 112–538; *trnT-F*: 94–429 for *Palicourea nitidella* and 94–407 for *P. stachyoides*). An inversion was found in some of the *trnH-psbA* sequences (88–93) and this portion was therefore not included in the phylogenetic analyses. The introduction of many indels in the *rps16*, *trnH-psbA* and *trnT-F* matrices and the occurrence of a large poly A/T region in the *rps16* sequences (positions 399–566) induced problematic homology hypotheses (Shaw & al., 2005). The nrDNA ITS region has proven useful for reconstructing relationships of closely related species, due to high levels of polymorphism (Zarrei & al., 2012). However, the occurrence of multiple substitutions, and/or an incomplete process of concerted evolution (that normally allowed elimination of pseudogenes), can corrupt the phylogenetic signal and establish inaccurate relationships (Razafimandimbison & al., 2004; Sanderson & Doyle, 1992). To improve the quality of analyses, ambiguous regions were removed from all DNA alignments by using the BMGE software v.1.1 (Criscuolo & Gribaldo, 2010), which estimates entropy for each position and eliminates those for which the entropic values are too high. The BMGE analyses were set as follows: PAM250 similarity matrix; sliding window set to 1 (with the exception of the coding *ndhF* region that was set with a sliding window of 3); gap cut-off set to 0.75 for most of the plastid regions and to 0.2 for *ndhF* and the ITS region (Table 2).

Single-gene and combined phylogenetic inferences were carried out employing both maximum parsimony (MP) and Bayesian Markov chain Monte Carlo (MCMC) analyses. MP analyses were performed using PAUP\* (Swofford, 2002) with the following settings: random addition sequence (nreps = 10,000 and 20 trees saved per replicate), tree-bisection-reconnection branch swapping, STEEPEST and MULTREES options in effect, and an unlimited value for MAXTREES. A majority-rule consensus tree was constructed based on the most parsimonious trees. To estimate homoplasy, the consistency index (CI) and the retention index (RI) were calculated. To evaluate node support a bootstrap analysis (BS; Felsenstein, 1985) was performed using PAUP\* (Swofford, 2002) with 500 replicates by using the same parameters as above.

Best-fit models for each DNA region were identified using jModelTest v.0.1.1 (Posada, 2008) based on the Akaike criterion (see Table 2). In the combined Bayesian MCMC analysis, the dataset was divided into five partitions and each locus was allowed to have partition-specific model parameters (Ronquist & Huelsenbeck, 2003; Nylander & al., 2004). The single-gene and combined analyses were set as follows: four Metropolis-coupled Markov chains with an incremental heating temperature of 0.2 were run for 25 million generations and a tree was sampled every 1000th generation. The analysis was repeated three times, starting with random trees, and was run in MrBayes v.3.1.2 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003). Bayesian MCMC analyses were carried out using the facility Bioportal provided by the University of Oslo ([www.biportal.uio.no](http://www.biportal.uio.no), Norway). The MCMC sampling was considered sufficient when the effective sampling size (ESS) was higher than 200, as verified in Tracer v.1.5 (Rambaut & Drummond, 2007). After a burn-in period of  $1 \times 10^6$  generations per run, the remaining trees were used to construct a half-compatible consensus tree

(i.e., majority-rule consensus tree from MrBayes) and its associated Bayesian posterior probabilities (PP). A clade with a PP or a BS value higher than 0.95 and 95%, respectively, was considered as well supported.

**Hypothesis testing and ambiguous phylogenetic placement of *Margaritopsis nudiflora*.** — Preliminary results suggested ambiguous placements for the type species of *Margaritopsis* (see the Results section below for more details). We failed to sequence *M. nudiflora* for the *ndhF* region. Therefore, to estimate the influence of missing data on the phylogenetic position of this taxon, we removed this DNA region from the dataset and conducted subsequent combined Bayesian MCMC analysis with the pruned matrix (= dataset without *ndhF*). These analyses were run with the same parameters as those for the whole dataset (= dataset with *ndhF*). Furthermore, because we are aiming at unravelling phylogenetic relationships between taxa of *Margaritopsis* and the AMP *Psychotria* species, two additional combined constrained Bayesian MCMC analyses for each dataset (with *ndhF* and without) were computed following the approach described by Bone & al. (2012). In the first constrained Bayesian MCMC analyses, the five Neotropical *Margaritopsis* (including *M. nudiflora*) were constrained as monophyletic. In the second constrained Bayesian MCMC analyses, four Neotropical *Margaritopsis* (*M. astrellantha* (Wernham) L. Andersson, *M. boliviana* (Standl.) C.M. Taylor, *M. guianensis* (Bremek.) C.M. Taylor, *M. kappleri* (Miq.) C.M. Taylor) and all AMP *Psychotria* species plus their relatives were constrained as constituting a monophyletic group. These constrained analyses were run with the same parameters as those in the unconstrained combined Bayesian MCMC analyses (see above). The Shimodaira-Hasegawa test (SH test, Shimodaira & Hasegawa, 1999) was employed to determine whether the half-compatible consensus topologies resulting from each constrained Bayesian MCMC analysis were statistically worse

than unconstrained topologies. The SH test was carried out in PAUP\* (Swofford, 2002) using the RELL method with 10,000 bootstrap replicates. Because only one set of model parameters can be implemented in PAUP\*, each combined dataset was then considered as a single DNA partition. The best-fit model for each combined dataset was estimated to be GTR+G+I with jModelTest (Posada, 2008), and these estimated model parameters were used to set the SH tests.

**Examination of herbarium specimens.** — To identify morphological synapomorphies supporting monophyletic lineages, a representative selection of herbarium specimens of the ingroup taxa (deposited at K, NOU and P) was examined and combined with field observations by the authors. Type specimens were systematically consulted where available; Appendix 2 (Electronic Suppl.) provides details on the herbarium specimens examined. In addition, local taxonomic treatments of *Psychotria* and associated genera occurring in the AMP region (Samoa: Whistler, 1986; Fiji: Smith & Darwin, 1988; New Guinea and Bismarck Archipelago: Sohmer, 1988; the Philippines: Sohmer & Davis, 2007) were used. The revisions of Fosberg & al. (1993) and Chen & Taylor (2011), respectively, for Micronesian and Chinese *Psychotria* taxa did not provide enough diagnostic features and were therefore not incorporated in this study. There is a lack of taxonomic treatments for South-East Asian and Indonesian taxa, which resulted in difficulties in assessing species richness and morphological diversity in these areas. Morphological characters of outgroup taxa were compiled based on available taxonomic revisions and carpological data (Petit, 1964; Robbrecht, 1975; Verdcourt, 1975, 1977; Taylor, 1997, 2001, 2005, 2010; Nepokroeff & al., 1999; Piesschaert & al., 1999, 2001; Piesschaert, 2001; Andersson, 2001, 2002b; Zappi, 2003; Taylor & Zappi, 2006). These characters must be considered cautiously because they reflect global tendencies within Palicoureeae genera, although they allow morphological comparison with

**Table 2.** Characteristics of the DNA partitions and BMGE software settings used in the phylogenetic analyses of tribes Palicoureeae and Psychotrieae.

	<i>trnT-F</i>	<i>trnH-psbA</i>	<i>rps16</i>	<i>ndhF</i>	ITS	Total
Cellular compartment	Plastid	Plastid	Plastid	Plastid	Nuclear	
Number of taxa	52	39	53	53	58	58
Number of aligned characters	2209	845	1224	2061	750	7089
Similarity matrix	PAM250	PAM250	PAM250	PAM250	PAM250	
Sliding windows size	1	1	1	3	1	
GAP rate cut-off	0.75	0.75	0.75	0.2	0.2	
Number of included characters (A)	1770	324	863	2040	702	5699
Number of variable uninformative characters	173	38	105	166	72	554
Number of parsimony-informative characters (PICs) (B)	231	83	149	245	245	953
Number of constant characters	1366	203	609	1629	385	4192
% PICs within separate DNA region (B / A × 100)	13	26	17	12	35	17
Evolution model	GTR+G	GTR+I+G	SYM+I+G	GTR+I+G	SYM+G	
Retention index (RI)	0.906883	0.877301	0.900510	0.922351	0.723106	0.834950
Consistency index (CI)	0.798246	0.782609	0.790323	0.811287	0.464253	0.658811
Length of most parsimonious trees	570	184	372	567	1105	2843

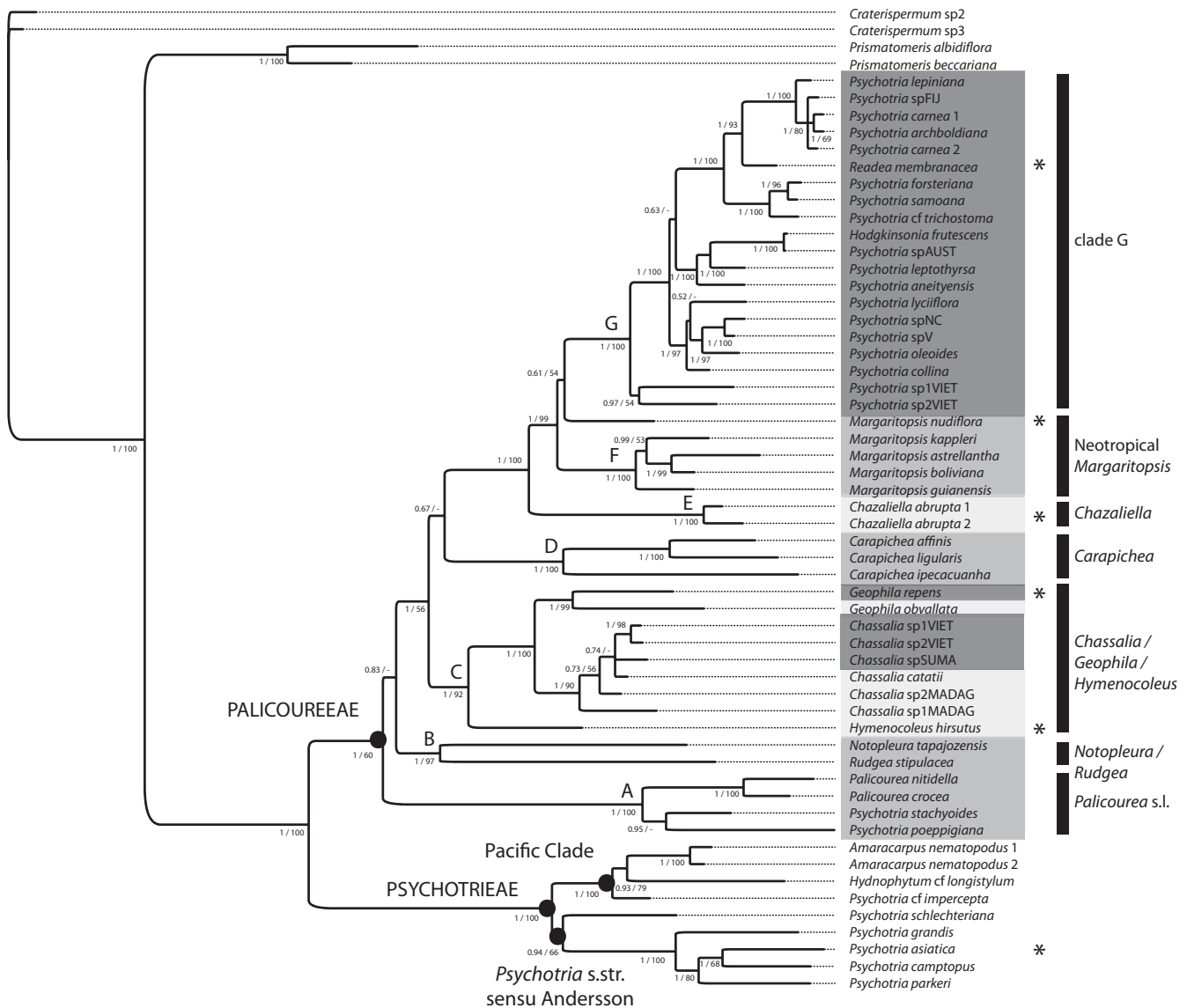


*Psychotria* taxa from the AMP region. Two taxonomic levels were investigated in the morphological section. Firstly, at the species level, features that allowed morphological comparisons between the AMP *Psychotria* species include: stipule shape, inflorescence type, corolla aestivation, calyx and corolla shape, size and texture, fruit shape, and pyrene details. Secondly, at the generic level, the characters that allowed comparison between Palicoureeae genera include: general habit, vegetative features of the stem, leaves and stipules, general features of corolla (symmetry and colour), fruit colour, and features of pyrenes. In addition, herbarium specimens of other AMP Palicoureeae species (not previously included in the ingroup sampling of the phylogenetic study) were also examined to determine if they share morphological affinities with the ingroup (Appendix 2 in the Electronic Suppl.). This work allowed us to estimate the

putative species richness and endemism of AMP *Psychotria* taxa for each biogeographical area of the AMP region. The species names used in this study correspond to those of the *World Checklist of Rubiaceae* (Govaerts & al., 2011).

## RESULTS

**Sequences characteristic.** — The *trnT-F* region and *ndhF* gene provide the longest DNA alignment lengths (with 2209 and 2061 base pairs, and 1770 and 2040 included sites, respectively, after the exclusion of ambiguous sites using BMGE analyses; Table 2). The combined DNA dataset is composed of 7089 base pairs and 5699 sites, retained after trimming the single gene matrices in BMGE (see Table 2 for further statistics). The ITS



**Fig. 1.** Bayesian half-compatible consensus tree of tribes Palicoureeae and Psychotrieae. Asterisks indicate generic type species. Taxa from the AMP region, Neotropics and Africa are shaded in dark, middle and light grey, respectively. Bayesian posterior probability (PP) and bootstrap (BS) support values for major clades are indicated and separated by a slash.

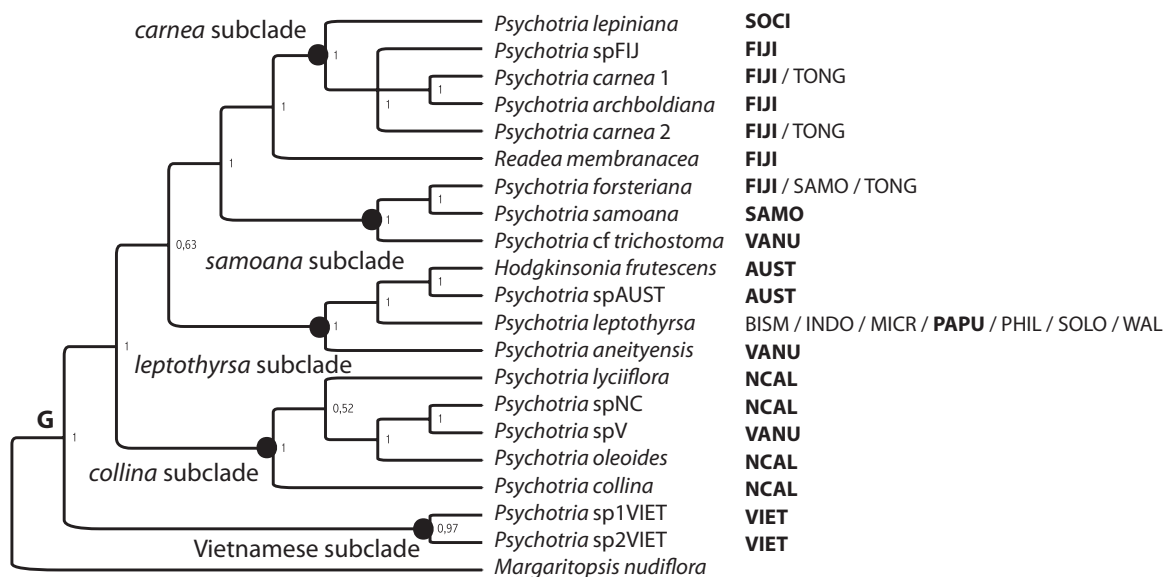
and *trnH-psbA* regions provide most polymorphic characters, respectively, with 35% and 26% Parsimony Informative Characters (PICs), whereas *ndhF* and *trnT-F* regions yield 12% and 13% of PICs, respectively (Table 2).

**Phylogenetic analyses.** — The MP and Bayesian MCMC single-gene phylogenetic topologies yield no incongruence (with a PP > 0.95 or BS > 95%) and are less resolved than the combined phylogenetic analyses. Both MP and Bayesian MCMC combined analyses provide no incongruence between topologies (data not shown). Since the Bayesian MCMC analysis allows us to take into account different models of evolution across the plastid and nuclear regions, and provides branch lengths, only this analysis method is discussed hereafter (Fig. 1).

The analyses strongly support the monophyly of a group composed of all AMP *Psychotria* and *Margaritopsis* species (PP = 1; Figs. 1 & 2). Within Palicoureeae seven clades are highly supported (clades A to G), all with PP = 1 (Fig. 1). Both species of *Palicourea* are embedded in a well-supported Neotropical clade with *Psychotria stachyoides* and *P. poeppigiana* Müll. Arg. (clade A). This clade is placed as sister to all other Palicoureeae with high support (PP = 1). Clade B is composed of single species representatives of the Neotropical genera *Rudgea* and *Notopleura*. Clade C includes species samples of *Chasalia*, *Geophila*, and *Hymenocoleus* from Africa and the AMP region (the first two genera are retrieved as monophyletic, PP = 1). Clade D includes Neotropical taxa of *Carapichea*; clade E is composed of two African *Chazaliella* accessions. Four of the five sampled Neotropical *Margaritopsis* species form clade F that is sister to the type species of *Margaritopsis* (*M. nudiflora*) and clade G. Finally, clade G comprises all AMP *Psychotria* taxa together with *Readea membranacea* and *Hodgkinsonia*

*frutescens*. The placement of *M. nudiflora* as sister to clade G still remains uncertain (PP = 0.61), but the clade which includes this species and clades F and G is well supported (PP = 1). Further details on the phylogenetic placement of *M. nudiflora* are given in the following section.

The subdivision of clade G into five well-supported monophyletic subclades is well supported (PP ≥ 0.95; Fig. 2). The ‘Vietnamese’ subclade is composed of Vietnamese *Psychotria* species (*P. sp. 1* [VIET] and *P. sp. 2* [VIET], PP = 0.97). The ‘collina’ subclade (PP = 1) includes all species from New Caledonia (*P. collina*, *P. lyciiflora* (Baill.) Schltr., *P. oleoides*, *P. sp. ‘NC’*) and one taxon from Vanuatu (*P. sp. ‘V’*, PP = 1). The ‘leptothyrsa’ subclade (PP = 1) comprises both species from tropical Australia (*Hodgkinsonia frutescens* is placed as sister to *P. sp. [AUST]*; PP = 1), one species from Vanuatu (*P. aneityensis*) and the widespread *P. leptothyrsa* Miq. (sampled from New Guinea). The ‘Samoana’ subclade (PP = 1) is composed of one Samoan species (*P. samoana* K. Schum.), one species occurring in Fiji, Samoa and Tonga (*P. forsteriana* A. Gray), and one species from Vanuatu (*P. cf. trichostoma* Merr. & L.M. Perry). *Readea membranacea* Gillespie endemic to Fiji is placed as sister to the ‘carnea’ subclade (PP = 1). This latter subclade (PP = 1) includes species from Fiji and Tonga (*P. archboldiana*, *P. carnea* (G. Forst.) A.C. Sm., *P. sp. ‘FIJ’*), and the single species from the Society Archipelago, *P. lepiniana* (Baill. ex Drake) Drake (PP = 1). The relationships between these five subclades are well supported (PP ≥ 0.95) with the exception of the relationship between a clade combining *R. membranacea* and the Samoana and carnea and leptothyrsa subclades (Fig. 2). *Psychotria carnea* is retrieved as polyphyletic (PP = 1), even if its two accessions are found in the same clade (carnea subclade).



**Fig. 2.** Bayesian half-compatible consensus tree showing relationships within clade G (Fig. 1). Abbreviations used for geographical distribution: AUST: tropical Australia, BISM: Bismarck Archipelago, FIJI: Fiji, INDO: Indonesia, MICR: Micronesia, NCAL: New Caledonia, PAPU: New Guinea, PHIL: the Philippines, SAMO: Samoa, SOCI, Society archipelago, SOLO: Solomons, TONG: Tonga, VANU: Vanuatu, VIET: Vietnam, WAL: Wallis. Areas where species were sampled for the molecular study are indicated in bold. Bayesian posterior probability (PP) support values for major clades are indicated for each node.

**Hypothesis testing and ambiguous phylogenetic placement of *Margaritopsis nudiflora*.** — The placement of *Margaritopsis nudiflora* in all Bayesian MCMC single-gene analyses is unresolved or unsupported (PP < 0.95, data not shown). Relationships between *M. nudiflora*, clade G and the four other Neotropical *Margaritopsis* remain uncertain based on the analysis of each *trnH-psbA* and *rps16* regions. Data provided by the *trnT-F* region place *M. nudiflora* sister to clade G but with low support (PP = 0.63). The monophyly of the five Neotropical *Margaritopsis* species is weakly supported (PP = 0.54) by the ITS region analysis. Phylogenetic topologies resulting from the unconstrained combined Bayesian MCMC analysis of the dataset without *ndhF* yield exactly the same topology as that with *ndhF* (data not shown). The phylogenetic placement of *M. nudiflora* is the same, as sister to clade G, with weak support (PP = 0.70). For both datasets (with *ndhF* or without) the SH tests, which compared the topology resulting from the unconstrained analysis with one that enforced the monophyly of the five *Margaritopsis* species, are not significant ( $P > 0.1$ , see Table 3). The SH tests that compared the unconstrained topology with one that constrained the monophyly of the group which included AMP *Psychotria* plus their relatives plus four *Margaritopsis* species, are also not significant ( $P > 0.1$ , see Table 3).

**Morphological studies.** — The results of the morphological investigation based on herbarium specimens and taxonomic treatments are found in Tables 4 and 5. Significant morphological traits for species within clade G (i.e., 17 AMP *Psychotria* taxa plus *Hodgkinsonia frutescens* and *Readea membranacea*) were selected at the species level after examination of herbarium specimens (Table 4). Morphological characters generally provide support for the recognition of each of the five subclades of clade G as well as the *Readea* lineage (characters in bold in Table 4). Morphological comparison at the generic level allows recognition of unique characters (characters in bold in Table 5), or at least a combination of characters, enabling delimitation of Palicoureeae genera. All of the 19 species belonging to clade G share the following combination of characters (Table 5): (1) shrubs or small trees; (2) vegetative parts

pale yellowish green when dried; (3) branchlets smooth (non-corky), young shoots and young internodes often flattened; (4) stipules semi-deciduous, entire, usually united at the base or calyprate for a large part of their length, becoming indurated (sometimes inconspicuously for calyprate species) and their upper parts falling off through fragmentation (Fig. 3D & G); (5) inflorescence axes always green (Fig. 3A, B, E, F, H, I); (6) calyx and corolla actinomorphic, corolla with a limited colour range (white, creamy to yellow-green) and corolla tube straight at base (i.e., never swollen; Fig. 3A, B, E, F, H); (7) fruits orange or red (Fig. 3J–L); (8) pyrenes hemispherical in cross-section, without a ventral depression or intrusion of the seed-coat; (9) pyrenes with two basal ventral marginal preformed germination slits (PGSs); (10) endosperm non-ruminate, often with a small inner central ventral invagination; and (11) seed-coat lacking a red ethanol-soluble pigment.

In addition to the 19 species used in the phylogenetic sampling, 28 other *Psychotria* species from the AMP region were detected by the study of herbarium specimens and on the basis of taxonomic treatments (Table 6; Appendix 2 in the Electronic Suppl.). They are assigned to clade G based on the same set of morphological characters. Indeed, the diagnostic features of the 19 species of clade G (see above) are shared by these 28 species. This part of the study allows us to estimate the species richness of clade G to a minimum of 47 species (Table 6; Appendix 2), with the inclusion of the 28 species examined using morphology alone. We are able to show that each archipelago and landmass of South-East Asia, Malesia, tropical Australia and tropical South Pacific possesses at least one species, except Hawaii (Table 6; Fig. 4). According to our findings archipelagos and landmasses would at least possess: eight species each for Fiji and Samoa, seven species for the Bismarck Archipelago, five species for New Guinea, four species each for New Caledonia and Solomons, three species for Vanuatu, two species each for the Philippines, Tonga and tropical Australia, and one species for eastern Polynesia. Probably more than eight species occur in South-East Asia and Indonesia, and more than one species in Micronesia (Table 6; Fig. 4), although these estimates need to be reassessed pending future taxonomic treatments.

**Table 3.** Results of the Shimodaira-Hasegawa tests for the half-compatible Bayesian consensus trees resulting from analyses of the dataset with or without *ndhF*. The best hypothesis is given in bold. ‘5 MAR’ refers to the constraint placed to enforce the monophyly of the five Neotropical species of *Margaritopsis* (including *M. nudiflora* (Griseb.) K. Schum.). ‘4 MAR+clade G’ refers to the constraint that enforced the monophyly of a group which includes AMP *Psychotria* species plus their relatives (= clade G) and four Neotropical species of *Margaritopsis* (*M. astrellantha* (Wernham) L. Andersson, *M. boliviana* (Standl.) C.M. Taylor, *M. guianensis* (Bremek.) C.M. Taylor and *M. kappleri* (Miq.) C.M. Taylor).

Hypothesis 1 (H1)	Hypothesis 2 (H2)	–ln L H1	–ln L H2	Diff. –ln L	P value
With <i>ndhF</i>					
Unconstrained	Constrained 5 MAR	<b>25253.75206</b>	25254.12317	0.37111	0.3265
Unconstrained	Constrained 4 MAR+clade G	<b>25253.75206</b>	25254.13672	0.38466	0.3176
Constrained 5 MAR	Constrained 4 MAR+clade G	<b>25254.12317</b>	25254.13672	0.01355	0.4181
Without <i>ndhF</i>					
Unconstrained	Constrained 5 MAR	<b>18308.35663</b>	18308.74398	0.38735	0.3216
Unconstrained	Constrained 4 MAR+clade G	<b>18308.35663</b>	18308.57976	0.22313	0.4912
Constrained 5 MAR	Constrained 4 MAR+clade G	18308.74398	<b>18308.57976</b>	0.16423	0.4804

**Table 4.** Morphological characters of the five subclades of clade G and the *Readea* lineage that are common (roman letters) and unique (bold).

	Subclade / lineage					
	Vietnamese	collina	leptothyrsa	samoana	<i>Readea</i>	carnea
Stipules	Truncate / triangular	Truncate / triangular	Truncate / triangular	<b>Papyraceous and calyptrate</b>	Truncate / triangular	<b>Calyptrate / lanceolate</b>
Calyx type	Reduced, with or without small teeth	Reduced, with or without small teeth	Reduced, with or without small teeth	Reduced, with or without small teeth	<b>Funnel-shaped, with long reflexed lobes</b>	<b>Inflated, enlarged, with erect lobes</b>
Calyx tube	Not enclosing the corolla tube	Not enclosing the corolla tube	Not enclosing the corolla tube	Not enclosing the corolla tube	<b>Enclosing the corolla tube</b>	Not enclosing the corolla tube
Calyx texture	Chartaceous	Chartaceous	Chartaceous	Chartaceous	<b>Fleshy</b>	Chartaceous
Corolla aestivation	Rounded	Rounded	Rounded	Rounded	Rounded	<b>Reduplicate (winged)</b>
Corolla type	Reduced, with short lobes	Reduced, with short lobes	Reduced to urseolate (bell-like), with short lobes	Reduced, with short lobes	<b>Funnel-shaped, with long reflexed lobes</b>	<b>Funnel-shaped, with long lobes</b>
Corolla texture	Chartaceous	Chartaceous	Chartaceous	Chartaceous	<b>Fleshy</b>	Chartaceous
Inflorescence	Compound cyme	Compound cyme	<b>Cyme, verticillate at each node</b>	Panicule / thyrsa	Compound cyme	Compound cyme / fascicule
Fruit shape	Rounded to ellipsoid	Rounded to ellipsoid	Rounded to ellipsoid	Rounded to ellipsoid	<b>Oblongoid</b>	Ellipsoid
Pyrenes ventral face	<b>Concave</b>	Flat	Flat	Flat	Flat	Flat

## ■ DISCUSSION

The results presented here corroborate previous conclusions by Nepokroeff & al. (1999), Andersson & Rova (1999) and Andersson (2001, 2002b) and support the monophyly of a group that includes the AMP *Psychotria* species plus *Hodgkinsonia frutescens* and *Readea membranacea* (i.e., clade G), and that falls in a clade together with Neotropical *Margaritopsis* (Fig. 1). The results support the same seven major monophyletic lineages of Palicoureeae as retrieved by Andersson (2001), and in addition increases our understanding of the phylogenetic relationships between and within these lineages on the basis of additional DNA regions and a broader sampling from the AMP region (Table 1; Fig. 1). More significantly, the close relationship of species of clade G with Neotropical *Margaritopsis* necessitates a re-investigation of the circumscription of *Margaritopsis*, based on morphological evidence. However, the unsupported position of the type species of *Margaritopsis* (*M. nudiflora*) does not allow us to draw any systematic

conclusions to be made on the phylogenetic status of Neotropical species of *Margaritopsis*. Single-gene Bayesian MCMC analyses and combined analyses, with or without *ndhF*, did not resolve the placement of *M. nudiflora*. Results of the SH tests (Table 3) did not allow us to either exclude the monophyly of Neotropical *Margaritopsis* species or support their paraphyly (*M. nudiflora* placed as sister to species of clade G).

**Diversity and geographic range of clade G.** — The species richness of clade G (19 species) as ascertained by the molecular investigation reported here is higher than the nine species previously suggested by Andersson (2001). Furthermore, our investigation of herbarium specimens allows us to increase the potential species richness of the lineage, here represented as clade G, to 47 species. These species are widely distributed throughout the AMP region, from South-East Asia to eastern Polynesia (Fig. 4), as observed in other Rubiaceae genera (e.g., *Ixora* L., Mouly & al., 2009; *Gynochthodes* Blume, Razafimandimbison & Bremer, 2011). This lineage has colonized all archipelagos and landmasses of the AMP region



without exception (Fig. 4), and each of them possesses at least one of the species we attribute to the lineage. Clade G does not seem to have radiated significantly, because species richness does not exceed eight species in each archipelago and tropical landmass of the AMP region (up to seven species for the Bismarck Archipelago, five for New Guinea, and eight each for Fiji and for Samoa; Fig. 4; Whistler, 1986; Smith & Darwin, 1988; Sohmer, 1988). Most of the species are endemic to a specific archipelago (Fig. 4), but some are widely distributed throughout South-East Asia and Malesia (e.g., *P. leptothyrsa*, *P. membranifolia* Bartl. ex DC., *P. montana*; Sohmer, 1988; Sohmer & Davis, 2007). Interestingly, species of clade G are able to occupy a large range of ecological niches (in tropical to subtropical ecosystems). They grow on a wide range of geological substrates (limestone, clay, metamorphic rocks, ultramafic rocks, etc.), in most natural vegetation types and in degraded and secondary vegetation, and from sea level to high elevations (pers. obs. of the first author; Whistler, 1986; Sohmer, 1988;

Smith & Darwin, 1988; Sohmer & Davis, 2007). The estimation of species richness provided in this study requires confirmation, as some species remain poorly known (e.g., in South-East Asia and Indonesia) and cases of morphological convergence have been widely recorded in Rubiaceae (e.g., in *Ixora*, Mouly & al., 2009; and *Coffea*, Davis & al., 2011). Indeed, a taxonomic revision for the species of clade G, throughout the whole AMP region, is urgently required.

#### Diagnostic features of the internal lineages of clade G. —

Our morphological study at the species level reveals that each of the five subclades of clade G and the *Readea* lineage can be characterized by a diagnostic combination of morphological features, and generally possesses unique characters that further support their monophyly (characters in bold in Table 4; see below). The exception is the collina subclade which does not show any distinctive features (Fig. 3F). In contrast, the Vietnamese subclade is the only group where the ventral face of the pyrenes (Table 4) is conspicuously concave. The inflorescences of the

**Table 5.** Morphological characters of the genera of Palicoureeae. The characters that are similar among all genera are shaded in grey, commonly ...

Generic group	<i>Palicourea</i> s.l.	<i>Notopleura</i>	<i>Rudgea</i>	<i>Carapichea</i>
Habit	Shrubs	<b>Shrubs / epiphytes / succulents/ climbers</b>	Shrubs	Shrubs
Vegetative colour when dried	Greyish brown	Greyish silver	Greenish	Greyish brown
Stem indurate, corky	No	No	No	No
Stem flattened	No	No	No	No
Stipule type	Entire or bilobed, truncate, sheathing	<b>Entire, bilobed or fimbriate, sheathing, sometimes with an interpetiolar outer appendage</b>	<b>Entire or fimbriate, generally with an interpetiolar appendage</b>	Entire or fimbriate, sheathing
Stipules not deciduous or semi-deciduous	Yes	Yes	Yes	Yes
Stipules indurate	No	No	No	No
Stipules becoming fragmented	No	No	No	No
Inflorescence axes coloured	<b>Yes / no</b>	No	No	No
Corolla zygomorphic	<b>Yes / no</b>	No	No	No
Corolla colour	<b>White / brightly coloured</b>	White, creamy to yellow-green	White, creamy to yellow-green	White, creamy to yellow-green
Corolla base swollen and gibbous	<b>Yes / no</b>	No	No	No
Fruit colour	<b>Variable</b>	Orange / red	<b>Variable</b>	<b>Variable</b>
Pyrene outline shape in transverse section	Hemispherical / spherical	Hemispherical / triangular	Hemispherical / spherical	Hemispherical
Pyrene-coat with ventral depression	<b>Yes / no</b>	No	<b>Yes / no</b>	<b>Yes</b>
Preformed germination slits (PGSs) present	Yes / no	Yes	Yes / no	Yes / no
PGSs presence/absence; location	Lacking / 1–2 on dorsal ribs (sometimes marginal)	2, basal (marginal / ventral) + 1 medio-ventral	Lacking / 2 basal marginal (+ some dorsal slits)	Lacking / 1 dorsal
Seed-coat with T- or Y- shaped ventral intrusion	No	No	<b>Yes</b>	No
Seed-coat lacking a red ethanol-soluble pigment (SCP)	Yes	Yes	Yes	Yes
Endosperm non-ruminate	Yes	Yes	Yes	Yes
Endosperm with small inner central ventral invagination	No	No	No	No



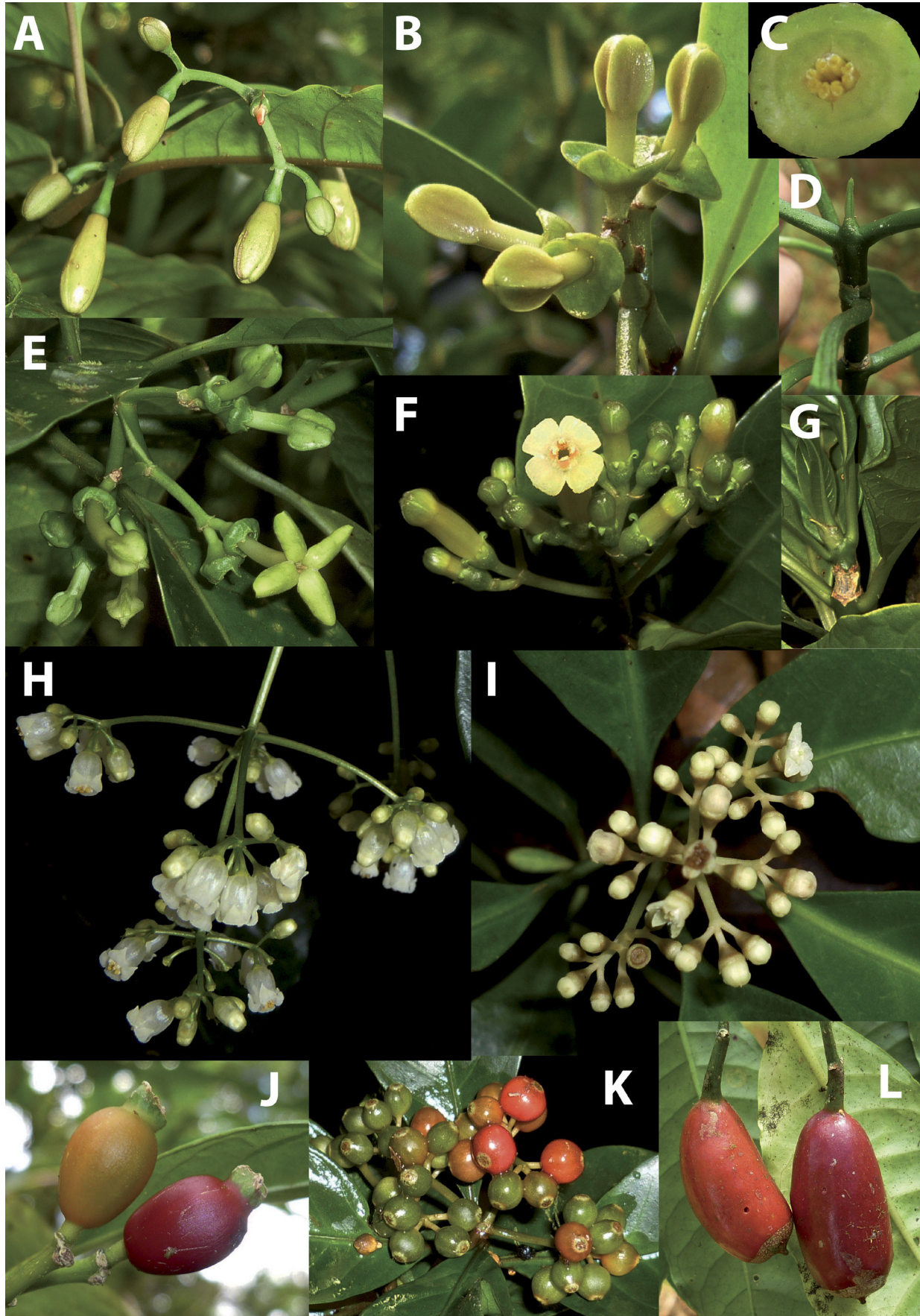
leptothyrsa subclade have a verticillate arrangement at each node (Fig. 3H). The morphology of *Hodgkinsonia frutescens* mostly matches that of *Psychotria leptothyrsa* and *P. aneityensis*. Unfortunately, the living specimen representing *P. sp.* [AUST] was unavailable and no information is available regarding its morphology. The Samoana subclade representatives have stipules that are papyraceous and calyptrate (Table 4). *Readea membranacea* Gillespie has the following autapomorphies that might explain its previous recognition as a distinct genus (Gillespie, 1930; Smith & Darwin, 1988): corolla and calyx fleshy (Fig. 3C); corolla and calyx tubes funnel-shaped and their lobes long and reflexed (Gillespie, 1930: fig. 49); calyx tube enclosing the corolla tube completely in bud and almost completely at anthesis (Fig. 3A; Gillespie, 1930: fig. 49); fruits long and oblongoid (Table 4; Fig. 3L). The carnea subclade is the most spectacular subclade because it contains species that possess: stipules calyptrate or lanceolate (Fig. 3G); aestivation reduplicate (Fig. 3B & E); calyx well developed,

inflated (bowl-shaped) or enlarged (plate-shaped), with erect lobes; and corolla funnel-shaped with long lobes (Table 4; Fig. 3B & E). The species are often morphologically similar and have the same general appearance, and this may explain difficulties encountered by taxonomists to circumscribe species, as exemplified by the polyphyletic *Psychotria carnea* (Fig. 2). The morphological study at the generic level reveals that species of clade G share a common set of characters (see the aforementioned list in the Results section and in Table 5), and these support its monophyly.

**Generic relationships between Neotropical *Margaritopsis* and clade G.** — As defined by Andersson (2001, 2002a) and Robbrecht & Manen (2006), the species of clade G show the typical combination of characters found in Palicoureeae (characters shaded grey in Table 5). These taxa are closely related to Neotropical *Margaritopsis*, as shown by our phylogenetic analyses, which reveals the inclusion of clade G in *Margaritopsis* (Fig. 1; Table 5). The generic description of *Margaritopsis*

... observed within the tribe in roman, and unique or discriminative for one or more genera in bold.

<i>Chassalia</i>	<i>Geophila</i>	<i>Hymenocoleus</i>	<i>Chazaliella</i>	Neotropical <i>Margaritopsis</i>	Clade G species
Shrubs / trees / epiphytes / climbers	<b>Creeping herbaceous plants with stolons</b>	<b>Creeping herbaceous plants with stolons / herbaceous</b>	Shrubs	Shrubs	Shrubs / small trees
Greenish brown	Greenish brown	Greyish black	Greyish	Pale yellow greenish	Pale yellow greenish
No	No	No	<b>Yes</b>	<b>Yes / no</b>	<b>No</b>
No	No	No	<b>Yes / no</b>	<b>Yes / no</b>	<b>Yes / no</b>
Entire or bilobed, free or sheathing	Bilobed or entire	<b>Bilobed, with a membranous sheath inside</b>	Entire, bilobed or lacerate	Entire, bilobed or dentate, sometimes sheathing	Entire, sheathing or calyptrate
Yes	Yes	Yes	Yes	Yes	Yes
<b>Yes (corky)</b>	No	No	<b>Yes (corky)</b>	<b>Yes</b>	<b>Yes</b>
<b>Yes</b>	No	No	<b>Yes</b>	<b>Yes</b>	<b>Yes</b>
<b>Yes</b>	No	No	No	No	No
<b>Yes / no</b>	No	No	No	No	No
<b>White / brightly coloured</b>	White, creamy to yellow-green	White, creamy to yellow-green	White, creamy to yellow-green	White, creamy to yellow-green	White, creamy to yellow-green
No	No	No	No	No	No
<b>Red / blue / black</b>	<b>Red / blue / black</b>	Orange / red	Orange / red	Orange / red	Orange / red
Hemispherical / spherical	Hemispherical	Hemispherical	Hemispherical	Hemispherical	Hemispherical
<b>Yes</b>	No	<b>Yes</b>	No	No	No
Yes	No	Yes	Yes	Yes	Yes
1 basal median dorsal + 2 marginal	Lacking	2 basal dorsal + a funicular pore	2 basal marginal ventral	2 basal marginal ventral (+ some dorsal slits)	2 basal marginal ventral
No	No	No	No	No	No
Yes	Yes	Yes	Yes	Yes	Yes
Yes	Yes	Yes	Yes	Yes	Yes
No	No	No	<b>Yes / no</b>	<b>Yes / no</b>	<b>Yes</b>





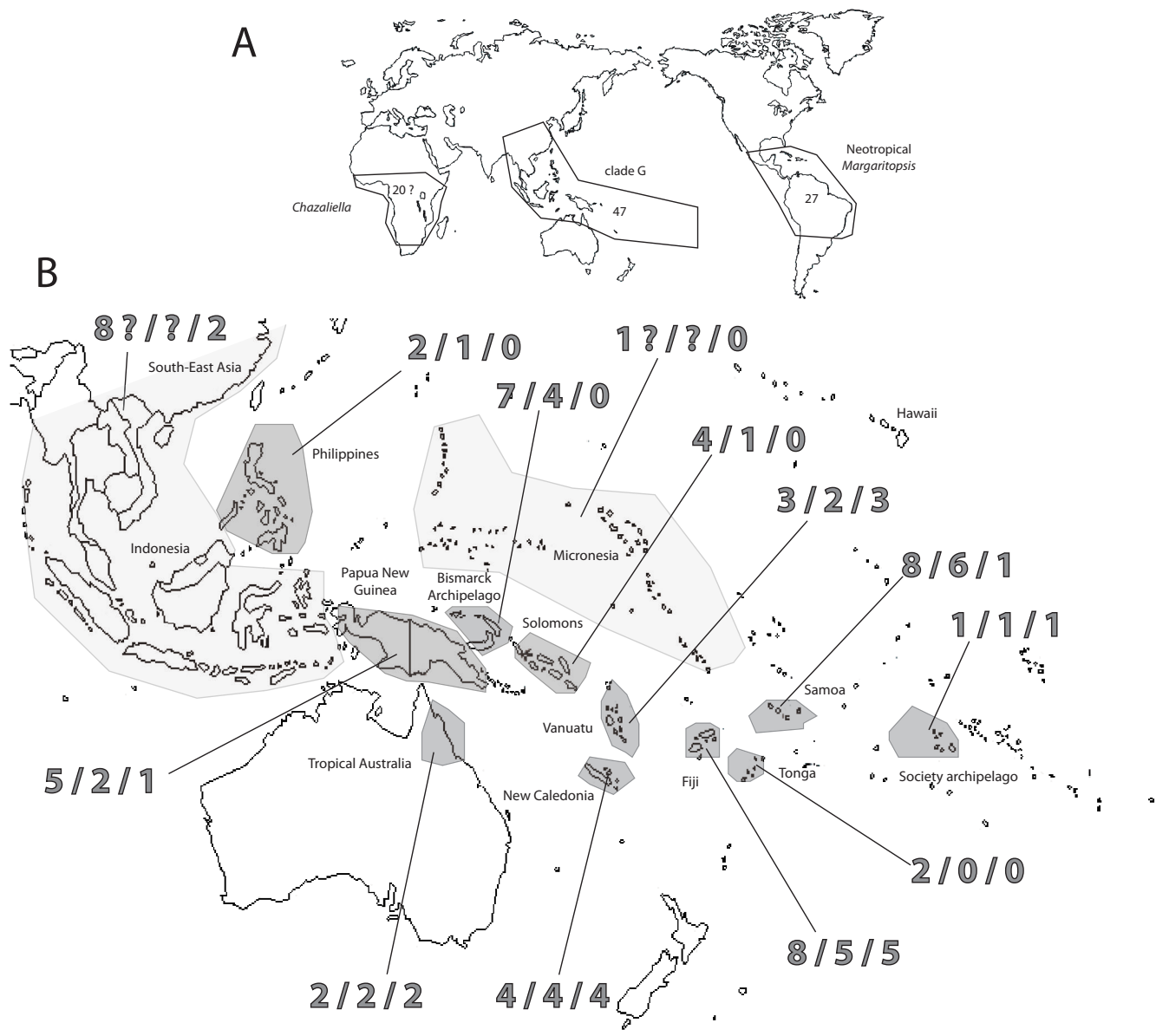
**Table 6.** Species that belong to or are attributed to clade G based on molecular evidence and morphological investigation. Type specimens that were consulted in herbaria are indicated in bold, and those observed as images in roman.

Region	Name	Type seen	Taxonomic treatment
Australia	<i>Hodgkinsonia frutescens</i> C.T. White		
Fiji	<i>Psychotria amoena</i> A.C. Sm.	X	Smith & Darwin, 1988
Vanuatu	<i>Psychotria aneityensis</i> Guillaumin	X	
Fiji	<i>Psychotria archboldiana</i> Fosberg	X	Smith & Darwin, 1988
The Philippines	<i>Psychotria balabacensis</i> Merr.	X	Sohmer & Davis, 2007
Fiji / Tonga	<i>Psychotria carnea</i> (G. Forst.) A.C. Sm.		Whistler, 1986, Smith & Darwin, 1988
Samoa	<i>Psychotria chlorocalyx</i> K. Schum.	X	Whistler, 1986
New Caledonia	<i>Psychotria collina</i> Labill.	X	
Bismarck Archipelago	<i>Psychotria damasiana</i> Sohmer		Sohmer, 1988
Fiji	<i>Psychotria evansensis</i> A.C. Sm.	X	Smith & Darwin, 1988
Borneo / Java / Sumatera	<i>Psychotria expansa</i> Blume		
Java to Lesser Sunda Islands	<i>Psychotria extensa</i> Miq.		
Fiji / Samoa / Tonga	<i>Psychotria forsteriana</i> A. Gray	X	Whistler, 1986, Smith & Darwin, 1988
Bismarck Archipelago, New Guinea	<i>Psychotria galorei</i> Sohmer	X	Sohmer, 1988
Samoa	<i>Psychotria geminodens</i> K. Schum.	X	Whistler, 1986
New Guinea	<i>Psychotria goodenoughiensis</i> Sohmer	X	Sohmer, 1988
Java	<i>Psychotria horsfieldiana</i> Miq.		
Fiji	<i>Psychotria incompta</i> A.C. Sm.	X	Smith & Darwin, 1988
Society Archipelago	<i>Psychotria lepiniana</i> (Baill. ex Drake) Drake	X	
Malesia to West Pacific	<i>Psychotria leptothyrsa</i> Miq.	X	Sohmer, 1988
New Caledonia	<i>Psychotria lyciiflora</i> (Baill.) Schltr.	X	
New Guinea, the Philippines	<i>Psychotria membranifolia</i> Bartl. ex DC.		Sohmer, 1988, Sohmer & Davis, 2007
Solomons	<i>Psychotria merrilliana</i> Sohmer		Sohmer, 1988
Bismarck Archipelago	<i>Psychotria monopedicellata</i> Sohmer	X	Sohmer, 1988
SE China to tropical Asia / (New Guinea?)	<i>Psychotria montana</i> Blume		
Bismarck Archipelago	<i>Psychotria novohiberniensis</i> Sohmer	X	Sohmer, 1988
New Caledonia	<i>Psychotria oleoides</i> (Baill.) Schltr.	X	
Fiji / Samoa	<i>Psychotria oncocarpa</i> K. Schum.	X	Whistler, 1986, Smith, 1988
New Guinea	<i>Psychotria purariensis</i> Sohmer	X	Sohmer, 1988
Indo-China to West Malesia	<i>Psychotria rostrata</i> Blume		
Bismarck Archipelago	<i>Psychotria saidoriensis</i> Sohmer	X	Sohmer, 1988
Samoa	<i>Psychotria samoana</i> K. Schum.	X	Whistler, 1986
Samoa	<i>Psychotria savaiiensis</i> Rech.	X	Whistler, 1986
Bismarck Archipelago, Solomons	<i>Psychotria schmielei</i> Warb.	X	Sohmer, 1988
Samoa	<i>Psychotria sclerocarpa</i> Whistler	X	Whistler, 1986
South China to Vietnam	<i>Psychotria straminea</i> Hutch. in C.S. Sargent		
Solomons / (Vanuatu?)	<i>Psychotria trichostoma</i> Merr. & L.M. Perry	X	Sohmer, 1988
Samoa	<i>Psychotria vaupelii</i> Whistler		Whistler, 1986
Indo-China	<i>Psychotria vietnamensis</i> Ruhsam	X	
New Caledonia	<i>Psychotria</i> sp. NC		
Vanuatu	<i>Psychotria</i> sp. V		
Fiji	<i>Readea membranacea</i> Gillespie	X	Smith & Darwin, 1988

◀ **Fig. 3.** Examples of species of the five subclades of clade G and the *Readea* lineage. **A**, *Readea membranacea* Gillespie (Barrabé & al. 1128, NOU); **B**, *Psychotria* sp., carnea subclade (Barrabé 1060, NOU); **C**, *Readea membranacea* (Barrabé & al. 1128, NOU); **D**, *Readea membranacea* (Barrabé & al. 1128bis, NOU); **E**, *Psychotria archboldiana* Fosberg (Barrabé & al. 1123a, NOU); **F**, *Psychotria lyciiflora* (Baill.) Schltr. (Barrabé & Bariole 747, NOU); **G**, *Psychotria* sp., carnea subclade (Barrabé & al. 1126, NOU); **H**, *Hodgkinsonia frutescens* C.T. White (Baba & al. 786, NOU); **I**, *Psychotria forsteriana* A. Gray (Barrabé & al. 1065, NOU); **J**, *Psychotria* sp., carnea subclade (Barrabé & al. 1123bis, NOU); **K**, *Psychotria forsteriana* (Buerki & al. 162, NOU); **L**, *Readea membranacea* (Barrabé & al. 1128bis). — Credits: A–G, I–L: L. Barrabé; H: F. Rigault.

proposed by Andersson (2001) and Taylor (2005) mostly includes the morphology found in species of clade G (cf. generic characters shown in Table 5), even though some taxa have features that are unique or rare in Palicoureeae. For instance, the carnea subclade has winged buds (Fig. 3B & E), a character shared with several species of *Chassalia* (Piesschaert, 2001; Piesschaert & al., 2001). We could not find any morphological characters that would allow the species of clade G to be separated from Neotropical *Margaritopsis* (Table 5). Consequently, there is no reason to consider that the species of clade G constitute a genus distinct from *Margaritopsis*. On this basis we

suggest that the circumscription and characterization of *Margaritopsis* should be expanded to incorporate the 19 species of clade G as identified here, and include the 28 additional species we have attributed to the group (Table 6). The adjustments to the characterization of *Margaritopsis* would need to include the characters identified as unique for each internal group of clade G (see above; Table 4). We refrain from proposing a new formal description of the genus in the present study, in lieu of further taxonomic work, and especially for species from South-East Asia and Indonesia. If we accept that *Margaritopsis* is paraphyletic without the inclusion of clade G species, at



**Fig. 4. A**, Geographical distribution and species richness of clade G, Neotropical *Margaritopsis* and African *Chazaliella*. **B**, Species distribution of clade G in South-East Asia, Malesia, tropical Australia and tropical South Pacific. Areas where the species diversity is known are shaded in dark grey, where it is unknown in light grey. For each area the numbers indicate total number of species present / endemic species / species sampled in this study, respectively. Information for total number of species and number of endemics was generated from herbarium studies and published works (Whistler, 1986; Smith & Darwin, 1988; Sohmer, 1988; Fosberg & al., 1993; Sohmer & Davis, 2007; Chen & Taylor, 2011).

least 46 new combinations or new names are required, as most of these species are presently placed in *Psychotria* (Table 6). *Readea* (Gillespie, 1930) and its type species have already been placed in *Margaritopsis* (Andersson, 2001, 2002c). *Hodgkinsonia frutescens* also needs to be formally placed in *Margaritopsis*. Phylogenetic analyses have placed the type species of *Hodgkinsonia* (*H. ovatiflora* F. Muell.) in tribe Guettardeae (Cinchonoideae subfamily; Manns & Bremer, 2010), and consequently this genus will not be synonymized with *Margaritopsis*. Taxonomic and nomenclatural implications related to these new findings will be formalized in a future publication (Barrabé & al., in prep.) once the nomenclatural details have been carefully checked.

**Major biogeographical patterns within clade G.** — The phylogenetic topology suggests that Palicoureeae have colonized the AMP region at least three times in the following lineages: *Chassalia*, *Geophila*, and clade G (Fig. 1). Concerning the origin and diversification of clade G, three geographical levels can be examined.

Firstly, at a large geographical scale, the close relationships between a clade of the AMP region and Neotropical species (composed of *Margaritopsis* taxa; Figs. 1 & 4) requires complex assumptions. Indeed, considering the shape of our phylogenetic tree, three hypotheses could be evaluated for the pantropical distribution of the *Margaritopsis*/clade G/*Chazaliella* clade, involving three different main dispersal routes: (1) East–West long-distance dispersal from the Neotropics to the AMP region; (2) continuous West–East dispersal from the Neotropics to the AMP region through Africa; (3) dispersal from Africa to both the Neotropics and the AMP region. Additional sampling of African *Chazaliella* and Neotropical *Margaritopsis* is necessary to test these three hypotheses by placing these species in future biogeographical analyses, as only 17 species of AMP *Psychotria*, *Readea membranacea*, *Hodgkinsonia frutescens*, one of 20 species of African *Chazaliella*, and five of 27 Neotropical *Margaritopsis* have so far been included in phylogenetic studies. Although uncommon in Rubiaceae, a similar pattern was observed in the Chiococceae tribe, which includes two tropical South Pacific lineages, one consisting of *Morierina* Vieill. and *Thiollierea* Montrouz. (as *Bikkia* Reinw. p.p.) and the second associating *Badusa* A. Gray and *Bikkia* p.p., nested within a diversified Neotropical clade (Motley & al., 2005; Manns & Bremer, 2010). In *Augusta* Pohl two of the four species occur in the Neotropics, whereas the two others are found in New Caledonia and in Fiji (Kirkbride, 1997).

Secondly, a biogeographical history can be postulated from the internal phylogenetic topology of clade G (Fig. 2). The Vietnamese subclade (from South-East Asia) is placed as sister to all remaining species of clade G. The grouping of the carnea and Samoana subclades and *Readea membranacea* allows us to delimit a Polynesian and Fijian clade. The collina subclade (from New Caledonia and Vanuatu) and leptothyrsa subclade (from Malesia, Melanesia and Australia) are inserted between these two latter monophyletic groups. This topology may imply the existence of a dispersal route between mainland South-East Asia (western part of the AMP region) and tropical South Pacific islands (eastern part) via Malesia and Melanesia

(middle part), as commonly observed in other plant groups (Fig. 4; Keppel & al., 2009).

Thirdly, and at a yet finer scale, within each of the subclades of clade G, subsequent dispersals to neighbouring islands seem to have occurred and contributed to the current geographic distribution shown in Fig. 4. The nested placement of the Tahitian *Psychotria lepiniana* within a Fijian/Tongan grade, composed by the carnea subclade and the *Readea* lineage, could be the result of dispersal from the western to the central Pacific Ocean (Fig. 2). As species from tropical Australia are nested within a Malesian/Melanesian grade (with *P. aneityensis* and *P. leptothyrsa*), only one colonization event seems to have occurred in tropical Australia from the Malesian or the Melanesian area (Fig. 2). The placement of *P. sp. 'V'* from Vanuatu nested among New Caledonian species in the 'collina subclade' (Fig. 2) is likely to be the result of dispersal from New Caledonia, a feature also observed in other groups (e.g., *Geissois* Labill. or *Schefflera* J.R. Forst. & G. Forst.; Pillon, 2011; Plunkett & Lowry, 2012).

## ■ PERSPECTIVES

The phylogenetic analyses and morphological framework presented here provides an improved knowledge for Palicoureeae representatives of the Old World, specifically from the AMP region and comprising the clade we have labelled as clade G. It is clear that species of this clade have strong affinities with the Neotropical *Margaritopsis* and should be merged with it when adequate nomenclatural work has been done. Different kinds of biogeographical processes seem to have been involved in shaping the current species richness in the AMP region for the group, and these deserve to be fully investigated by expanding taxon sampling, undertaking appropriate analyses, and by testing different biogeographical models (Buerki & al., 2011; Ronquist & Sanmartin, 2011). Otherwise the combination of morphological homogeneity, the large geographical range in the AMP region, the high ecological plasticity, and low local species richness, indicate a special adaptive strategy for the species of clade G, in which dispersal and establishment is more important than the ability to radiate significantly in each archipelago and landmass of the area.

## ■ ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to the members of the Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Végétale Appliquées and the herbarium at IRD Nouméa (NOU), especially Frédéric Rigault, Gilles Dagostini, Williams Nigote, Tanguy Jaffré, Jacqueline Fambart-Tinel, Michèle Magat and Céline Grignon. We thank Yumiko Baba and Darren Crayn (Tropical Australian Herbarium of Cairns, James Cook University), Marika V. Tuiwawa, Alifereti Naikatini and Fiona Tuiwawa (South Pacific Regional Herbarium, University of the South Pacific of Suva), Isaac A. Rounds (Conservation International, Fiji), Christopher Davidson and Sharon Christoph, Martin Callmander and Pete Lowry (Missouri Botanical Garden, Saint Louis) for their unconditional assistance



with Australian and Fijian fieldworks. We thank Clarisse Majorel and Laure Hannibal (Laboratoire des Symbioses Tropicales Méditerranéennes, IRD Nouméa) for their help in the laboratory; Edith Kapinos and Laszlo Csiba (Royal Botanic Gardens [RBG], Kew), Sylvain Razafimandimbison, and Birgitta Bremer (Bergius Foundation, Stockholm) for assisting us with access to DNA samples, and Yohan Pillon (University of Hawaii at Hilo) for his comments and advice on this study and an earlier version of the manuscript. We are also grateful to the curators and the staff of the herbaria of the Museum National d'Histoire Naturelle de Paris (Jean-Noël Labat †), and RBG Kew (Nina M. Davies and Sally E. Dawson), for their help accessing collections. For permission to conduct fieldwork, collect and export specimens we thank the Direction de l'Environnement of the Province Sud and the Direction du Développement économique et de l'Environnement of the Province Nord in New Caledonia, the Department of Environment and Resource Management of the Queensland Government in Australia, and the Department of Environment of the Government of Fiji. Material from Santo (Vanuatu) was collected during the Santo2006 expedition. Part of this work was funded through the BIONEACAL and ULTRABIO projects supported by a grant from the French *Agence Nationale de la Recherche*. We also wish to thank two anonymous reviewers for providing useful comments that have improved the manuscript.

## ■ LITERATURE CITED

- Aldrich, J., Cherney, B.W., Merlin, E. & Christopherson, L. 1988. The role of insertions / deletions in the evolution of the intergenic region between *psbA* and *trnH* in the chloroplast genome. *Curr. Genet.* 14: 137–146.
- Andersson, L. 2001. *Margaritopsis* (Rubiaceae, Psychotriaceae) is a pan-tropical genus. *Syst. & Geogr. Pl.* 71: 73–85.
- Andersson, L. 2002a. Relationships and generic circumscription in the *Psychotria* complex (Rubiaceae, Psychotriaceae). *Syst. & Geogr. Pl.* 72: 167–202.
- Andersson, L. 2002b. Re-establishment of *Carapichea* (Rubiaceae, Psychotriaceae). *Kew Bull.* 57: 363–374.
- Andersson, L. 2002c. Validation of three new combinations in *Margaritopsis* (Rubiaceae, Psychotriaceae). *Syst. & Geogr. Pl.* 72: 230.
- Andersson, L. & Rova, J.H.E. 1999. The *rps16* intron and the phylogeny of Rubioideae (Rubiaceae). *Pl. Syst. Evol.* 214: 161–186.
- Baldwin, B.G., Sanderson, M.J., Porter, J.M., Wojciechowski, M.F., Campbell, C.S. & Donoghue, M.J. 1995. The ITS region of nuclear ribosomal DNA: A valuable source of evidence on angiosperm phylogeny. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 82: 247–277.
- Bone, R.E., Strijk, J.S., Fritsch, P.W., Buerki, S., Strasberg, D., Thebaud, C. & Hodgkinson, T.R. 2012. Phylogenetic inference of *Badula* (Primulaceae), a rare and threatened genus endemic to the Mascarene Archipelago. *Bot. J. Linn. Soc.* 169: 284–296.
- Bremer, B. 2009. A review of molecular phylogenetic studies of Rubiaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 96: 4–26.
- Bremer, B. & Eriksson, T. 2009. Timetree of Rubiaceae – Phylogeny and dating the family, subfamilies and tribes. *Int. J. Pl. Sci.* 170: 766–793.
- Bremer, B. & Manen, J.-F. 2000. Phylogeny and classification of the subfamily Rubioideae (Rubiaceae). *Pl. Syst. Evol.* 225: 43–72.
- Buerki, S., Forest, F., Alvarez, N., Nylander, J.A.A., Arrigo, N. & Sanmartín, I. 2011. An evaluation of new parsimony-based versus parametric inference methods in biogeography: A case study using the globally distributed plant family Sapindaceae. *J. Biogeogr.* 38: 531–550.
- Chen, T. & Taylor, C.M. 2011. Rubiaceae. Pp. 5–368 in: Chen, T., Luo, X., Zhu, H., Taylor, C.M., Ehrendorfer, F., Lantz, H., Funston, M. & C. Puff (eds.), *Flora of China*, vol. 19. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press. [http://www.efloras.org/volume\\_page.aspx?volume\\_id=2019&flora\\_id=2](http://www.efloras.org/volume_page.aspx?volume_id=2019&flora_id=2).
- Criscuolo, A. & Gribaldo, S. 2010. BMGE (Block Mapping and Gath-ering with Entropy): A new software for selection of phylogenetic informative regions from multiple sequence alignments. *B. M. C. Evol. Biol.* 10: 210, doi: 10.1186/1471-2148-10-210.
- Davis, A.P. & Bridson, D.M. 2001. A taxonomic revision of the genus *Dolianthus* (Rubiaceae). *Blumea* 46: 421–446.
- Davis, A.P. & Bridson, D.M. 2004. A revision of the genus *Amara-carpus* (Rubiaceae, Psychotriaceae). *Blumea* 49: 25–68.
- Davis, A.P., Bridson, D., Jarvis, C. & Govaerts, R. 2001. The typification and characterization of the genus *Psychotria* L. (Rubiaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 135: 35–42.
- Davis, A.P., Govaerts, R., Bridson, D.M., Ruhsam, R., Moat, J. & Brummitt, N.A. 2009. A global assessment of distribution, diversity, endemism and taxonomic effort in the Rubiaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 96: 68–78.
- Davis, A.P., Tosh, J., Ruch, N. & Fay, M.F. 2011. Growing coffee: *Psilanthus* (Rubiaceae) subsumed on the basis of molecular and morphological data; Implications for the size, morphology, distribution and evolutionary history of *Coffea*. *Bot. J. Linn. Soc.* 167: 357–377.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783–791.
- Fosberg, F.R., Sachet, M.-H. & Oliver, R.L. 1993. Flora of Micronesia, pt. 5, Bignoniaceae-Rubiaceae. *Smithsonian Contr. Bot.* 81: 1–135.
- Frodin, D. 2004. History and concepts of big plant genera. *Taxon* 53: 741–752.
- Gillespie, J.W. 1930. New plants from Fiji. I. *Bernice P. Bishop Mus. Bull.* 74: 1–41.
- Govaerts, R., Ruhsam, M., Andersson, L., Robbrecht, E., Bridson, D., Davis, A.P., Schanzer, I. & Sonke, B. 2011. *World checklist of Rubiaceae*. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. <http://apps.kew.org/wcsp/> (accessed 1 Jan. 2012).
- Hooker, J.D. 1873. Rubiaceae. Pp. 7–151 in: Bentham, G. & Hooker, J.D. (eds.), *Genera plantarum*, vol. 2. London: Lovell Reeve, Williams & Norgate.
- Keppel, G., Lowe, A.J. & Possingham, H.P. 2009. Changing perspectives on the biogeography of the tropical South Pacific: Influences of dispersal, vicariance and extinction. *J. Biogeogr.* 36: 1035–1054.
- Kim, K.-J. & Jansen, R.K. 1995. *ndhF* sequence evolution and the major clades in the sunflower family. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 92: 10379–10383.
- Kirkbride, J.H. 1997. Manipulus Rubiacearum – VI. *Brittonia* 49: 354–379.
- Manns, U. & Bremer, B. 2010. Towards a better understanding of intertribal relationships and stable tribal delimitations within Cinchonoideae s.s. (Rubiaceae). *Molec. Phylogeny. Evol.* 56: 21–39.
- Motley, T.J., Wurdack, K.J. & Delprete, P.G. 2005. Molecular systematics of the Chiococceae-Catesbaeae complex (Rubiaceae): Flower and fruit evolution and systematic implications. *Amer. J. Bot.* 92: 316–329.
- Mouly, A., Razafimandimbison, S.G., Khodabandeh, A. & Bremer, B. 2009. Phylogeny and classification of the species-rich pan-tropical showy genus *Ixora* (Rubiaceae-Ixoreae) with indications of geographical monophyletic units and hybrids. *Amer. J. Bot.* 96: 686–706.
- Mueller-Dombois, D. & Fosberg, F.R. 1998. *Vegetation of the tropical Pacific islands*. New York: Springer.
- Nepokroeff, M., Bremer, B. & Sytsma, K.J. 1999. Reorganization of the genus *Psychotria* and tribe Psychotriaceae (Rubiaceae) inferred from ITS and *rbcl* sequence data. *Syst. Bot.* 24: 5–27.
- Nepokroeff, M., Sytsma, K.J., Wagner, W.L. & Zimmer, E.A. 2003. Reconstructing ancestral patterns of colonization and dispersal

- in the Hawaiian understory tree genus *Psychotria* (Rubiaceae): A comparison of parsimony and likelihood approaches. *Syst. Biol.* 52: 820–838.
- Nylander, J.A.A., Ronquist, F., Huelsenbeck, J.P. & Nieves-Aldrey, J.L.** 2004. Bayesian phylogenetic analysis of combined data. *Syst. Biol.* 53: 47–67.
- Oxelman, B., Liden, M. & Berglund, D.** 1997. Chloroplast *rps16* intron phylogeny of the tribe Sileneae (Caryophyllaceae). *Pl. Syst. Evol.* 206: 393–410.
- Petit, E.** 1964. Les espèces Africaines du genre *Psychotria* L. (Rubiaceae) – I. *Bull. Jard. Bot. État Bruxelles* 34: 1–229.
- Petit, E.** 1966. Les espèces Africaines du genre *Psychotria* L. (Rubiaceae) – II. *Bull. Jard. Bot. État Bruxelles* 36: 65–190.
- Piesschaert, F.** 2001. *Carpology and pollen morphology of the Psychotriaceae (Rubiaceae-Rubioideae)*. Dissertation, Katholieke Universiteit Leuven, Leuven, Belgium.
- Piesschaert, F., Robbrecht, E., Poulsen, A.D. & Smets, E.** 1999. Pyrene and pollen observations in the pantropical genus *Geophila* (Rubiaceae-Psychotriaceae). *Nordic J. Bot.* 19: 93–100.
- Piesschaert, F., Robbrecht, E. & Smets, E.** 2001. Patterns in pyrenes: The systematic significance of pyrene morphology in *Chassalia* (Rubiaceae-Psychotriaceae) and related genera. *Flora* 196: 121–131.
- Pillon, Y.** 2011. Focus on *Geissois* (Cunoniaceae): Another example of the Melanesian connection. Pp. 93–94 in: Bouchet, P., Le Guyader, H. & Pascal, O. (eds.), *The natural history of Santo*. Paris, Marseille: Muséum National d'Histoire Naturelle, Institut de Recherche pour le Développement, Pro-Natura International.
- Plunkett, G.M. & Lowry, P.P., II** 2012. Phylogeny and diversification in the Melanesian *Schefflera* clade (Araliaceae) based on evidence from nuclear rDNA spacers. *Syst. Bot.* 37: 279–291.
- Popp, M. & Oxelman, B.** 2001. Inferring the history of the polyploid *Silene aegaea* (Caryophyllaceae) using plastid and homoeologous nuclear DNA sequences. *Molec. Phylogen. Evol.* 20: 474–481.
- Posada, D.** 2008. jModelTest: Phylogenetic model averaging. *Molec. Biol. Evol.* 25: 1253–1256.
- Rambaut, A. & Drummond, A.J.** 2007. Tracer, version 1.5. Program distributed by the authors. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer/>.
- Razafimandimbison, S.G. & Bremer, B.** 2002. Phylogeny and classification of Naucleaeae s.l. (Rubiaceae) inferred from molecular (ITS, *rbcL*, and *trnT-F*) and morphological data. *Amer. J. Bot.* 89: 1027–1041.
- Razafimandimbison, S.G. & Bremer, B.** 2011. Nomenclatural changes and taxonomic notes in the tribe Morindeae (Rubiaceae). *Adansonia* 33: 283–309.
- Razafimandimbison, S.G., Kellogg, E.A. & Bremer, B.** 2004. Recent origin and phylogenetic utility of divergent ITS putative pseudogenes: A case study from Naucleaeae (Rubiaceae). *Syst. Biol.* 53: 177–192.
- Razafimandimbison, S.G., Rydin, C. & Bremer, B.** 2008. Evolution and trends in the Psychotriaceae alliance (Rubiaceae) – A rarely reported evolutionary change of many-seeded carpels from one-seeded carpels. *Molec. Phylogen. Evol.* 48: 207–223.
- Robbrecht, E.** 1975. *Hymenocoleus*, a new genus of Psychotriaceae (Rubiaceae) from tropical Africa. *Bull. Jard. Bot. Natl. Belg.* 45: 273–300.
- Robbrecht, E.** 1988. Tropical woody Rubiaceae. *Opera Bot. Belg.* 1: 1–271.
- Robbrecht, E. & Manen, J.-F.** 2006. The major evolutionary lineages of the coffee family (Rubiaceae, angiosperms). Combined analysis (nDNA and cpDNA) to infer the position of *Coptosapelta* and *Luculia*, and supertree construction based on *rbcL*, *rps16*, *trnL-trnF* and *atpB-rbcL* data. A new classification in two subfamilies, Cinchonoideae and Rubioideae. *Syst. & Geogr. Pl.* 76: 85–146.
- Ronquist, F. & Huelsenbeck, J.P.** 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572–1574.
- Ronquist, F. & Sanmartín, I.** 2011. Phylogenetic methods in biogeography. *Annual Rev. Ecol. Evol. Syst.* 42: 441–464.
- Rydin, C., Razafimandimbison, S.G. & Bremer, B.** 2008. Rare and enigmatic genera (*Dunnia*, *Schizocolea*, *Colleteocema*), sisters to species-rich clades: Phylogeny and aspects of conservation biology in the coffee family. *Molec. Phylogen. Evol.* 48: 74–83.
- Rydin, C., Razafimandimbison, S.G., Khodabandeh, A. & Bremer, B.** 2009. Evolutionary relationships in the Spermaceae alliance (Rubiaceae) using information from six loci: Insights into systematic affinities of *Neohymenopogon* and *Mouretia*. *Taxon* 58: 793–810.
- Sanderson, M.J. & Doyle, J.J.** 1992. Reconstruction of organismal and gene phylogenies from data on multigene families: Concerted evolution, homoplasy, and confidence. *Syst. Biol.* 41: 4–17.
- Sang, T., Crawford, D.J. & Stuessy, T.F.** 1997. Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogeography of *Paeonia* (Paeoniaceae). *Amer. J. Bot.* 84: 1120–1136.
- Sauvage, F.A.** 1869. Flora Cubana. Revisio Catalogi Grisebachiani vel index plantarum cubensium. *Anales Acad. Ci. Med. Habana* 6: 146–147.
- Shaw, J., Lickey, E., Beck, J.T., Farmer, S.B., Liu, W., Miller, J., Siripun, K.C., Winder, C.T., Schilling, E.E. & Small, R.L.** 2005. The tortoise and the hare II: Relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis. *Amer. J. Bot.* 92: 142–166.
- Shimodaira, H. & Hasegawa, M.** 1999. Multiple comparisons of log-likelihoods with applications to phylogenetic inference. *Molec. Biol. Evol.* 16: 1114–1116.
- Smith, A.C. & Darwin, S.P.** 1988. Rubiaceae. Pp. 143–376 in: Smith, A.C. (ed.), *Flora vitiensis nova: A new flora of Fiji*, vol. 4. Lawai: National Tropical Botanical Garden.
- Sohmer, S.H.** 1988. The nonclimbing species of the genus *Psychotria* (Rubiaceae) in New Guinea and the Bismarck Archipelago. *Bishop Mus. Bull. Bot.* 1: 1–339.
- Sohmer, S.H. & Davis, A.P.** 2007. The genus *Psychotria* (Rubiaceae) in the Philippine Archipelago. *Sida Bot. Misc.* 27: 1–247.
- Steyermark, J.A.** 1972. Rubiaceae. Pp. 227–832 in: Maguire, B. & Collaborators (eds.), *The botany of the Guayana Highland*, Part IX. *Mem. New York Bot. Gard.* 23: 1–832.
- Swofford, D.L.** 2002. PAUP\*: Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods), version 4.0 Beta. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.
- Taberlet, P., Gielly, L., Pautou, G. & Bouvet, J.** 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Pl. Molec. Biol.* 17: 1105–1109.
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M. & Kumar, S.** 2011. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molec. Biol. Evol.* 28: 2731–2739.
- Tate, J.A. & Simpson, B.B.** 2003. Paraphyly of *Tarasa* (Malvaceae) and diverse origins of the polyploid species. *Syst. Bot.* 28: 723–737.
- Taylor, C.M.** 1996. Overview of the Psychotriaceae (Rubiaceae) in the Neotropics. *Opera Bot. Belg.* 7: 261–270.
- Taylor, C.M.** 1997. Conspectus of the genus *Palicourea* (Rubiaceae: Psychotriaceae) with the description of some new species from Ecuador and Colombia. *Ann. Missouri. Bot. Gard.* 84: 224–262.
- Taylor, C.M.** 2001. Overview of the Neotropical genus *Notopteleura* (Rubiaceae: Psychotriaceae), with the description of some new species. *Ann. Missouri. Bot. Gard.* 88: 478–515.
- Taylor, C.M.** 2005. *Margaritopsis* (Rubiaceae, Psychotriaceae) in the Neotropics. *Syst. & Geogr. Pl.* 75: 161–177.
- Taylor, C.M.** 2010. The genus *Carapichea* (Rubiaceae, Psychotriaceae). Fifth international Rubiaceae and Gentianales Conference, 6–10 September, Stockholm, Sweden. [Oral presentation.]
- Taylor, C.M. & Zappi, D.** 2006. 162. Rubiaceae (part 5), Tribe 18. Psychotriaceae (2). Vol. 79 of: Persson, C. & Ståhl, B. (eds.), *Flora of Ecuador*. Gothenburg: Department of Plant and Environmental Sciences, University of Gothenburg, in co-operation with Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.



**Verdcourt, B.** 1975. Studies in the Rubiaceae-Rubioideae for the 'Flora of tropical East Africa': I. *Kew Bull.* 30: 247–326.

**Verdcourt, B.** 1977. A synopsis of the genus *Chazaliella* (Rubiaceae-Psychotriaceae). *Kew Bull.* 31: 788–818.

**Whistler, W.A.** 1986. A revision of *Psychotria* (Rubiaceae) in Samoa. *J. Arnold Arbor.* 67: 341–370.

**Zappi, D.** 2003. Revision of *Rudgea* (Rubiaceae) in southeastern and southern Brazil. *Kew Bull.* 58: 513–596.

**Zarrei, M., Wilkin, P., Ingrouille, M.J., Leitch, I.J., Buerki, S., Fay, M.F. & Chase, M.W.** 2012. Speciation and evolution in the *Gagea reticulata* species complex (Tulipeae; Liliaceae). *Molec. Phylog. Evol.* 62: 624–639.

**Appendix 1.** Sequences produced in this study and those previously published. Taxa, voucher information, and GenBank accession numbers. GenBank accession numbers are in the following order: ITS, *ndhF*, *rps16*, *trnH-psbA*, *trnT-F*. Newly generated sequences are indicated with an asterisk. The superscript numbers refer to the publication where the sequences were first published: <sup>1</sup>Nepokroeff & al. (1999), <sup>2</sup>Andersson (2001), <sup>3</sup>Andersson (2002b), <sup>4</sup>Rydin & al. (2008), <sup>5</sup>Razafimandimbison & al. (2008), <sup>6</sup>Andersson & Rova (1999), <sup>7</sup>Andersson (GenBank, unpub.), <sup>8</sup>Andersson & Taylor (GenBank, unpub.).

*Amaracarpus nematopodus* (F. Muell.) P.I. Forst. 1, Australia, Queensland, Atherton Tableland, *Barrabé & al. 1030* (NOU), JX155060\*, JX155105\*, JX155152\*, JX155192\*, JX155011\*, 2, Vanuatu, Iles Torres, Hiu, *Pillon 1072* (NOU), JX155074\*, JX155119\*, JX155166\*, –, JX155026\*. *Carapichea affinis* (Standl.) L. Andersson, America, –, AF072021<sup>1</sup>, –, AF370039<sup>2</sup>, –, *Carapichea ipecauanha* (Brot.) J. Andersson, America, –, AF072020<sup>1</sup>, –, AF370040<sup>2</sup>, –, *Carapichea ligularis* (Rudge) Delprete, French Guiana, –, AF149390<sup>8</sup>, –, AF147567<sup>2</sup>, –, *Chassalia catatii* Drake ex Bremek., Madagascar, *Razafimandimbison 480* (UPS), AM945218<sup>8</sup>, AM945283<sup>5</sup>, AM945331<sup>5</sup>, –, AM945363<sup>5</sup>. *Chassalia sp. 1* MADAG, Madagascar, Antsiranana, Diana, *Callmander 307* (K), JX155100\*, JX155147\*, –, JX155054\*. *Chassalia sp. 2* MADAG, Madagascar, Antsiranana Province, Montagne d'Ambre, 1030 m, *Ramandimbimana 140* (K), JX155092\*, JX155138\*, JX155181\*, –, *Chassalia sp. 1* VIET, Vietnam, Hoa Binh Province, Mai Chau District, Pa co, the forest along main road from Hoa Binh to son La, 942 m, *HNK 610* (K), JX155087\*, JX155132\*, JX155177\*, JX155218\*, JX155039\*. *Chassalia sp. 2* VIET, Vietnam, Quang Binh Province, Phong Nha-Ke Bang National Park, in forest on the edge of agricultural land and Highway 1, 255 m, *Briggs 114* (K), JX155090\*, JX155135\*, JX155179\*, JX155219\*, JX155042\*. *Chassalia sp.* SUMA, Sumatra, Jambi Province, Batanghari District, SPAS, 50 m, *De Kok 1297* (K), JX155088\*, JX155133\*, JX155178\*, –, JX155040\*. *Chazaliella abrupta* (Hiern) E.M.A. Petit & Verdc. 1, Tanzania, Kilombero District, Uzungwa Mountains, Kihanzi Gorge, 800 m, *Davis 2924* (K), JX155089\*, JX155134\*, –, JX155217\*. *Chazaliella* 2, Tanzania, Morogoro Province, Nguru Mountains, near Mhonda mission, along Chazi River, *Bremer 3081* (UPS), JX155101\*, JX155148\*, –, JX155227\*, JX155055\*. *Craterispermum sp. 2*, Madagascar, *Razafimandimbison & Ravelonarivo 656* (SPF), AM945210\*, AM945274<sup>5</sup>, AM945323<sup>5</sup>, –, AM945354<sup>5</sup>. *Craterispermum sp. 3*, Madagascar, *24169-SF* (P), AM945211<sup>5</sup>, AM945275<sup>5</sup>, AM945324<sup>5</sup>, –, AM945355<sup>5</sup>. *Geophila obvallata* Didr., Africa, –, AM945196<sup>5</sup>, AM945259<sup>5</sup>, AF369845<sup>2</sup>, –, EU145569<sup>4</sup>. *Geophila repens* (L.) I.M. Johnston, Vanuatu, Santo, Pénarou, *Munzinger 3649* (NOU), JX155079\*, JX155124\*, –, JX155210\*, JX155031\*. *Hodgkinsonia frutescens* C.T. White, Australia, Queensland, Wongabel State Forest, *Baba & al. 786* (NOU), JX155061\*, JX155106\*, JX155153\*, JX155194\*, JX155012\* / JX155013\*. *Hydnophytum* cf. *longistylum* Becc., Vanuatu, Espiritu Santo Island, Sanama Province, *McPherson 19437* (NOU), JX155078\*, JX155123\*, JX155170\*, JX155209\*, JX155030\*. *Hymenocoleus hirsutus* (Benth.) Robbr., Africa, –, AF072018<sup>1</sup>, –, AF369848<sup>2</sup>, –, *Margaritopsis astrelanthe* (Wernham) L. Andersson, Brazil, Parque Estadual Cristalino, *Zappi 938* (K), JX155096\*, JX155142\*, JX155185\*, JX155225\*, JX155047\* / JX155048\*. *Margaritopsis boliviana* (Standl.) C.M. Taylor, Brazil, Parque Estadual Cristalino, *Zappi 973* (K), JX155097\*, JX155143\*, JX155186\* / JX155187\*, JX155220\*, JX155049\* / JX155050\*. *Margaritopsis guianensis* (Bremek.) C.M. Taylor, Brazil, Parque Estadual Cristalino, *Zappi 980* (K), JX155098\*, JX155144\*, JX155188\*, –, JX155051\* / JX155052\*. *Margaritopsis kappleri* (Miq.) C.M. Taylor, Brazil, Parque Estadual Cristalino, *Zappi 921* (K), JX155095\*, JX155141\*, JX155184\*, JX155224\*, JX155046\*. *Margaritopsis nudiflora* (Griseb.) K. Schum. in H.G.A. Engler & K.A.E. Prantl, Cuba, Oriente Province, Guantánamo, Monte Libanon ad San Fernandez, *Ekman 10248* (UPS), AM945198<sup>5</sup>, –, AF001340<sup>6</sup>, JX155230\*, EU145568<sup>4</sup>. *Notopleura tapajozensis* (Standl.) Bremek., Brazil, Parque Estadual Cristalino, *Zappi 869* (K), JX155094\*, JX155140\*, JX155183\*, JX155223\*, JX155045\*. *Palcourea crocea* (Sw.) Schult. in J.J. Roemer & J.A. Schultes, America, *Cordiero 2736* (SP), AF149322<sup>8</sup>, AM945280<sup>5</sup>, AF147510<sup>8</sup>, –, AM945359<sup>5</sup>. *Palcourea nitidella* (Müll. Arg.) Standl., Brazil, Parque Estadual Cristalino, *Sasaki 1828* (K), JX155093\*, JX155139\*, JX155182\*, JX155222\*, JX155044\*. *Prismatomeris albidiflora* Thwaites, Cambodia, *Marie 89* (P), AM945205<sup>5</sup>, AM945270<sup>5</sup>, AM945320<sup>5</sup>, –, AM945351<sup>5</sup>. *Prismatomeris beccariana* (Baill. ex K. Schum.) J.T. Johanss., Indonesia, *Ridsdale 2461* (L), AM945206<sup>5</sup>, AM945271<sup>5</sup>, AF331652<sup>7</sup>, –, AM945352<sup>5</sup>. *Psychotria aneityensis* Guillaumin, Vanuatu, Iles Torres, Loh, *Pillon 1127* (NOU), JX155075\*, JX155120\*, JX155167\*, JX155207\*, JX155027\*. *Psychotria archboldiana* Fosberg, Fiji, Viti Levu, Nadroga Navosa Province, Nadrau district, along the road between Naelewai and Monasavu, *Buerki & al. 170* (NOU), JX155068\*, JX155113\*, JX155160\*, JX155201\*, JX155020\*. *Psychotria asiatica* L., China, Hong-Kong (cultivated), *Davis s.n.* (K), JX155082\*, JX155127\*, –, –, JX155034\*. *Psychotria campopus* Verdc., Cameroon, Hong-Kong (cultivated), *Maurin 38* (K), JX155084\*, JX155129\*, JX155174\*, JX155214\*, JX155036\*. *Psychotria carnea 1* (G. Forst.) A.C. Sm., Fiji, Vanua Levu, Cakaudrove Province, Wailevu District, West of Savu Savu, *Barrabé & Tuivawa 1113* (NOU), JX155065\*, JX155110\*, JX155157\*, JX155198\*, JX155017\*. *Psychotria carnea 2* (G. Forst.) A.C. Sm., Fiji, Taveuni, Cakaudrove Province, Somo Somo District, Naibili, road from Somo Somo to hydroelectricdam, *Barrabé & al. 1123* (NOU), JX155066\*, JX155111\*, JX155158\*, JX155199\*, JX155018\*. *Psychotria collina* Labill., New Caledonia, Province Nord, Ponérihouen, Aoupinié, *Barrabé & al. 698* (NOU), JX155072\*, JX155117\*, JX155164\*, JX155205\*, JX155024\*. *Psychotria forsteriana* A. Gray, Fiji, Viti Levu, Naitasiri Province, Vuna District, Colo-i-Suva Forest Park, *Buerki & al. 162* (NOU), JX155067\*, JX155112\*, JX155159\*, JX155200\*, JX155019\*. *Psychotria grandis* Sw., Caribbean, Puerto Rico, Municipio Rio Grande: El Verde Research Station, *Taylor 11745* (MO), JX155080\*, JX155125\*, JX155171\*, JX155211\*, JX155032\*. *Psychotria* cf. *impercepta* A.C. Sm. & S.P. Darwin, Fiji, Viti Levu, Serua Province, West of Nabukeleva village, *Barrabé & al. 1086* (NOU), JX155063\*, JX155086\*, JX155108\*, JX155155\*, JX155196\*, JX155015\*. *Psychotria lepiniana* (Baill. ex Drake) Drake, French Polynesia, Mont Mahutaa, vallée d'Orofero, Orohena, *Nadeaud 345* (P), JX155059\*, JX155104\*, JX155151\*, JX155193\*, JX155010\*. *Psychotria leptothyrsa* Miq., New Guinea, Madang Province, Drozd & *Molem s.n.* (CBSF), JX155102\*, JX155149\*, JX155190\*, JX155228\*, JX155056\*. *Psychotria lyciiflora* (Baill.) Schltr., New Caledonia, Province Sud, Sarraméa, Dogny, *Barrabé & Bariole 747* (NOU), JX155069\*, JX155114\*, JX155161\*, JX155202\*, JX155021\*. *Psychotria oleoides* (Baill.) Schltr., New Caledonia, Province Sud, Dumbéa, Montagne des Sources, *Barrabé & Rigault 658* (NOU), JX155076\*, JX155121\*, JX155168\*, JX155208\*, JX155028\*. *Psychotria parkeri* Baker, Madagascar, Toamasina Province, Alaotra-Mangoro Region, Moramanga District, Mantadia National Park, *Maurin 132* (K), JX155085\*, JX155130\*, JX155175\*, JX155215\*, JX155037\*. *Psychotria poeppigiana* Müll. Arg. in C.F.P. von Martius & auct. suc. (eds.), Ecuador, *Bremer 3330* (UPS), AF149400<sup>8</sup>, AM945279<sup>5</sup>, AF002748<sup>6</sup>, –, *Psychotria samoana* K. Schum., Samoa, Savai'i, far inland from Aopo, *Bristol 2128* (K), JX155091\*, JX155136\* / JX155137\*, JX155180\*, JX155221\*, JX155043\*. *Psychotria schlechteriana* K. Krause, New Caledonia, Province Nord, Poya, Vallée des Roches d'Adio, *Barrabé & al. 712* (NOU), JX155070\*, JX155115\*, JX155162\*, JX155203\*, JX155022\*. *Psychotria stachyoides* Benth., Brazil, Campos do Jordão, Parque Estadual, Trilha do Rio Sapucaí, São Paulo, *Pirani & al. 4897* (SPF), JX155103\*, JX155150\*, JX155191\*, JX155229\*, JX155057\* / JX155058\*. *Psychotria* cf. *trichostoma* Merr. & L.M. Perry, Vanuatu, Iles Torres, Hiu, *Pillon 1057* (NOU), JX155073\*, JX155118\*, JX155165\*, JX155206\*, JX155025\*. *Psychotria sp.* AUST, Australia, Sydney Botanical Garden (cultivated), *Weston 888* (Syd. Bot. Gard. 862980), JX155086\*, JX155131\*, JX155176\*, JX155216\*, JX155038\*. *Psychotria sp. FIJ*, Fiji, Viti Levu, Naitasiri Province, Vuna District, Colo-i-Suva, Forest Park, near Suva, Track between Rangers Station and Waisili Falls, *Barrabé 1060* (NOU), JX155062\*, JX155107\*, JX155154\*, JX155195\*, JX155014\*. *Psychotria sp.* NC, New Caledonia, Province Nord, Poya, Boulinda, *Munzinger 4963* (NOU), JX155071\*, JX155116\*, JX155163\*, JX155204\*, JX155023\*. *Psychotria sp.* V, Vanuatu, Espiritu Santo Island, Sanama Province, *McPherson 19425* (NOU), JX155077\*, JX155122\*, JX155169\*, –, *Psychotria sp. 1* VIET, Vietnam, Dong Nai Province, Tan Phu District, Cat Tien National Park, *Davis 4031* (K), JX155081\*, JX155126\*, JX155172\*, JX155212\*, JX155033\*. *Psychotria sp. 2* VIET, Vietnam, Hoa Binh Province, Mai Chau District, Cat Tien National Park, *HNK 614* (K), JX155083\*, JX155128\*, JX155173\*, JX155213\*, JX155035\*. *Readea membranacea* Gillespie, Fiji, Vanua Levu, Cakaudrove Province, Wailevu District, West of Savu Savu, Waisali Rainforest Reserve, *Barrabé & al. 1093* (NOU), JX155064\*, JX155109\*, JX155156\*, JX155197\*, JX155016\*. *Rudgea stipulacea* (DC.) Steyerl., Brazil, Parque Estadual Cristalino, *Zappi 986* (K), JX155099\*, JX155145\* / JX155146\*, JX155189\*, JX155226\*, JX155053\*.

For Appendix 2, see Electronic Supplement.



# TAXON

International Journal of Taxonomy, Phylogeny and Evolution

Electronic Supplement to

**Delimitation of the genus *Margaritopsis* (Rubiaceae)  
in the Asian, Australasian and Pacific region, based on  
molecular phylogenetic inference and morphology**

**Laure Barrabé, Sven Buerki, Arnaud Mouly, Aaron P. Davis, Jérôme Munzinger  
& Laurent Maggia**

***Taxon* 61: 1251–1268**

**Appendix 2.** Herbarium specimens used in the morphological study. Taxa, country, locality, date, collector and number of collection, herbarium where specimen is housed, and barcode where available.

*Hodgkinsonia frutescens* C.T. White: Australia, Wongabel State Forest, 17°19'56" S/145°30'03" E, 18 Nov 2010, *Baba & al.* 786 (NOU!); Australia, Cook district, CSIRO curtain figplot, 17°17' S/145°34' E, 30 Mar 1984, *Clarkson* 5239 (K!); Australia, Wongabel State Forest 191, 17°19'56" S/145°30'17" E, 17 Jan 2002, *Forster & al.* 28149 (K!); Australia, State forest 191 Wongabel, 17°19'55" S/145°30'01" E, 6 May 2006, *Forster & McDonald* 31643 (K!); Australia, State forest reserve 191, Atherton, Atherton tableland, 22 Nov 1973, *Hartley & Hyland* 14162 (K!); Australia, Cook district, Palmerston National Park, 17°35' S/145°44' E, 14 Sep 1960, *Smith* 11273 (K!); Australia, Cook district, Between Lake Eacham and Yungaburra, 17°01' S/145°03' E, 15 Aug 1947, *Smith* 3318 (K!). *Psychotria amoena* A.C. Sm.: Fiji, Viti Levu, T.R.F. of Colo-I-Suva, 14 Sep 1962, *Bola* 139 (K!); Fiji, Viti Levu, 20 Oct 1975, *Greenwood* 759 (K!); Fiji, Viti Levu, Mba, slopes of Mt. Nairoso, eastern flank of Mt. Evans range, 26 Apr/14 May 1947, *Smith* 4090 (K!); Fiji, Viti Levu, Nandrogā & Navosa, Northern Portion of Rairaimatuku Plateau, between Nandrogā and Rewa Sau, 31 Jul/11 Aug 1947, *Smith* 5402 (K!); Fiji, in hills east of Nandala Creek, about 3 miles south of Nandrogā, Mba Province, Viti Levu, 9 Sep 1947, *Smith* 5949 (isotypes, K!, NY[picture]! NY00132895); Fiji, Viti Levu, Nandrogā, 1929, *Tohill* 260 (K!); Fiji, Viti Levu, Lomailagi, Mt. Nandrogā, Jan 1927, *Tohill* 302 (K!). *Psychotria aneityensis* Guillaumin: Vanuatu, Efate, below Narbut camp, 17°35' S/168°20' E, 3 Jul 1973, *Bennett* 4005 (K!); Vanuatu, Malekula, Loulou, 20 Mar 1986, *Bourdy* 491 (K!); Vanuatu, Malekula, Amok, Nord Ouest, 25 Aug 1985, *CSAM* 305 (K!); Vanuatu, Malekul, south west bay, 12 Oct 1971, *Hallé* 6423 (K!); Vanuatu, Aneityum island, Anelgauhāt Bay, 11 Feb 1929, *Kajewski* 733 (isotype, K!); Vanuatu, Esperitu Santo, Mont Tabwemasana à proximité du camp, 15°19'53" S/166°43'24" E, 31 Oct 2006, *Pillon & al.* 538 (NOU!); Vanuatu, Iles Torres, Loh, 13°21' S/166°39' E, 26 Nov 2007, *Pillon* 1127 (NOU!); Vanuatu, Efate, côte Nord, camp Narabut, 3 Jul 1971, *Raynal* 16019 (K!). *Psychotria archboldiana* Fosberg: Fiji, Viti Levu, tropical rainforest of Nabukavesi, 18 Jul 1961, *Bola* 57 (K!); Fiji, Viti Levu, Nadroga Navosa Province, Nadragā district, along the road between Nagelewai and Monasavu, 17°43'49" S/178°02'57" E, 9 Feb 2011, *Barrabé & al.* 170 (NOU!); Fiji, Viti Levu, Mba Province, Nandrogā district, 17°34'19" S/177°57'16" E, 10 Feb 2011, *Buerki & al.* 184 (NOU!); Fiji, near Naruku, vicinity of Mbelo, near Vatukarasa, Tholo west, Nandrogā & Navosa Province, Viti Levu, 18 May 1941, *Degener* 15316 (holotype, US[picture]! US00138654; isotypes, K!, MO[picture]! MO-256212), US[picture]! US00138655); Fiji, Viti Levu, Block 2A, Nausori Highlands, 2 May 1962, *Melville & Parham* 7045 (K!); Fiji, Viti Levu, Nadroga Province, Touea, Nadroga district, 29 Dec 1932, *Parham* 253 (K!); Fiji, Viti Levu, Tholo west, Vbro, near Saro, 8 Jul 1941, *Tabualewa* 15614 (K!); Fiji, Viti Levu, Queen's road, forest area on hills between Wainambora and Wainandoi, 15 Dec 1946, *Vaughan* 3341 (K!). *Psychotria balabacensis* Merr.: Philippines, Palawan, Balabac, 1 Jan 1913, *Escritor* BS 21605 (isolecotype, US[picture]! US138662); Philippines, Lumbuan Island, Sulu Sea, —, *Merrill* 7192 (K!). *Psychotria carnea* (G. Forst.) A.C. Sm.: Fiji, Vanua Levu, Cakaudrove Province, Wailevu District, West of Savu Savu, 3 Feb 2011, *Barrabé & Tuiwawa* 1113 (NOU!); Fiji, Vanua Levu, Cakaudrove Province, Wailevu District, West of Savu Savu, Waisali Rainforest Reserve, 2 Feb 2011, *Barrabé* 1094 (NOU!); Fiji, Taveuni, Cakaudrove Province, Somo Somo District, Naibili, road from Somo Somo to hydroelectricdam, 16°47'27" S/179°56'02" O, 5 Feb 2011, *Barrabé* 1123 (NOU!); Tonga, Tonga-Taboo, —, *Forster s.n.* (isotype?, K!); Tonga, Vavau and Lifuka Friendly Islands, 8 Oct 1855, *Harvey s.n.* (K!); Fiji, Ovalau, Lovoni valley, forest, 2 Oct 1969, *J.W.P. & D.K.* 17056 (K!); Fiji, Taveuni, Cakaudrove Province, Wailailai, Qeleni, 15 Jul 1965, *Koroiveibau* 14408 (K!); Tonga, Liku forests and western Plateau, Eua Island, 5 Jun 1926, *Parks* 16167 (K!); Fiji, Viti Levu, Tailevu, Waimaro, near Copper mine, 15 Jan 1964, *Qoro & Kuruwoli* 13645 (K!); Tonga, bush back of Makeke, 6/7 Aug 1926, *Setchell & Parks* 15546a (K!); Fiji, Viti Levu, Serua, Hills east of Nauva river near Nukusere, 29 Oct/2 Nov 1953, *Smith* 9094 (K!); Fiji, Viti Levu, Serua, hills between Waininggere and Waisese creeks, between Ngaloa and Wainiyambia, 30 Nov/23 Dec 1953, *Smith* 9363 (K!); Tonga, Eua, on foot of a rough cliff between the valley, 5 Feb 1959, *Soakai* 367 (K!); Tonga, Eua, forest at the top of the slope above Lokupu, 26 Jun 1990, *Whistler* 7379 (K!). *Psychotria chlorocalyx* K. Schum.: Samoa, Upolu, Le Pua [Lepue?], —, *Reinecke* 635 (lectotype, G[picture]! G00356151); Samoa, Upolu, in the forest SW of Utumapu, 22 Apr 1974, *Whistler* 1991 (K!). *Psychotria collina* Labill.: New Caledonia, Réserve de faune de l'Aoupinié, côté Gohapin - Parcelle 600/2, 21°12'17" S/165°18'15" E, 13 Oct 2008, *Barrabé & al.* 698 (NOU!); New Caledonia, Ouroué, Dothio inférieure, 30 Jun 1951, *Baumann-Bodenheim* 19406 (K!); New Caledonia, Col d'Amieu, 21°35'-21°37' S/165°47'-165°50' E, 13 Jul 1965, *Bernardi* 9607 (K!); New Caledonia, —, —, *Labillardière s.n.* (syntypes, BM!, FI[picture]! No. 081908 (Fototeca No. 2554), P! P00547101); New Caledonia, Col d'Amieu, Mé Ongué, 16 Apr 1965, *MacKee* 12426 (K!); New Caledonia, Ile des Pins, Plateau central, 23 Jul 1970, *MacKee* 22316 (K!); New Caledonia, Kuébini, Ile Mou, 29 Oct 1970, *MacKee* 22793 (K!); New Caledonia, Ponérihouen, crête entre haute Mou et Haute Moneo, 21 Jun 1973, *MacKee* 26845 (K!); New Caledonia, Col d'Amieu, 14 Jan 1961, *MacKee* 8099 (K!); New Caledonia, 10 km à l'Est du col des Roussettes (Bourail to Houailou), 27 Dec 1962, *MacKee* 9868 (K!). *Psychotria damasiana* Sohmer: Bismarck Archipelago, East New Britain district, Rabaul subdistrict, Pwell harbour, 4°48' S/151°44' E, 19 Jun 1972, *Foreman* 52124 (K!); Bismarck Archipelago, West New Britain province, Gasmata subprovince, Gasmata Patrol post, 10°15' S/150°30' E, 30 May 1987, *Kerenga & Obedi* 62341 (K!); Bismarck Archipelago, West New Britain district, Hoskins subdistrict, Nuau logging site, 5°02' S/151°22' E, 18 Feb 1971, *Lelean & Stevens* 51196 (K!); Bismarck Archipelago, Hoskins subprovince, W.N.B. province, Left bank of Kapiura river about 1 km s of confluence with the Aum river, 5°39'00" S/150°30'00" E, 16 May 1979, *Sohmer & al.* 75290 (K!); Bismarck Archipelago, West New Britain province, Hoskins subprovince, track to coastal road to base of Mount Mululu, 20 May 1970, *Sohmer & al.* 75351 (K!); Bismarck Archipelago, West New Britain province, Talasea subprovince, Garu Wildlife Management Area, track from coastal logging road up to base of Mt. Gabuna, western slopes, 23 May 1979, *Sohmer & al.* 75393 (K!); Bismarck Archipelago, West New Britain district, Hoskins subdistrict, Nantambu, 4°54' S/151°25' E, 1 Jun 1973, *Stevens* 58465 (K!). *Psychotria evansensis* A.C. Sm.: Fiji, Namosi, Matai Suva/above Wainikoro creek, 25 Nov 1968, *Koroiveibau & Vodonaivalu* 16178 (K!); Fiji, on the slopes of Mt. Nairoso, eastern flank of Mt. Evans Range, Mba Province, Viti Levu, 28 May 1947, *Smith* 4072 (isotypes, K!, US[picture]! US00138748); Fiji, Viti Levu, Namosi, hills east of Wainikoroiuwa River, near Namuamua, 15/27 Oct 1953, *Smith* 8952 (K!). *Psychotria expansa* Blume: Sabah, Kampung Kawasan Taman, 12 Mar 1996, *Andau* 387 (K!); Sumatra, Abita, Sul Me. Singalan, 1878, *Beccari* 63 (K!); Brunei, Temburong district, Selapon, banks of the Sg. Selapon east of village, 4°40' N/115°12' E, 20 Nov 1990, *Dransfield & al.* 6965 (K!); Borneo, Rejang, Belaga, Nov 1892, *Haviland* 2152 (K!); Java, —, —, *Horsfield* 369 (K!). *Psychotria extensa* Miq.: Java, —, —, *Horsfield* 927 (type?, K! K000777205). *Psychotria forsteriana* A. Gray: Fiji, Viti Levu, Naitasini Province, Vuna Province, Colo-I-Suva, Forest Park, near Suva, Track between Rangers Station and Waisili Falls, 18°09'02" S/178°27'13" E, 29 Jan 2011, *Barrabé* 1063 (NOU!); Fiji, Viti Levu, Naitasini Province, Vuna Province, Colo-I-Suva, Forest Park, near Suva, Track between Rangers Station and Waisili Falls, 18°09'02" S/178°27'13" E, 29 Jan 2011, *Barrabé* 1065 (NOU!); Fiji, Viti Levu, Naitasiri Province, Vuna district, Colo-i-Suva Forest Park, 18°03'42" S/178°28'11" E, 8 Feb 2011, *Buerki* 162 (NOU!); Samoa, 5 miles inland from Tafatafa, Island of Upolu, 12 Aug 1979, *Cox* 371 (K!); Fiji, Vanua Levu, Mt. Delai-Koro, Macuata, —, *DA* 12836 (K!); Samoa, Tutuila, Mar 1880, *Dr Graeffe s.n.* (K!); Samoa, —, 1905, *Rechinger* 1232 (K!); Fiji, Viti Levu, Kandavu, hills above Namalata and Ngaloa bays, 13/18 Oct 1933, *Smith* 146 (K!); Fiji, Vanua Levu, Mbua, Southern slope of Mount Seatura, 27/28 Apr 1934, *Smith* 1629 (K!); Fiji, Vanua Levu, Mathuata, southern slopes of Mt. Numbuiloa, east of Lambasa, 29 Oct/10 Nov 1947, *Smith* 6561 (K!); Fiji, Viti Levu, Tailevu, hills east of Wainimbuka River, in vicinity of Nda-kuivuna, 15/27 Apr 1953, *Smith* 7136 (K!); Fiji, Viti Levu, Serua, hills west of Waivunu creek, between Ngaloa and Korovou, 23 Nov/7 Dec 1953, *Smith* 9239 (K!); Fiji, Viti Levu, Serua, hills west of Waivunu creek, between Ngaloa and Korovou, 23 Nov/7 Dec 1953, *Smith* 9494 (K!); Samoa, —, —, *U. S. Expl. Exped. s.n.* (lectotype, US[picture]! US00138758). *Psychotria galorei* Sohmer: New Guinea, West New Britain province, Wariai district, upper Pulie river near Benim Village, 23 Mar 1966, *Henty & Frodin* NGF 27349 (isotype, L[picture]! L0057547). *Psychotria geminodens* K. Schum.: Samoa, Upolu, Lepua [Lepue?], —, *Reinecke* 636 (lectotype, G[picture]! G00356153); Samoa, Upolu, on top of Mt. Fiamoe, 22 Nov 1973, *Whistler* 1175 (K!); Samoa, Upolu, in the forest near Afuililo waterfall, in the Le Mafa area, 11 Feb 1974, *Whistler* 1575 (K!). *Psychotria goodenoughiensis* Sohmer: New Guinea, Sudest Island, Joe Landing, 18 Aug 1956, *Brass* 27745 (K!); New Guinea, Sudest Island, Joe Landing, 20 Aug 1956, *Brass* 27775 (K!); New Guinea, Milne Bay province, Kiriwina district, near Guswata, 8°30' S/151°05' E, 1 Oct 1966, *Gillison* NPF 25281 (isotype, K!). *Psychotria horsfieldiana* Miq.: Java, —, 1802, *Horsfield s.n.* (type?, K! K000777205). *Psychotria incompta* A.C. Sm.: Fiji, upper western slopes of Mt. Tomanivi, Mba Province, Viti Levu, 10 Jul 1947, *Smith* 5208 (isotypes, K!, NY[picture]! NY00132951, P!, US[picture]! US00138801); Fiji, Viti Levu, Mba, Summit of Nanggaranambuluta, east of Nandrogā, 19 Jun/18 Aug 1947, *Smith* 5672 (K!). *Psychotria lepiniana* (Baill. ex Drake) Drake: French Polynesia, Tahiti [Tahiti], Mont Turraava, —, *Lépine* 195 (syntype, P! 2 sheets, in herb.

## Appendix 2. Continued.

Drake); French Polynesia, Oruopo à Orofero, 2 Aug 1857, *Nadeaud 345* (syntype, P!). *Psychotria leptothyrsa* Miq.: Java, E. Java, res. Besuki, Mt. Raung, S. slope above village Gunungsari, 8°15'S/114°E, 18 May 1957, *Jacobs 4836* (K!); Moluccas, W. Flores, S. part Mt. Ndeki, 11 Apr 1965, *Kostermans & Wirawan 131* (K!); Amboina, –, 7 Nov 1913, *Robinson 1757* (K!); Moluccas, Ceram, 1859–1860, *Vriese & Teysmann s.n.* (lectotype, L[]! L0281705). *Psychotria leptothyrsa* Miq. var. *friabilis* Sohmer: New Guinea, Western Highlands district, Ecological site no 43, 2 miles E of highest point on Wabag-Kompam road, 7 Apr 1965, *Flenley 2685* (K!); New Guinea, Western district, Berlin, Kiunga subdist, Ok Tedi River, 5°14'S/141°12'E, 3 Nov 1969, *Foreman & Galore 45791* (K!); New Guinea, Morobe district, between Aseki & Menyamya subdistricts, Spreader divide, 7°18'S/146°07'E, 18 Nov 1970, *Streimann & Kairo 45466* (K!). *Psychotria leptothyrsa* Miq. var. *leptothyrsa*: New Guinea, Laloki River, Port Moresby, –, *LAE, N.G.F. 4513* (K!); New Guinea, Central district, Sogeri sub-district, 1 mile from Ower's Corner on the Kokoda trail, 8 Sep 1976, *Larivita & Maru 70620* (K!); New Guinea, T.N.G., Morobe district, Buko creek, 3 miles from Gurakor, 11 Jan 1962, *Millar 14453* (K!); New Guinea, Kaiser Wilhelmsland, 14 Feb 1907, *Schlechter 16272* (K!); New Guinea, Western Highlands province, Baiyer subprovince, Baiyer river sanctuary rainforest, 5°32'30"S/144°00'00"E, 17 Jun 1979, *Sohmer & al. 75499* (K!); New Guinea, Fak-Fak, Pulau Pandjang, 21 Feb 1962, *Vink 12112* (K!); New Guinea, Morobe province, Lae subprovince, Near Voacanga papuana trial plot, Oomsis Forestry station, 6°43'S/146°47'E, 6 Jul 1978, *Wiakabu & Kerenga 73349* (K!). *Psychotria leptothyrsa* Miq. var. *multifurca* (Valeton) Sohmer: New Guinea, Eastern Highlands district, Kainantu subdistrict, Kassam Pass, 6°10'S/146°05'E, Jan 1968, *Coode 32836* (K!); New Guinea, Milne Bay, Baniara subdistrict, Between Agaun and Bonenau, 9°54'S/149°22'E, 1 Aug 1969, *Fisher 35* (K!); New Guinea, T.N.G., West Sepik district, Telefomin subdistrict, Prospect creek near Frida river, 4°42'S/141°48'E, 21 Aug 1969, *Henty & Foreman 42526* (K!); New Guinea, Central district, Port Moresby subdistrict, trail ENE of Efogi village, 9°10'S/147°40'E, 13 Sep 1970, *Kanis 1418* (K!); New Guinea, Milne Bay district, Ridge between Agaun and Bonenau, western Mt. Simpson Range, 4 Aug 1969, *Schodde 5555* (K!); New Guinea, Vogelkop Peninsula, Ije River valley, path from Bamfot to Sudjak, 3 Nov 1961, *van Royen & Sleumer 7668* (K!); New Guinea, Western Highlands, Mt. Kum, near Mt. Hagen, Apr 1957, *Womresley 9423* (K!). *Psychotria lyciiflora* (Baill.) Schltr.: New Caledonia, Forêts situées au-dessus de Téné, près de Bourail, 17 Mar 1869, *Balansa 1089* (syntype, P! 2 sheets P00633529, P00633530); New Caledonia, Forêt de Pessikara [Petchikara], dans la partie supérieure du bassin du Dotio [Dothio], Jan 1872, *Balansa 3414* (syntype, P! 3 sheets P00633531, P00633532, P00633533, K!); New Caledonia, Ascension du Dogny, 21°37'44"S/165°52'00.03"E, 20 Nov 2008, *Barrabé & Barriole 747* (NOU!); New Caledonia, Ascension du Dogny, 165°52'00"S/21°37'44"E, 20 Nov 2008, *Barrabé & Barriole 748* (K!); New Caledonia, Haute Dothio, Tendé, Exploitation forestière Frouin, 15 Dec 1969, *MacKee 21312* (K!); New Caledonia, Dothio, Haute Ouen Koura, 1 Aug 1978, *MacKee 35488* (K!); New Caledonia, Nêhoué, vallée de la rade, 20 Jan 1979, *MacKee 36442* (K!); New Caledonia, Col de Petchicara, versant Dothio, 13 Feb 1979, *MacKee 36528* (K!); New Caledonia, Montée du Dogny, 5 Aug 1965, *Veillon 309* (K!). *Psychotria membrani-folia* Bartl. ex DC.: New Guinea, Lower Fly river, east bank opp. Sturt Island, 1 Oct 1936, *Brass 8051* (K!); New Guinea, Veiva, 13 Mar 1935, *Carr 11708* (K!); Borneo, Banguay Island, British North Borneo, 7 Nov 1923, *Castro & Melegrito 1705* (K!); China, Hainan, way to Steven Finger Mt, 27 Apr 1932, *Liang 61626* (K!); New Guinea, Gauguri (Aroma), 10°10'S/148°00'E, 7 Jan 1978, *Rau 217* (K!); New Guinea, Gulf district, North hill between junction of Kapau and Tauri rivers, 17 Mar 1966, *Schodde & Craven 4710* (K!); New Guinea, Madang province, Madang subprovince, Ridge S. of and adjacent to Madang Usino Hwy, on north bank of Gogol River, 5°15'00"S/145°37'00"E, 25 Apr 1979, *Sohmer & Katik 75192* (K!); Philippines, Sibuyan Island, trail from Sitio Agsalay, Barrio Jaosan to Punong R., last part down a slope to the river, 19 May 1987, *Sohmer 12380* (K!); Philippines, Sibuyan Island, Punong Mt, 500–800 m above left bank of Punong R at base camp near trail to Barrio Jaosan, 21 May 1987, *Sohmer 12484* (K!). *Psychotria merrilliana* Sohmer: Solomons, Maloku R.S.W. Sta. Ysabel, valley bottom, 27 May 1966, *Beer's collectors 7277* (K!); Solomons, Olohata area, north Choiseul Is., Westerns Solomons, hillside, 22 Oct 1969, *Gafui's collectors 17543* (K!); Solomons, Kolombangara, upper camp site, river valley, 2 Sep 1965, *Hunt 2487* (K!); Solomons, Rob Roy Island, S.E. of Choiseul, ridge top, 9 Mar 1964, *Whitmore's collectors 5327* (K!); Solomons, Wagina island, ridgetop, 16 Mar 1964, *Whitmore's collectors 5429* (K!); Solomons, NE Wagina island, 1–1/2 miles inland from Ariki villag, valley bottom, 22 May 1964, *Whitmore's collectors 6165* (K!). *Psychotria monopedicellata* Sohmer: New Guinea, East New Britain district, Rabaul subdistrict, Lackit, 4°51'S/151°50'E, 1 Apr 1968, *Ridsdale & Katik 38012* (K!); New Guinea, West New Britain province, Talasea district, Garu wildlife management area, track from coastal logging road up to base of Mt. Gabuna, western slopes, 23 May 1979, *Sohmer & al. LAE 75395* (isotypes, K!, US[]! US00433465). *Psychotria montana* Blume: Java, Tjibodas, 5 Sep 1932, *Clemens' Expedition 30370* (K!); Indochina, Siam, Nop Pring, Pang-Nja, 11 Mar 1930, *Kerr 18522* (K!); Indochina, Siam, Apr 1926, *Ladell 245* (K!). *Psychotria novohiberniensis* Sohmer: New Guinea, New Ireland province, Kavieng district, near Lemusmus Village, 2°50'S/151°12'E, 9 Sep 1969, *Coode NGF 40493* (isotype, K!). *Psychotria oleoides* (Baill.) Schltr.: New Caledonia, Nord-Est de Saint Louis, Dec 1868, *Balansa 1092* (K!); New Caledonia, Collines ferrugineuses situées entre Ounia [Unia] et la plaine des Lacs, 8 Dec 1870, *Balansa 2991* (holotype, P! P00633579; isotypes, P! 2 sheets P00633577, P00633578); New Caledonia, Montagne des Sources, 22°06'51.8"S/166°36'04"E, 5 Jun 2008, *Barrabé & Rigault 658* (NOU!); New Caledonia, Vallée de la Ouinné, 25 Dec 1976, *MacKee 32496* (K!); New Caledonia, Prony, Mont Oungoné, 17 Jun 1979, *MacKee 37011* (K!); New Caledonia, Ouénarou, 1 Jan 1991, *MacKee 45280* (K!); New Caledonia, Mont Kouakoué, versant Ouest, le long du sentier, 21°58'55"S/166°30'31"E, 13 Nov 2003, *Mouly & McPherson 135* (K!). *Psychotria oncocarpa* K. Schum.: Fiji, Viti Levu, Tholo north, vicinity of Nandarivatu, 4 Feb/26 Mar 1947, *Degener 14382* (K!); Samoa, Upolu, Moa Moa plantations, 2 Mar 1921, *Eames 202* (K!); Samoa, –, Feb 1880, *Powell 345* (K!); Samoa, Upolu, 20 May 1905, *Rechinger 1196* (K!); Samoa, Upolu, Vaialele?, –, *Reinecke 202* (lectotype, G[]! G00356155); Fiji, Viti Levu, Mba, Summit of Nanggaranambuluta, east of Nandarivatu, 19 Jul/18 Aug 1947, *Smith 4868* (K!); Fiji, Viti Levu, Nandroga & Navosa, northern portion of Rairaimatuku plateau, between Nandrau and Nanga, 4/7 Aug 1947, *Smith 5539* (K!); Fiji, Viti Levu, Naitasiri, Northern portion of Rairaimatuku plateau, between Mt. Tomanivi and Nasonggo, 21 Aug/18 Sep 1947, *Smith 5791* (K!); Fiji, Viti Levu, Namosi, Hills north of Wainavindrau creek, between Korombasambasanga range and Mt. Naitarandamu, 11/14 Sep 1953, *Smith 8414* (K!); Fiji, Viti Levu, Serua, Hills between Navua River and Wainiyavu creek, near Namuamua, 20 Oct 1953, *Smith 8993* (K!); Samoa, Upolu, forest near Afulilo in the Le Mafa area, 11 Feb 1974, *Whistler 1567* (K!). *Psychotria purariensis* Sohmer: New Guinea, Gulf province, Baimuru district, Purari river, delta area 32.5 miles west of Baimuru, 24 Mar 1974, *Croft et al. LAE 61080* (isotype, L[]! L0001233). *Psychotria rostrata* Blume: Malaysia, Perak, Hulu Perak, Belum FR, Sg. Semiliang, 5°43'N/101°25'E, 2 Jun 1998, *Chua & al. FRI 40688* (K!); Malay Peninsula, Lungai Buloh, Ulu Lelangoa, 17 Jan 1966, *Hardial & Sidet 393* (K!); Indochina, Siam, Klauj Tan, Satul, 10 Mar 1926, *Kerr 14446* (K!); Sumatra, N Sumatra, Sibolangit reserve, 18 Nov 1927, *Lörzing 12313* (K!). *Psychotria saidoriensis* Sohmer: New Guinea, West New Britain district, Hoskins subdistrict, Kakolan I. off Nantambu forest station, 4°54'S/151°23'E, 2 Jun 1973, *Croft & al. 41417* (K!); New Guinea, Madang province, Saidor district, Matafuna Bay, Long Island, 5°20'S/147°05'E, 11 May 1970, *Stevens LAE 50160* (isotype, K!); New Guinea, T.N.G., Madang district, Saidor subdistrict, walking track to L. Wisdom from Matafuna village, 5°20'S/147°05'E, 14 Nov 1969, *Vandenberg & Katik 42320* (K!). *Psychotria samoana* K. Schum.: Samoa, Savai'i, far inland from Aopo, base line 4 of Division of forestry 1968 Forest Survey, 26 Jun 1968, *Bristol 2128* (K!); Samoa, Upolu, Malololei-Lanutoo, 5 Aug 1929, *Christophersen 44* (K!); Samoa, –, 1877–1878, *Horne 43* (K!); Samoa, –, Jan 1875, *Powell 180* (K!); Samoa, Savai'i, Aopo, –, *Reinecke 418* (isolec-totype, G[]! G00356152); Samoa, –, May 1876, *Rev. Whitmee 145* (K!); Samoa, Savai'i, forest NW of Aopo, 7 Mar 1974, *Whistler 1707* (K!); Samoa, Savai'i, forest in the mountains behind Asau, 9 Mar 1974, *Whistler 1768* (K!); Samoa, Upolu, at the edge of the forest at Lake Vaivai, 14 May 1996, *Whistler 9953* (K!). *Psychotria savaiiensis* Rech.: Samoa, Savai'i, near Maugaafi, 19 Mar 1905, *Rechinger 690* (holotype, W[]!). *Psychotria sclerocarpa* Whistler: Samoa, Savai'i, above Ologogo, 1973, *Whistler 580* (isotype K!). *Psychotria schmielei* Warb.: New Guinea, Bismarck archipelago, Ulu island, –, *Warburg 21453* (lectotype, A[]! A00095412). *Psychotria* sp. 1 VIET: Vietnam, –, –, *Davis 4031* (K!). *Psychotria* sp. 2 VIET: Vietnam, Cat Tien National Park, –, *HNK 614* (K!). *Psychotria* sp. FIJ: Fiji, Viti Levu, Naitasini Province, Vuna Province, Colo-I-Suva, Forest Park, near Suva, track between Rangers Station and Waisili Falls, 18°09'02"S/178°27'13"E, 29 Jan 2011, *Barrabé 1060* (NOU!). *Psychotria* sp. NC: New Caledonia, Ile Art, Plateau Nord, 9 Dec 1975, *Jaffré 1559* (K!); New Caledonia, Ile Yandé, 7 Oct 1970, *MacKee 22701* (K!); New Caledonia, Mont Koniambo, pente Sud-Ouest, 24 Apr 1874, *MacKee 28549* (K!); New Caledonia, Pouembout, Tiéa, pente Ouest, 1 Jan 1974, *MacKee 32551* (K!); New Caledonia, Vallée de Poya, Ndokoa, 21 May 1977, *MacKee 33189* (K!); New Caledonia, Mont Ouazangou, pente Ouest, 5 Mar 1979, *MacKee 36636* (K!); New Caledonia, Boulinda, base, 21°18'52.8"S/165°05'55.6"E, 23 Jan 2008,

**Appendix 2.** Continued.

*Munzinger 4963* (NOU!). *Psychotria* sp. V: Vanuatu, Malekula, Lasenuwei, Tenmel area south east of Lasenuwei, 1 Mar 1994, *Curry 1478* (K!); Vanuatu, Santo, Sanma, Tasmate Mamasa River, 15°12'54" S/166°40'03" E, 8 Nov 2006, *Labat & Haevermans 3812* (K!); Vanuatu, Santo, West coast of Cumberland Peninsula, above village of Penarou, 14°58'00" S/166°38'15" E, 16 Nov 2006, *McPherson 19425* (K!); Vanuatu, Peak south of Mount Gordon, 5 Aug 1896, *Morrison s.n.* (K!); Vanuatu, Efate, côte Nord, plantation Harris, 7 Jul 1971, *Raynal 16039* (K!); Vanuatu, Malekula, –, *Wheatley 14* (K!). *Psychotria straminea* Hutch. in C.S. Sargent: China, Yunnan, Mengzi, S.E. mt forest, –, *Henry 11138* (K!); China, Yunnan, Mengzi, S.E. mt forest, –, *Henry 11428* (K!); China, Yunnan, Mengzi, S.E. mt forest, –, *Henry 13461* (K!). *Psychotria trichostoma* Merr. & L.M. Perry: Solomons, Florida, N'Gela, north end of the island, 1 Jan 1933, *Brass 3515* (holotype, A[picture]! A00095421); Solomons, Memesengo Point, East Tetepari Island, ridge top, 22 Jul 1969, *Mauriasi & al. 15969* (K!); Solomons, Haraina/Mwadoa, Ulawa Island, flat pain, 5 Feb 1965, *Teona 6228* (K!). *Psychotria* cf. *trichostoma* Merr. & L.M. Perry: Vanuatu, Tanna, 1/2 May 1968, *Bernardi 12896bis* (K!); Vanuatu, Santo, Pialulup, 5 Dec 1985, *Bourdy 288* (K!); Vanuatu, Efate, Raraow, 17 Jul 1971, *Green 1115* (K!); Vanuatu, Santo, Sanma, Tasmate Wonakum, 15°10'43" S/166°39'55" E, 10 Nov 2006, *Labat & Haevermans 3820* (K!); Vanuatu, Iles Torres, Hiu, environs du village Yeu Gavigamena, 13°07'36" S/166°35'07" E, 19 Nov 2007, *Pillon 1057* (NOU!); Vanuatu, Iles Torres, Toga, 13°25'00" S/166°41'00" E, 25 Nov 2007, *Pillon 1119* (NOU!). *Psychotria vaupelii* Whistler: Samoa, Savai'i, above Matavanu, medium wet forest, 6 Aug 1931, *Christopheron & Hume 2291* (K!); Samoa, Savai'i, forest in the mountains behind Asau, 9 Mar 1974, *Whistler 1748* (K!). *Psychotria vietnamensis* Ruhsam: Indochina, Govicap, 1862–1866, *Thorel 791* (syntype, K! K000777232). *Readea membranacea* Gillespie: Fiji, Vanua Levu, Cakaudrove Province, Wailevu District, West of Savu Savu, Waisali Rainforest Reserve, 2 Feb 2011, *Barrabé 1093* (NOU!); Fiji, Vanua Levu, Cakaudrove Province, Wailevu District, West of Savu Savu, 3 Feb 2011, *Barrabé 1112* (NOU!); Fiji, Taveuni, Cakaudrove Province, Somo Somo District, Naibili, road from Somo Somo to hydroelectricdam., 16°47'31" S/179°56'04" O, 5 Feb 2011, *Barrabé 1128* (NOU!); Fiji, Taveuni, Cakaudrove Province, Somo Somo District, Naibili, road from Somo Somo to hydroelectricdam., 16°47'31" S/179°56'04" O, 5 Feb 2011, *Barrabé 1128bis* (NOU!); Fiji, Viti Levu, Tholo North, Mount Matomba, Nandala, vicinity of Nandarivatu, 15/18 Feb 1941, *Degener 14451* (K!); Fiji, vicinity of Waiyevo, Taveuni, 20 Feb 1928, *Gillespie 4622* (isotypes, K!, US[picture]! US00129589); Fiji, Viti Levu, Namosi, Northern slopes of Korombasambasanga Range, in drainage of Wainavindrau creek, 28 Sep 1953, *Smith 8738* (K!).





## **Article II**

En préparation, sera soumis dans Taxon

# Proposal to conserve the name *Margaritopsis* against *Eumachia* (Rubiaceae)

Laure Barrabé<sup>1,2,3</sup> & Aaron P. Davis<sup>4</sup>

<sup>1</sup> CIRAD, UMR AGAP, 98800 Noumea, New Caledonia, France.

<sup>2</sup> IAC, BP 18239, 98857 Noumea sud, New Caledonia, France.

<sup>3</sup> IRD, UMR AMAP, Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Végétale Appliquées, Herbarium NOU, BP A5, F-98848 Noumea, New Caledonia.

<sup>4</sup> Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey TW9 3AB, U.K.

*Margaritopsis* C.Wright in Sauvalle, in Anales Acad. Ci. Méd. Habana 6: 146. Jun. 1869 [Rubia.], nom. cons. prop.

Typus: *M. acutifolia* C.Wright in Sauvalle, in Anales Acad. Ci. Méd. Habana 6: 147. Jun. 1869, 'acuifolia'.

(=) *Eumachia* DC. in Prodr. 4: 478. 1830, nom. rej. prop.

Typus: *E. carnea* (G.Forst.) DC. (*Petesia carnea* G.Forst.)

*Margaritopsis* C.Wright in Sauvalle is a pantropical genus (Andersson in Syst. Geogr. Pl. 71: 73-85. 2001; Taylor in Syst. Geogr. Pl. 75: 161-177. 2005; Barrabé & al. in Taxon 61: 1251-1268.. 2012). It was based on the previous illegitimate generic name *Margaris* Griseb. proposed for a Rubiaceae collected by Wright in Cuba (Grisebach in Cat. Pl. Cub.: 134. 1866), and that is a later homonym of the genus *Margaris* DC., described for two Mexican taxa (De Candolle in Prodr. 4: 483. 1830). *Margaris* DC. is currently a synonym of *Symphoricarpos* Duhamel (Nash in Fieldiana, Bot. 24(11/4): 282), a genus in Caprifoliaceae. In fact, *Margaris* Griseb. is illegitimate since Grisebach attributed the specimen of Wright to *Margaris nudiflora* DC. (De Candolle in Prodr. 4: 483. 1830). Three years later the name *Margaritopsis* C.Wright in Sauvalle was proposed to replace *Margaris*; the Cuban species



*Margaritopsis acutifolia* was described in the same publication (Sauvalle in *Anales Acad. Ci. Méd. Habana* 6: 146-147. 1869). Two other species from Cuba and 24 Neotropical species have since been added to the genus *Margaritopsis*, increasing its American species richness to a total of 27 species (Urban in *Ark. Bot.* 17: 58-59. 1922; Taylor in *Syst. Geogr. Pl.* 75: 161-177. 2005). However, based on molecular evidence, the genus should encompass more than 70 species, by including ca. 46 other species from South East Asia, Indonesia and the West Pacific region, which are currently included in the genus *Psychotria* (Andersson in *Syst. Geogr. Pl.* 71: 73-85. 2001; Barrabé & al. in *Taxon* 61: 1251-1268. 2012).

Three genera have been synonymised with *Margaritopsis* (Andersson in *Syst. Geogr. Pl.* 71: 73-85. 2001; Andersson in *Syst. Geogr. Pl.* 72: 230. 2002; Taylor in *Syst. Geogr. Pl.* 75: 161-177. 2005), based on their well-supported phylogenetic placements within *Margaritopsis*: the monospecific Fijian *Readea* Gillespie (Gillespie in *Bernice P. Bishop Mus. Bull.* 74: 35. 1930), the Neotropical *Chytropsia* Bremek. (Bremekamp in *Recueil Trav. Bot. Néerl.* 31: 291. 1934), and the African *Chazaliella* E.M.A.Petit & Verdc. (Petit & Verdcourt in *Kew Bull.* 30: 268. 1975). In the latter case, only three species of *Chazaliella* have been sampled in these phylogenetic studies (including the type species, *Chazaliella abrupta* E.M.A.Petit & Verdc.); the placement and morphology of the other 17 species require investigation in order to confirm their inclusion within *Margaritopsis*. The genus *Polyozus* Lour. (Loureiro in *Fl. Cochinch.*: 74-75. 1790) is composed of six species from Asia and Indonesia and requires to be lectotypified. Herbarium investigations have shown that some specimens, placed under *Polyozus*, possess the same peculiar morphology of *Margaritopsis* species (Piesschaert in *Carpology and pollen morphology of the Psychotrieae (Rubiaceae-Rubioideae)*: 1-495. 2001). However, both species, designated in the protologue of the genus, *Polyozus lanceolata* Lour. and *Polyozus bipinnata* Lour., are synonyms of *Psychotria asiatica* L. and *Psydrax dicoccos* Gaertn., respectively (Robbrecht in *Opera Bot. Belg.* 1: 176-196 & 234-250. 1988). Consequently, *Polyozus* would be considered as a synonym of the genus *Psychotria* or *Psydrax* Gaertn. (Linné in *Syst. Nat. ed.* 10, 2: 929. 1759; Gaertner in *Fruct. Sem. Pl.* 1: 125. 1788).

*Margaritopsis* and its synonyms exhibit the same morphological combination of features, and specifically: vegetative parts pale yellowish green when dried; branchlets smooth (non-corky); stipules semi-deciduous, entire, usually united at the base, becoming mostly indurated and their upper portions falling through fragmentation; inflorescence axes always green; corolla with a limited colour range (white, creamy to yellow-green) and corolla

tube straight at base; fruits orange or red; pyrenes hemispherical in cross-section, without a ventral depression or intrusion of the seed-coat; pyrenes with two basal ventral marginal preformed germination slits; endosperm non-ruminate, often with a small inner central ventral invagination; and seed-coat lacking a red ethanol-soluble pigment (Barrabé & al. in *Taxon* 61: 1251-1268. 2012). These features also occur in the genus *Eumachia* DC., although there are important morphological differences between the two genera.

*Eumachia* is a monotypic Fijian genus (De Candolle in *Prodr.* 4: 478-479. 1830), based on the species *E. carnea* (G.Forst.) DC., later transferred to *Psychotria*, as *P. carnea* (G.Forst.) A.C.Sm. (Smith in *Bernice P. Bishop Mus. Bull.* 141: 151. 1936). In a molecular phylogenetic analysis this taxon is well-supported as nested within the genus *Margaritopsis* (Barrabé & al. in *Taxon* 61: 1251-1268. 2012). It exhibits features that are unusual and/or not found in species of *Margaritopsis*: stipules calyprate or lanceolate whose induration is sometimes unobvious (vs. mostly reduced and truncate / triangular, with an obvious induration); calyx inflated, enlarged, and with erect lobes (vs. reduced, with small teeth or teeth lacking); buds reduplicate (vs. rounded); corolla funnel-shaped with long lobes (vs. reduced with short lobes). *Eumachia carnea* forms a well-supported subclade (i.e. the ‘*carnea* group’) with three other Polynesian and Melanesian *Psychotria* species (i.e. *P. archboldiana* Fosberg, *P. lepiniana* (Baill. ex Drake) Drake and *P. sp.* ‘FIJ’), that possess the same peculiar morphology (Barrabé & al. in *Taxon* 61: 1251-1268. 2012). Based on a morphological survey (Barrabé, unpublished), this subclade should include seven other species from Samoa, Tonga and Fiji that share the same unusual features (i.e. *P. chlorocalyx* K.Schum., *P. geminodens* K.Schum., *P. incompta* A.C.Sm., *P. oncocarpa* K.Schum., *P. savaiiensis* Rech., *P. sclerocarpa* Whistler, *P. vaupelii* Whistler; Barrabé, unpublished). If the genus were to be maintained, the diversity of *Eumachia* certainly would comprise 11 species.

According to Art. 11.3 of the International Code of Nomenclature (McNeill & al. in *Regnum Veg.* 154. 2012), *Eumachia* predates and has priority over *Margaritopsis*. However the adoption of *Eumachia* to designate all species presently considered as *Margaritopsis* would create significant nomenclatural instability. Firstly, it would require at least the transfer of 27 species from *Margaritopsis* to *Eumachia*, via numerous new combinations at the species level. Secondly, the generic name *Margaritopsis* is nowadays well known, widely accepted among Rubiaceae specialists (e.g. Razafimandimbison & al. in *Mol. Phyl. Evol.* 48: 207-223. 2008; Bremer in *Ann. Missouri Bot. Gard.* 96: 4-26. 2009; Bremer & Eriksson in *Int. J. Pl. Sc.* 170: 766-793. 2009; Kiehn in *Ann. Missouri Bot. Gard.* 97: 91-105. 2010;

Borhidi in Acta Bot. Hung. 53: 241-250. 2011), and widely used for physiological, chemical or conservations studies (e.g. Jansen & al. in Annals of Botany 85: 91-101. 2000; Jansen & al. in IAWA J. 21: 197-212. 2000; Branda & al. in Biochem. Syst. Ecol. 45: 155-157. 2012). Consequently this name would be lost in favour of the obscure and little used *Eumachia*, that has never been used since the first and unique species was described. To accommodate the situation, the conservation of the name *Margaritopsis* against *Eumachia* is thus proposed.



## **Article III**

Accepté dans Adansonia

## **Psychotriae (Rubiaceae) neocaledonicarum specierum nomenclator**

**LAURE BARRABÉ**

Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour  
le Développement, UMR AGAP, centre IRD, 101 Promenade Roger  
Laroque, BP A5, Nouméa, F-98848 Nouvelle-Calédonie. - CIRAD, UMR  
AGAP, F- 34398 Montpellier, France. - Institut Agronomique néo-  
Calédonien, Département « Diversité Biologique et Fonctionnelle des  
Ecosystèmes Terrestres », Nouméa, Nouvelle-Calédonie

Institut de Recherche pour le Développement, UMR AMAP, Laboratoire  
de Botanique et d'Ecologie Végétale Appliquées, Herbarium NOU, BP A5,  
F-98848 Noumea, New Caledonia.

[laure.barrabe@ird.fr](mailto:laure.barrabe@ird.fr)

**ARNAUD MOULY**

Université de Franche-Comté, UMR CNRS 6249 Chrono-  
Environnement, 16 route de Gray, 25030 Besançon, France.

[arnaud.mouly@univ-fcomte.fr](mailto:arnaud.mouly@univ-fcomte.fr)

**JACQUES FLORENCE**

Institut de Recherche pour le Développement, UMR 7205 OSEB, Herbarium  
national, 16 rue Buffon, CP 39, 75231 Paris Cedex 05, France.

[jflo@mnhn.fr](mailto:jflo@mnhn.fr)

## RÉSUMÉ

Le dernier traitement taxonomique des espèces néo-calédoniennes du genre *Psychotria* s.l. (Rubiaceae) remonte à plus de 50 ans. L'abondance des noms publiés rend ardue toute étude systématique portant sur le groupe. Une révision nomenclaturale est proposée afin de faire le tri entre les noms valides, invalides, et illégitimes au sein des deux genres *Psychotria* s.s. et *Margaritopsis* (anciennement placé sous *Psychotria* s.l.). Des lectotypifications sont effectuées pour des noms d'espèces déjà décrites et pour les deux genres *Delpechia* et *Douarea*. Des noms nouveaux et des combinaisons nouvelles sont établis afin d'accorder les noms d'espèces aux règles du Code International de Nomenclature Botanique. Suite à la mise en synonymie de plusieurs noms de taxons spécifiques et variétaux, les noms corrects pour les 59 espèces acceptées pour *Psychotria* s.s. et trois pour *Margaritopsis* sont finalement retenus. Il reste néanmoins quatre noms à statut incertain. La richesse spécifique néo-calédonienne devrait être élargie à 85 espèces, réparties entre *Psychotria* s.s. et *Margaritopsis*, compte tenu de la découverte d'espèces nouvelles non décrites, autant dans les herbiers consultés que sur le terrain.

## MOTS-CLÉS

*Delpechia*, *Douarea*, *Furcatella*, lectotypification, *Margaritopsis*, nomenclature, Nouvelle-Calédonie, *Psychotria*, spécimen type, synonymie

## ABSTRACT

The latest taxonomic treatment of the genus *Psychotria* s.l. (Rubiaceae) in New Caledonia is more than 50 years old, and the taxonomy continues to present problems due to the high number of published names. A nomenclatural study of New Caledonia *Psychotria* s.l. is thus provided here, in order to enumerate valid, invalid and illegitimate names for the two genera *Psychotria* s.s. and *Margaritopsis* (previously placed under *Psychotria* s.l.). Herbarium specimens are designated to lectotypify names that are already published in the two genera *Delpechia* and *Douarea*. New names and new combinations are proposed to bring names into accordance with the International Code of Botanical Nomenclature. The synonymy of several specific and varietal names is provided; the correct names for 59 accepted species are retained for *Psychotria* s.s. and three for *Margaritopsis*. However, four species names of uncertain placement (*incertae sedis*) remain. It is estimated that the species richness of both genera occurring in New Caledonia should be increased to 85 species, due to the discovery of undescribed species found in herbaria and during fieldwork.

## KEYWORDS

*Delpechia*, *Douarea*, *Furcatella*, lectotypification, *Margaritopsis*, nomenclature, New Caledonia, *Psychotria*, type specimen, synonymy.

## INTRODUCTION

Le genre *Psychotria* L. s.l. (Rubiaceae) est le deuxième genre d'Angiospermes le plus diversifié de la flore de Nouvelle-Calédonie, puisque les estimations les plus récentes portent à environ 90 le nombre de ses espèces, toutes endémiques de l'archipel (Jaffré *et al.* 2001 ; Morat *et al.* sous presse). La polyphylie des *Psychotria* néo-calédoniens a été démontrée à travers les études moléculaires d'Andersson (2001, 2002), et confirmée plus récemment par Barrabé *et al.* (2012). Les espèces de l'archipel se répartissent entre les deux genres *Margaritopsis* C.Wright in Sauvalle (quatre espèces, dont une non décrite) et *Psychotria* s.s. sensu Andersson (le reste des espèces, Barrabé non publié), appartenant respectivement aux tribus des Palicoureeae et des Psychotrieae (Robbrecht & Manen, 2006). Les espèces *P. collina* Labill., *P. lyciiflora* (Baill.) Schltr. et *P. oleoides* (Baill.) Schltr. doivent être ainsi transférées dans le genre *Margaritopsis*. Cependant les combinaisons spécifiques n'ont pas encore été effectuées. En outre, un grand nombre de problèmes, notamment nomenclaturaux restent en suspens pour l'ensemble des espèces néo-calédoniennes de *Psychotria* s.l. en raison de révisions taxonomiques anciennes, la plus récente étant celle de Guillaumin (1948). Aucun travail de corrections nomenclaturales et de typifications du groupe n'a encore été proposé pour la Nouvelle-Calédonie. Compte tenu de l'abondance des noms existants, il devient nécessaire de faire le tri entre les noms valides, invalides, et illégitimes; étape préliminaire et indispensable pour toutes études taxonomiques et phylogénétiques nécessitant l'utilisation de noms corrects. De rares publications ont ainsi vu le jour et ont permis d'entamer cette tâche (Ruhsam *et al.* 2008 ; Govaerts *et al.* 2011), mais restent ponctuelles. Un réel besoin se fait ressentir pour un travail global portant sur *Psychotria* s.l. à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie.

La présente étude se propose de dresser la liste des espèces néo-calédoniennes déjà décrites de façon formelle pour les deux genres *Margaritopsis* et *Psychotria* s.s., et d'effectuer les actes nomenclaturaux en accord avec le Code International de Nomenclature Botanique (McNeill *et al.* 2006). Des situations nomenclaturales parfois complexes sont clarifiées. Les typifications adéquates sont proposées pour des noms déjà publiés. Des combinaisons et des noms nouveaux sont également créés pour les espèces qui le requièrent. Les mises en synonymie sont établies selon notre vision actuelle des concepts d'espèces, qui pourraient toutefois être remaniés ultérieurement. Ce travail a pour vocation d'établir une liste de noms (validement publiés et corrects pour les taxons acceptés) en prévision d'une future révision taxonomique complète des espèces néo-calédoniennes des genres *Margaritopsis* et *Psychotria* s.s.

## RAPPEL HISTORIQUE DE LA NOMENCLATURE DE *PSYCHOTRIA* S.L. EN NOUVELLE-CALÉDONIE



Le genre *Psychotria* est décrit formellement par Linné en 1759 dans son *Systemae Naturae*, mais n'est lectotypifié que 240 ans plus tard par l'attribution de son espèce type à *Psychotria asiatica* L. (Davis *et al.* 2001). Depuis deux siècles et demi la richesse du genre n'a cessé de croître et est actuellement estimée à environ 1800 espèces (Davis *et al.* 2009). Toutefois le concept de *Psychotria* s.l. englobe plusieurs genres différents, dont la délimitation et la caractérisation s'avèrent incertaines. Ce n'est qu'à partir des années 60, qu'un réel effort de délimitation formelle a été entrepris afin de caractériser et distinguer *Psychotria* s.s. de ses genres satellites, tout d'abord à travers d'importants travaux taxonomiques tels que ceux de Petit (1964, 1966), Robbrecht (1975) et Verdcourt (1975, 1977), et par la suite grâce aux phylogénies moléculaires (Nepokroeff *et al.* 1999 ; Andersson 2001, 2002). C'est dans ce contexte taxonomique mondial compliqué que s'inscrit l'histoire des *Psychotria* néo-calédoniens, entre 1791 et 1957, époque durant laquelle les concepts génériques du groupe restaient encore vagues pour une majorité de botanistes.

La première espèce néo-calédonienne à avoir été décrite sous le nom de genre *Psychotria*, est *P. collina*, collectée pour la première fois par Labillardière lors de son voyage en Océanie à bord du vaisseau *La Recherche* en 1791 (Tableau 1). Montrouzier est le deuxième à décrire dans sa flore de l'île Art (Montrouzier 1860) deux genres de Psychotriaceae, endémiques de Nouvelle-Calédonie : *Douarrea* Montrouz. et *Delpechia* Montrouz., qui correspondent à quatre espèces. Vingt ans plus tard, Baillon (1879) ajoute 36 taxons sous le genre *Uragoga* L. ex Baill. (Tableau 1). Il annote parallèlement des spécimens de l'herbier de Paris, en y apposant des noms restés inédits ou repris ultérieurement. Beauvisage (1894, 1901) crée deux espèces nouvelles et combine certaines des espèces de Montrouzier et Baillon sous le genre *Mapouria* Aubl. Il faut attendre le début du XX<sup>e</sup> siècle, pour voir publier le reste des noms de taxons spécifiques sous le genre *Psychotria*. Schlechter (1906) combine sous *Psychotria* certaines des espèces de Montrouzier et Baillon, et décrit neuf taxons nouveaux pour le genre, dont trois avec l'aide de Krause (Schlechter & Krause 1908). En 1910, une autre est décrite par Hochreutiner à partir d'une récolte de Vieillard. En 1921, Moore décrit 16 taxons nouveaux répartis entre les genres *Psychotria* et *Cephaelis* Sw. à partir des collectes de Compton faites lors de son expédition en Nouvelle-Calédonie en 1914. Enfin, durant près de quarante ans, Guillaumin (1921, 1929, 1930, 1944, 1957, 1961 ; Guillaumin & Virost 1953 ; White *et al.* 1926 ; Tableau 1) rédige les descriptions de 24 taxons de *Psychotria*, grâce notamment aux nouvelles récoltes de la mission franco-suisse de Guillaumin, Baumann-Bodenheim et Hürlimann entre 1950 et 1951. Il combinera sous *Psychotria* parallèlement et de façon valide en 1930, la majorité des taxons néo-calédoniens placés jusqu'alors dans *Cephaelis*, *Mapouria* et *Uragoga* (Tableau 1).

#### MÉTHODOLOGIE

Les herbiers internationaux suivants ont été consultés : BM, G, K, LYJB, MPU, NOU, P ainsi qu'un herbier historique P-BAILL (dans ce dernier,

seule la tribu des Uragogaeae sensu Baillon a été examinée). Les instituts suivants ont été sollicités pour des demandes ponctuelles : A, E, FI, H, L, MEL, U, US, W et ZT-ZSS. Dans certains cas, seules les images numérisées des spécimens types ont été vues et seront indiquées de la manière suivante : **[image]!**

Pour chaque nom de taxon valide, la présentation est la suivante : nom correct du taxon accepté (dans l'ordre alphabétique et avec une éventuelle correction orthographique selon les règles de l'article 60 du code), référence bibliographique, statut du nom, synonymes homotypiques, homonymes hétérotypiques, autres noms illégitimes, holotypes, lectotypes et isotypes, éventuels anciens syntypes de l'espèce traitée, dépôts des types, anciens syntypes relevant d'espèces différentes ou non retrouvés, noms invalides. L'orthographe des noms de localités des spécimens types correspond à celle présente sur les étiquettes d'herbier, éventuellement corrigées selon les références orthographiques géographiques de la DITTT (Direction des Infrastructures, de la Topographie et des Transports Terrestres) de Nouvelle-Calédonie. Une grande majorité des spécimens types, notamment ceux de P, comporte des codes à barres. Dans certains cas, deux codes à barres figurent sur une même part d'herbier : soit la part d'herbier comporte deux noms de collecteurs avec deux numéros différents (un code à barre se réfère ainsi à une seule collecte), soit la part d'herbier comporte deux rameaux correspondant à deux espèces différentes (un code à barre se réfère ainsi à une espèce).

La légitimité des noms des espèces néo-calédoniennes a été vérifiée à l'aide de la liste mondiale des Rubiaceae mise en ligne sur le site internet de l'herbier du Royal Botanical Gardens of Kew (Govaerts *et al.* 2011 ; <http://www.kew.org/wcsp/rubiaceae/>). En cas d'invalidité ou d'illégitimité d'un nom, une justification est fournie avec les références aux articles du code données entre parenthèses (p.ex. : art. XX.X).

Les listes des noms d'espèces incertaines et des noms nus ont été placées à la suite du traitement nomenclatural (voir paragraphes « *Incertae Species* » et « *Nomina Nuda* »). Pour les noms nus ou uniquement relevés sur des spécimens d'herbier, mais jamais décrits, la présentation est la suivante : *Nom uniquement relevé sur du matériel d'herbier* : nom, nom d'auteur, nom. mss. in herb. - *Nom nu uniquement relevé dans une référence bibliographique* : nom, nom d'auteur, référence bibliographique, nom. nud. - *Nom nu relevé à la fois sur matériel d'herbier et dans une référence bibliographique* : nom, nom d'auteur, référence bibliographique, nom. nud., mss. in herb. Ces noms nus ont été classés dans l'ordre alphabétique et chacun d'entre eux est rattaché à un nom d'espèce accepté.

Auteurs et année de publication	Description de taxons nouveaux (espèces et variétés)		Combinaisons nouvelles / Noms nouveaux		Noms illégitimes (espèces et variétés)	
	Genres	Nombre	Genres	Nombre	Genres	Nombre
Labillardière 1820	<i>Psychotria</i>	1	-	-	-	-
Montrouzier 1860	<i>Delpechia, Douarrea</i>	4	-	-	-	-
Baillon 1879	<i>Uragoga</i>	36	-	-	-	-
Beauvisage 1894	<i>Mapouria</i>	-	<i>Mapouria</i>	4	-	-
Beauvisage 1901	<i>Mapouria</i>	2	<i>Mapouria</i>	1	-	-
Schlechter 1906	<i>Psychotria</i>	6	<i>Psychotria</i>	12	<i>Psychotria</i>	1
Schlechter & Krause 1908	<i>Psychotria</i>	3	<i>Psychotria</i>	-	-	-
Hochreutiner 1910	<i>Psychotria</i>	1	-	-	-	-
Guillaumin 1911	-	-	-	-	<i>Psychotria</i>	1
Moore 1921	<i>Psychotria, Cephaelis</i>	16	<i>Psychotria, Cephaelis</i>	5	<i>Psychotria</i>	2
Guillaumin 1921	<i>Psychotria</i>	1	<i>Psychotria</i>	1	<i>Psychotria</i>	1
Guillaumin 1926	-	-	<i>Psychotria</i>	1	<i>Psychotria</i>	1
Guillaumin 1929	<i>Psychotria</i>	3	-	-	<i>Psychotria</i>	1
Guillaumin 1930	<i>Psychotria</i>	7	<i>Psychotria</i>	17	<i>Psychotria</i>	5
Däniker 1933	-	-	<i>Psychotria</i>	1	-	-
Guillaumin 1944	<i>Psychotria</i>	3	-	-	-	-
Guillaumin 1953	<i>Psychotria</i>	1	-	-	<i>Psychotria</i>	1
Guillaumin 1957	<i>Psychotria</i>	8	-	-	-	-
Ruhsam et al. 2008	-	-	<i>Psychotria</i>	1	<i>Psychotria</i>	3

**Tableau 1.** - Récapitulatif des actes nomenclaturaux et taxonomiques pour les espèces néo-calédoniennes du genre *Psychotria* s.l. L.

Toutes les lectotypifications ont été rédigées en accord avec les recommandations du dernier Code International de Nomenclature Botanique en vigueur (McNeill *et al.* 2006). Les lectotypes ont été désignés dans la mesure du possible dans l'herbier de référence de l'auteur du nom de taxon considéré, à savoir BM pour Moore, FI pour Labillardière, P pour Baillon, Beauvisage et Guillaumin, P et MPU pour Montrouzier, P pour Schlechter et Krause (pour ces deux auteurs voir ci-dessous dans le paragraphe « l'herbier de Berlin »). Ils ont été aussi choisis selon les critères suivants : bonne concordance avec la description originale, fertilité – stérilité de la récolte, abondance des parties fertiles, qualité de séchage (permettant la discrimination de récoltes différentes sous un même numéro de collecte), nombre de doubles, présence de la récolte dans plusieurs instituts internationaux. Certains syntypes n'ont pas été retrouvés, mais sont signalés dans le texte. Dans d'autres cas, des spécimens pouvant correspondre aux différentes diagnoses ont été trouvés, mais n'ont pas été retenus pour les lectotypifications, car ne coïncidant pas exactement aux citations du matériel original (contradictions avec la diagnose latine ou avec les localités affichées). Certaines lectotypifications portent sur des syntypes appartenant à des entités spécifiques différentes, mais qui toutefois coïncident tous avec la diagnose latine. Le choix s'est alors porté sur celui qui correspond au nom d'espèce usuellement employé par les phytoécologues contemporains de la Nouvelle-Calédonie, et relevé par le premier auteur durant ses travaux au sein de l'herbier NOU depuis 2005.

#### QUELQUES PROBLÈMES RENCONTRÉS & LIÉS AUX COLLECTIONS

##### L'HERBIER DE BERLIN

La plus grande partie de l'herbier de Berlin où travaillaient Schlechter et Krause a été brûlée lors d'un des bombardements de la seconde guerre mondiale en 1943, provoquant un incendie de vaste ampleur avec en particulier, la destruction du secteur des Rubiaceae (Hiepko 1987) et impliquant la disparition de la plupart des types de *Psychotria*. Néanmoins, Schlechter avait pris la précaution d'envoyer des doubles de ses récoltes de Nouvelle-Calédonie dans différents grands herbiers. Au moins l'un d'entre eux a généralement été retrouvé à G, K ou P. Le choix du lectotype s'est alors porté sur le spécimen de Paris, qui rassemble le plus de collections de Nouvelle-Calédonie. Seuls deux de ses taxons décrits à partir de collections de Le Rat, n'ont pu être repérés (voir sous *Incertae species*).

##### LES COLLECTIONS DE MONTROUZIER DE L'ÎLE ART

Elles ont été réparties entre quatre herbiers : G, LYJB, MPU, P (Guillaumin & Beauvisage 1914) et en ce qui concerne les *Psychotria*, il ne subsiste que peu de parts à Paris et à Montpellier. Celles de l'herbier du Jardin Botanique de Lyon, ont été totalement détruites par le feu au cours de XXème siècle, à l'exception d'une planche de fougère alors en prêt. La lectotypification des noms s'avère ainsi délicate, d'autant plus que l'auteur citait rarement des récoltes dans ses protologues. Il n'y a pas de certitude que les espèces qu'il ait décrites soient basées sur des

échantillons d'herbier. Au cours des travaux de Beauvisage (1894, 1901), résumés plus tard par Guillaumin & Beauvisage (1914), les collections de Montrouzier ont été numérotées et rattachées à certains des taxons de la flore de l'île Art (Montrouzier 1860). Cette étude nous a permis d'établir clairement les lectotypifications pour certains de ces taxons. Pour les autres noms d'espèces il n'a pas été possible de les rattacher à des entités spécifiques précises (voir sous *Incertae species*) bien que des prospections récentes dans l'archipel des Belep aient établi à quatre le nombre d'espèces de *Psychotria* s.s présentes sur l'île Art et une pour *Margaritopsis*.

#### LES DIFFICULTÉS DES TRAVAUX DE GUILLAUMIN

En 1911, Guillaumin publie des combinaisons sous le genre *Psychotria*, qui s'avèrent invalides car l'auteur n'associe pas expressément l'épithète spécifique finale au genre correspondant, même s'il cite correctement le basionyme de chaque nouvelle combinaison (art. 33.1, p.ex. : p173 « *P. (Uragoga gabriellae* Baill.) »).

Pour certains taxons, décrits par Guillaumin et basées sur les collectes de la mission franco-suisse, l'ordre des collecteurs, apparaissant dans la diagnose, a été inversé par rapport à l'inscription sur l'étiquette d'herbier. Il a été choisi de conserver l'ordre des collecteurs relevé sur les spécimens types.

#### LES ECHANGES D'HERBIERS ENTRE LES GRANDS COLLECTEURS DU XIX<sup>e</sup> SIÈCLE

Un des problèmes majeurs auxquels sont confrontés les taxonomistes étudiant la flore de Nouvelle-Calédonie, réside dans les mélanges d'herbiers entre quatre grands collecteurs du XIXe siècle (Morat 2010) lors d'échanges entre eux : Deplanche, Pancher, Thiébaud (aussi orthographié *Thiébault*) et Vieillard. À cette occasion, ils ajoutaient leurs propres numérotations à l'originale. Ainsi, des numérotations doubles, triples, voire quadruples, ne sont pas rares. En outre, Deplanche, Pancher et Vieillard possédaient deux numérotations distinctes, la première correspondant aux numéros de collecte et la seconde aux numéros d'espèces, induisant une grande confusion. Il arrivait également que deux taxons différents aient été mélangés sur une même part d'herbier. Enfin, les noms de localités sont parfois douteux, lorsque l'on connaît la répartition actuelle des taxons considérés, et peu précis puisqu'à l'époque, ces quatre collecteurs n'utilisaient que les noms des grandes régions de Nouvelle-Calédonie ou simplement leur point de chute durant leur exploration : Wagap, Nouméa, Oubatche, Balade, Gatope, Canala, Bourail... Pour la lectotypification de tels herbiers, deux vérifications ont été opérées, à savoir la correspondance exacte des spécimens avec la diagnose latine et l'identification des doubles d'une même récolte. Pour ce faire, différents indices ont été utilisés, tels que l'aspect général, la qualité de séchage, le stade phénologique, la présence d'épiphylls ou d'attaques d'insectes et de champignons.

LA POSITION TAXONOMIQUE DES ESPÈCES NEOCALÉDONIENNES

Dans cette étude deux genres ont été retenus pour la Nouvelle-Calédonie : *Margaritopsis* et *Psychotria* (voir Introduction). Les espèces néo-calédoniennes de *Margaritopsis* appartiennent à un ensemble monophylétique restreint à la région Indo-Pacifique et positionné à l'intérieur des *Margaritopsis* américains (Barrabé *et al.* 2012). Une étude préliminaire phylogénétique (Barrabé non publié), basée sur un échantillonnage presque complet des *Psychotria* néo-calédoniens, a montré que toutes les autres espèces de l'archipel font partie de *Psychotria* s.s. et plus particulièrement du clade IV défini par Andersson (2002). Les espèces ayant servi à la description des genres endémiques *Delphechia* Montrouz., *Douarrea* Montrouz. et *Furcatella* Baum.-Bod. appartiennent également à cet ensemble. Par conséquent ces trois derniers noms de genres ont été placés en synonymie de *Psychotria*.

## TRAITEMENT NOMENCLATURAL

### *Margaritopsis* C.Wright in Sauvalle

*Anales de la Academia de Ciencias Médicas, Físicas y Naturales de la Habana* 6: 146 (1869). – Type : *Margaritopsis acutifolia* C.Wright in Sauvalle, *Anales de la Academia de Ciencias Médicas, Físicas y Naturales de la Habana* 6: 147 (1869), 'acutifolia'.

#### 1. *Margaritopsis collina* (Labill.) Barrabé & Mouly, comb. nov.

*Psychotria collina* Labill., *Sertum Austro-Caledonedonicum* : 47 (1825). – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. s.l., s.d., bt., fl., j.fr., Labillardière s.n. (FI[image]! x 1 n°081908, Fototeca n°2554 p.p. [partie gauche correspondant à deux rameaux]; isolecto-, BM! ; P! P00547101 p.p. [partie inférieure droite étiquetée « A », donné par M. Webb]).

*Psychotria lenormandii* Schltr., *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 39: 262 (1906), **syn. nov.** – Type (cité dans le protologue) : « Süd-Bezirk : am Wäldrändern auf den Abhängen des Mont Humboldt, ca. 1200 m ü. M. – [Schlechter...] 15337, blühend im November 1902 ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Auf den Abhängen des Mont Humboldt, 1200 m, 16.XI.1902, bt., Schlechter 15337 (P! P00633522 ; iso-, K! p.p. [étiqueté « A »]).

*Psychotria pseudocollina* Hochr., *Bulletin of the New York Botanical Garden* 6: 288 (1910), **syn. nov.** – Type (cité dans le protologue) : « Nova Caledonia, Wagap (Vieillard no. 746 [Depl. 419], in herb. N. Y. Bot. Gard.) ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Wagap, 1861-1867, bt., fl., fr., Vieillard 746 [Deplanche 419] (NY[image]! NY00132993 ; iso-, G! [icon. de Hochreutiner]; P! x 3 P00634208, P00634209, P00634210 [in herb. Drake]).

## NOTES NOMENCLATURALES

Dans la diagnose de *Psychotria collina*, aucun matériel d'herbier n'est cité. Une planche illustrée complète la description latine (Labillardière 1824-1825, planche 47). Cette illustration représente un rameau principal divisé en deux rameaux secondaires dont l'un supporte une inflorescence avec des fleurs épanouies et des fruits côtelés à calice persistant et au tube très court, le second rameau étant stérile. Une image numérique d'une part d'herbier de Labillardière de Nouvelle-Calédonie présente dans l'herbier de FI a été obtenue. Il s'agit du matériel original ayant servi à la description de l'espèce, car le spécimen comporte une description latine manuscrite de Labillardière (Fig. 1). Cette part est constituée d'un mélange de deux espèces de *Psychotria* de Nouvelle-Calédonie. Les deux rameaux à gauche appartiennent au taxon 1 et présentent des fleurs et fruits immatures lisses et non côtelés à tube du calice peu développé (Fig. 1). Les deux rameaux au centre et à droite appartiennent au taxon 2 et présentent des fruits visiblement matures, côtelés et à calice persistant dont le tube est développé. Une part d'herbier de Labillardière a été trouvée à P portant le nom de *Psychotria collina* Labill. Elle présente des boutons et jeunes fruits lisses avec un tube du calice peu développé. Comme dans le cas précédent, la part comporte deux rameaux des taxons 1 et 2. Le taxon 1, à fruits immatures et lisses, est situé dans la partie inférieure droite de la part (étiqueté « A »). Le taxon 2, avec de vieux axes d'inflorescence et sans fruit, est situé dans la partie supérieure gauche (étiqueté « B »). Un dernier spécimen a été trouvé à BM en boutons et jeunes fruits lisses correspondant au taxon 1. Sur ce dernier spécimen, quatre écritures différentes ont pu être identifiées dont celle de Labillardière qui détermine son spécimen comme un *Psychotria*. Ces trois spécimens font vraisemblablement partie de la même récolte, car ils présentent les mêmes espèces 1 et 2 et la qualité de séchage est identique. L'illustration de la diagnose semble être un mélange des taxons 1 et 2. Les fleurs, les stipules, la taille et la forme des feuilles, la forme de l'inflorescence et le calice coïncident avec le taxon 1. Les fruits côtelés coïncident avec le taxon 2. Le rameau de FI correspondant au taxon 1 (Fig. 1) est par conséquent choisi comme lectotype, car il s'agit d'un spécimen appartenant à l'herbier dans lequel Labillardière travaillait et la plupart des caractères décrits dans la diagnose coïncident avec le taxon 1, à l'exception des fruits. Le rameau de droite (taxon 2) semble appartenir à l'espèce *P. coptosperma* ou à une espèce proche.

*Margaritopsis collina*, *Psychotria lenormandii* et *P. pseudocollina* font partie d'un complexe d'espèces où les différences morphologiques sont particulièrement ténues. Il n'est ainsi pas possible de les différencier sur la base de caractères solides et stables. Le basionyme de *M. collina* étant le premier à avoir été décrit (Labillardière 1824-1825) et ayant priorité, les deux autres taxons sont placés en synonymie.

L'isotype de *Psychotria lenormandii* de K comporte trois rameaux : un stérile (étiqueté « C »), un avec des fruits (étiqueté « B ») et un avec des boutons floraux (étiqueté « A »). Ce dernier rameau est seul considéré comme isotype du taxon *Psychotria*

*lenormandii*, car dans la diagnose de Schlechter (1906), seules les parties florales sont décrites.

Plusieurs parts d'herbier *Vieillard 746* ont été trouvées et la plupart ne correspond pas à l'exacte citation de Hochreutiner (1910) dans le protologue de *Psychotria pseudocollina* : mélange entre les localités de Balade et Wagap, utilisation des localités de Port Boisé et Baie de Néna, absence de la double numérotation *Vieillard 746 / Deplanche 419*, qualités de séchage différentes. Seules les parts d'herbier portant la double numérotation et l'unique localité Wagap ont été considérées comme holotype et isotypes pour ce taxon.

## 2. *Margaritopsis lyciiflora* (Baill.) Barrabé & J.Florence, comb. nov.

*Uragoga lyciiflora* Baill., *Adansonia* 12: 290 (1879). – *Psychotria lyciiflora* (Baill.) Schltr., *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 39: 261 (1906). – Types (cités dans le protologue) : « oritur in Nova-Caledonia ubi legebat cl. *Balansa* (n. 1089), in sylvis supra Tené prope Bourail, et (n. 3414) in sylva Pessikara, ad partem superiorem fl. Dotio, Jannario-Martio floriferam (Herb. Mus. par.) ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Forêt de Pessikara [Petchikara], dans la partie supérieure du bassin du Dotio [Dothio], l.1872, bt., fl., *Balansa 3414* (P! P00633532 ; isolecto-, K! ; P! x 2 P00633531, P00633533). – Syntype : Nouvelle-Calédonie. Forêts situées au-dessus de Téné, près de Bourail, 17.III.1869, bt., fl., *Balansa 1089* (P! x 2 P00633529, P00633530).

### NOTES NOMENCLATUREALES

La part d'herbier *Balansa 3414* de P (code à barres P00633532) est choisie comme lectotype car comportant un plus grand nombre de doubles dont deux à P et un à K.

## 3. *Margaritopsis oleoides* (Baill.) Barrabé & Mouly, comb. nov.

*Uragoga oleoides* Baill., *Adansonia* 12: 252 (1879). – *Psychotria oleoides* (Baill.) Schltr., *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 39: 262 (1906). – Type (cité dans le protologue) : « oritur in Austro-Caledoniae collibus ferruginosis inter Ounia lacuumque planitiem, teste cl. *Balansa* (exs., n. 2991), Decembre florifera ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Collines ferrugineuses situées entre Ounia [Unia] et la plaine des Lacs, 8.XII.1870, bt., fl., *Balansa 2991* (P! P00633579 ; iso-, P! x 2 P00633577, P00633578).

## *Psychotria* L.

*Systema Naturae* ed. 10, 2: 929 (1759), *nom. cons.* – Lectotype, désigné par Petit (1964) : *Psychotria asiatica* L.

*Mapouria* Aubl., *Histoire des Plantes de la Guiane française* 1: 175 (1775). – Type : *Mapouria guianensis* Aubl. [= *Psychotria mapouriioides* DC.].

*Delpechia* Montrouz., *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Lyon, Section des Sciences* 10: 221 (1860), **syn. nov.** – Lectotype (désigné ici) : *Delpechia floribunda* Montrouz. [= *Psychotria montrouzieri* Barrabé & J.Florence, *nom. nov.*].

L'espèce *Delpechia floribunda* est choisie comme lectotype du genre au détriment de *D. artensis*, car c'est le seul des deux taxons pour lequel le matériel d'herbier de Montrouzier a été retrouvé : voir sous 36. *Psychotria montrouzieri* et 64. *P. artensis*.

*Douarrea* Montrouz., *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Lyon, Section des Sciences* 10: 222 (1860), **syn. nov.** – Lectotype (désigné ici) : *Douarrea speciosa* Montrouz. [= *Psychotria belepensis* Barrabé & Mouly, *nom. nov.*].

L'espèce *Douarrea speciosa* est choisie comme lectotype du genre au détriment de *Douarrea alba*, pour les mêmes raisons que *Delpechia* : voir sous 8. *Psychotria belepensis* et 63. *Douarrea alba*.

*Uragoga* sect. *Apodagoga* Baill., *Adansonia* 12: 252 (1879), **syn. nov.** – Type : *Uragoga macroglossa* Baill. [= *Psychotria macroglossa* (Baill.) Guillaumin].

*Uragoga* sect. *Forcipella* Baill., *Adansonia* 12: 288 (1879), **syn. nov.** – Type : *Uragoga rupicola* Baill. [= *Psychotria rupicola* (Baill.) Schltr.].

*Uragoga* sect. *Oligagoga* Baill., *Adansonia* 12: 292 (1879), **syn. nov.** – Type : *Uragoga subuniflora* Baill. [= *Psychotria monanthos* (Baill.) Schltr.].



**Fig. 1.** - Lectotype de *Margaritopsis collina* (Labill.) Barrabé & Mouly, comb. nov. : Nouvelle-Calédonie. s.l., s.d., bt., fl., j.fr., Labillardière s.n. (FI). En haut, image de la planche d'herbier de FI comportant le lectotype. En bas à gauche, noté 1 : lectotype de *Margaritopsis collina*. En bas à droite, noté 2 : seconde espèce exclue de la récolte type. Illustration produite par Gilles Dagostini.

*Uragoga* sect. *Parastraussia* Baill., *Adansonia* 12: 251 (1879), **syn. nov.** – Type : *Uragoga calothyrsa* Baill., 'calothyrsus' [= *Psychotria calothyrsa* (Baill.) Guillaumin].

*Uragoga* sect. *Podocephaelis* Baill., *Adansonia* 12: 223 (1879), **syn. nov.** – Type : *Uragoga pancheri* Baill. [= *Psychotria pancheri* (Baill.) Schltr.].

*Uragoga* sect. *Pyramidura* Baill., *Adansonia* 12: 286 (1879), **syn. nov.** – Type : *Uragoga goniocarpa* Baill. [= *Psychotria goniocarpa* (Baill.) Guillaumin].

*Uragoga* sect. *Tolisanthes* Baill., *Adansonia* 12: 294 (1879), **syn. nov.** – Type : *Uragoga trichopodantha* Baill. [= *Psychotria goniocarpa* (Baill.) Guillaumin].

*Psychotria* sous-genre *Eupsychotria* Guillaumin, *Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 35 (1930), *nom. inval.*

*Furcatella* Baum.-Bod., *Systematik der flora von Neu-Caledonien (Melanesien-Südpazifik)* 4: 103 (1988), *nom. novum inval.* – *Furcatella* Baum.-Bod., *Systematik der flora von Neu-Caledonien (Melanesien-Südpazifik)* 5: 98 (1989), *nom. novum inval.*, sans indication de rang, ni citation directe et complète au basionyme.

SYNONYMIE D'AUTEURS DE NOMS DE GENRES POUR LES ESPÈCES NÉO-CALEDONIENNES

*Cephaelis* sensu auct. *neocal. pro max. parte*, non Sw., *Nova Genera & Species plantarum seu Prodromus* : 45 (1788), *nom. cons.*

*Uragoga* sensu auct. *neocal. pro max. parte*, non L. ex Baill., *Adansonia* 12: 323 (1879).

*Cremocarpon* sensu auct. *neocal. pro max. parte*, non Boiv. ex Baill., *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Paris* 1: 192 (1879).

#### 4. *Psychotria amieuensis* Guillaumin

*Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, sér. 2*, 1: 118 (1929). – Type (cité dans le protologue) : « Col d'Amieu [*Le Rat...*] (59) ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Col d'Amieu, VII.1909, reçu le 9 octobre 1909, bt., fl., *Le Rat* 59 (P! P00547146 ; iso-, P! P00632561).

NOTES NOMENCLATUREALES

Le numéro de récolte (n°59) de l'isotype (code à barres P00632561) a été ajouté lors du chantier de numérisation en juillet-août 2008. Cette part est toutefois considérée comme double de l'holotype.

#### 5. *Psychotria ammericola* Guillaumin

*Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, série B, Botanique* 8: 105 (1957). – Types (cités dans le protologue) : « Mé Amméri, 700 m, serpentine, 28, 29/XI/1950 (*Baumann et Guillaumin* 8.755, 8.814, 8.982) ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Mé Amméri, forêt hygrophile, latérite, 700 m, 29.XI.1950, bt., *Guillaumin & Baumann-Bodenheim* 8982 (P! P00547143 ; isolecto-, G! x 2 ; Z [image]! x 2 Z-000023016, Z-000023017). – Syntypes : Nouvelle-Calédonie. Mé Amméri, forêt hygrophile, latérite, 700 m, 28.XI.1950, fl. nouées, j.fr., *Guillaumin & Baumann-Bodenheim* 8755 (P!, P00547145 ; Z[image]! x 2 Z-000064559, Z-000064560). – Mé Amméri, forêt hygrophile, latérite, 700 m, 28.XI.1950, j.fr., *Guillaumin & Baumann-Bodenheim* 8814 (P! P00547144 ; Z[image]! x 2 Z-000064558, Z-000064557).

NOTES NOMENCLATUREALES

La part d'herbier *Guillaumin et Baumann-Bodenheim* 8982 (code à barres P00547143) est choisie comme lectotype car en meilleur état de conservation. L'ordre des collecteurs est celui qui apparaît sur l'étiquette des parts d'herbier.

#### 6. *Psychotria baillonii* Schltr.

*Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 39: 261 (1906). – Type (cité dans le protologue) : « Nord-Bezirk : auf den Bergen bei Oubatche, an Waldrändern, ca. 1000 m ü. M. – [*Schlechter*] n. 15457, blühend im Dezember 1902 ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Auf den Bergen bei Oubatche, 1000 m, 17.XII.1902, bt., *Schlechter* 15457 p.p. (P! P00729244 [étiqueté « A »] ; isolecto-, BM! ; K! ; Z [image]! Z-000023019).

*Psychotria salicifolia* Schltr. var. *ou-hinnae* Schltr., *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 39: 263 (1906), **syn. nov.** – *Psychotria stricta* (Baill.) Guillaumin var. *ou-hinnae* (Schltr.) Guillaumin, *Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 34 (1930), *nom. inval.* – Type (cité dans le protologue) : « Nord-Bezirk : in den Wäldern der Berge bei Ou Hinna, ca. 700 m ü. M. – [*Schlechter...*] n. 15682, blühend im Januar 1903 ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Auf den Bergen bei Ou-Hinna, 700 m, 7.I.1903, bt., fl., *Schlechter* 15682 (P! P00634192 ; iso-, BM! p.p. [étiqueté « C »] ; G! ; K!).

*Psychotria laxissima* S.Moore, *Journal of the Linnean Society, Botany* 45: 338 (1921), **syn. nov.** – Type (cité dans le protologue) : « Mont Canala ; streamside in forest ; 2000 ft. ; mica schist. [*Compton...*] 1238 ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Mont Canala, streamside in forest, 2000 ft., micaschistes, 15.VI.1914, bt., fl., *Compton* 1238 (BM! BM000895896).

#### NOTES NOMENCLATUREALES

Le spécimen type d'*Uragoga baillonii* est composite, avec un fragment de rameau feuillé appartenant à une Salicaceae qui est exclue de la récolte type de l'espèce. L'annotation « A » (code à barres P00729244, rameau de gauche), correspond au lectotype de *P. baillonii*, et l'annotation « B » (code à barres P00547141, rameau de droite) au rameau de la Salicaceae.

*Psychotria laxissima* et *P. salicifolia* var. *ou-hinnae* sont placés comme synonymes de *P. baillonii*, car similaires morphologiquement. L'espèce est présente sur l'ensemble de la Grande Terre, variable écologiquement et morphologiquement.

Bien que le nom *Psychotria salicifolia* Schltr. soit illégitime (homonyme hétérotypique, voir sous 28. *P. hootmawaapensis* Barrabé & J.Florence, nom. nov.), le nom de la variété *P. salicifolia* var. *ou-hinnae* reste légitime (art. 55.2). Sur tous les doubles de la récolte *Schlechter 15682* consultés à BM, G, K et P, deux fragments feuillés différents sont présents : l'un avec fleurs et boutons et à larges feuilles, et l'autre stérile ou fleuri avec des feuilles plus étroites. Schlechter a visiblement choisi de montrer la variabilité dont pouvait faire preuve la plante qu'il a ramassée puis décrite. Cependant, il semble que les deux rameaux soient issus de deux individus différents, correspondant à deux taxons distincts dont l'un coïnciderait avec *P. baillonii* (rameaux à larges feuilles) et l'autre avec un taxon à morphologie intermédiaire entre *P. baillonii* et *P. hootmawaapensis* (rameaux à feuilles étroites). Le nom *P. salicifolia* var. *ou-hinnae* est néanmoins placé comme synonyme de *P. baillonii*, car le rameau principal florifère à larges feuilles coïncide avec ce dernier taxon. L'isotype de cette variété est monté à BM avec l'isotype de l'autonyme (*Schlechter 15551*) et un fragment feuillé appartenant à une autre plante (non identifiée à la famille). Les annotations « C », « A » et « B » ont été respectivement attribuées sur la planche d'herbier de BM pour distinguer ces trois taxons et éviter toute confusion.

Le nom *Psychotria stricta* (Baill.) Guillaumin est illégitime (voir sous 28. *P. hootmawaapensis*). Le nom de variété *P. stricta* var. *ou-hinnae* (1930) devrait être légitime (art. 55.2) mais Guillaumin (1930) crée ce nom simultanément à sa mise en synonymie sous le nom *P. salicifolia* var. *ou-hinnae*, le rendant ainsi invalide (art. 34.1).

#### 7. *Psychotria baladensis* (Baill.) Guillaumin

*Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 27 (1930). – *Uragoga baladensis* Baill., *Adansonia* 12: 287 (1879). – Type (cité dans le protologue) : « viget in ditone austro-caledonica, ubi legit Vieillard (*Herb., n. 655*), « in sylvis montium ad Poila » ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Bois de montagne à Poila, 1855-1860, bt., fl., fr., *Vieillard 655* (P! P00547137 ; iso-, P! x 2 P00547135, P00547136 [in herb. Drake]).

*Psychotria baladensis* (Baill.) Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de Marseille* 9: 173 (1911), nom. inval.

#### 8. *Psychotria belepensis* Barrabé & Mouly, nom. nov.

*Douarrea speciosa* Montrouz., *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Lyon, Section des Sciences* 10: 222 (1860). – *Mapouria speciosa* (Montrouz.) Beauvis., *Annales de la Société Botanique de Lyon* 19: 25 (1894). – *Psychotria speciosa* (Montrouz.) S.Moore, *Journal of the Linnean Society, Botany* 45: 335 (1921), nom. illeg. – non *Psychotria speciosa* G.Forst., *Florulae Insularum Australium Prodrumus* : 16 (1786), nec (Kunth) Spreng., *Systema Vegetabilium* 1: 746 (1824). – Type (cité dans le protologue) : « in collibus et sylvis insulae Art ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Art, côteaux, IV-XI ou II, bt., fl., *Montrouzier 108* (P! P00634183). – Syntype : Nouvelle-Calédonie. s.l., s.d., bt., fl., *Montrouzier 193* (MPU! x 3 MPU012296, MPU012297, MPU012298).

#### NOTES NOMENCLATUREALES

Compte tenu que la combinaison de Moore (1921) de *Douarrea speciosa* Montrouz. sous *Psychotria* est illégitime (homonyme hétérotypique, art. 53.1), le nom nouveau *P. belepensis* est créé. Guillaumin & Beauvisage (1914) ont cité pour *D. speciosa* : « [Montrouzier...] 108 in Herb. Lugd. I., Paris!, Boiss., 193 in Herb. Monsp. ». Des spécimens d'herbier correspondant à la numérotation *Montrouzier 193* ont été trouvés à MPU. Ils présentent des rameaux composites, appartenant tous à l'espèce *P. belepensis*. Des différences de qualité de séchage sont observées entre des rameaux différents et sur un même rameau. Ces incertitudes ne permettent pas de savoir si ces rameaux font tous partie de la même récolte. En outre, la part d'herbier de *P. Montrouzier 108*, clairement identifiée par Beauvisage en 1894, présente plus de fleurs épanouies et est déposée dans l'herbier de P plus accessible aux botanistes. Par conséquent, ce spécimen est choisi comme lectotype.

#### 9. *Psychotria bourailensis* Guillaumin

*Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 28 (1930). – Type (cité dans le protologue) : « Bourail (*Balansa 1111*) ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Bourail, dans les bois, 3.III.1869, fl., fl.nouées, fr., *Balansa 1111* (P! P00547134 ; iso-, P! P00547133).

#### NOTES NOMENCLATUREALES

Les trois taxons *Psychotria bourailensis*, *P. calliantha* (Baill.) Guillaumin et *P. spachiana* (Baill.) Guillaumin ex Barrabé & Mouly sont des espèces proches morphologiquement. Quelques différences notables concernant entre autres, le calice, les feuilles, les stipules et les bractées, sont observées. Néanmoins, il n'est pas encore possible de savoir



s'ils constituent des entités spécifiques distinctes, en raison de leur rareté sur le terrain et dans les collections d'herbier. Malgré la mise en synonymie de *P. spachiana* sous *P. calliantha* par Guillaumin (1930) et dans le doute, aucune décision de mise en synonymie n'a été prise.

#### 10. *Psychotria brachylaena* (Baill.) Guillaumin

*Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 28 (1930). – *Uragoga brachylaena* Baill., *Adansonia* 12: 250 (1879). – Types (cités dans le protologue) : « oritur in ditone austro-caledonica, ubi legerunt Pancher, Augusto floriferam, in collibus circa Kanala, et cl. Vieillard (Herb., n. 678), in sylvis montium prope Balade ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Bois des montagnes de Balade, 1855-1860, bt., Vieillard 678 (P! P00547123 ; isolecto-, NOU! ; P! x 3 P00547124 [communiqué par M. Lenormand], P00547125, P00748153 [in herb. Drake]). – Syntype non retrouvé : Pancher s.n.

*Psychotria brachylaena* (Baill.) Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de Marseille* 9: 173 (1911), nom. inval.

#### NOTES NOMENCLATUREALES

Parmi les récoltes citées dans le matériel original, seul des parts d'herbier correspondant à Vieillard 678 ont été retrouvées, et par conséquent celle portant le code à barres P00547123, a été choisie comme lectotype de l'espèce. Deux spécimens d'herbier ont été repérés à P qui portent l'identification de Baillon : « Kanala [Canala], coteaux peu boisés, s.d. [août], bt., fl. nouées, Pancher 3149<sup>f</sup> (P00547126) » et « Kanala, s.d., bt., fl. nouées, Pancher 3149 [Vieillard 495] ». Dans le doute ils ne sont pas considérés comme des syntypes car ils ne correspondent pas à la citation exacte du protologue.

#### 11. *Psychotria calliantha* (Baill.) Guillaumin

*Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 28 (1930). – *Uragoga calliantha* Baill., *Adansonia* 12: 229 (1879). – Type (cité dans le protologue) : « oritur in ditone austro-caledonica ubi in sylvis austro-orientalibus loci dicti Table-Unio legit cl. Balansa (n. 2052), ad alt. circiter 600 metr., (Herb. Mus. par.) ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Forêts situées au SE de la Table Unio, vers 600 mètres d'altitude, 15.XII.1869, bt., fl., j.fr., Balansa 2052 (P! P00547129 ; iso-, K! ; P! x 2 P00547127, P00547128).

*Psychotria calliantha* (Baill.) Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de Marseille* 9: 173 (1911), nom. inval.

NOTES NOMENCLATUREALES : voir la discussion sous 9. *Psychotria bourailensis*.

#### 12. *Psychotria calorhamnus* (Baill.) Guillaumin ex Däniker

*Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich* 78(Beibl. 19): 455 (1933). – *Uragoga calorhamnus* Baill., *Adansonia* 12: 286 (1879). – Types (cités dans le protologue) : « oritur in Austro-Caledonia ubi legerunt cl. Deplanche (n. 398), ad Taulé et Pueblo, et Balansa (n. 3193) in Peninsula Poume, inter terras eruptivas (Herb. Mus. par.) ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Presqu'île Poume [Poum], dans les terrains éruptifs, V.1871, bt., fl., Balansa 3193 (P! P00547120 ; isolecto-, K! ; NOU! ; P! x 2 P00547118, P00547119). – Syntype : Nouvelle-Calédonie. Tanlé et Puébo [Pouébo], 1861-1867, bt., fl., Deplanche 398 (K! [communiqué par M. Lenormand 14/4/1968] ; P! x 3 P00547121 [Vieillard 2774, in herb. Drake], P00547122, P00729230).

*Psychotria calorhamnus* (Baill.) Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de Marseille* 9: 173 (1911), nom. inval.

*Psychotria calorhamnus* (Baill.) Ruhsam, *Botanical Journal of the Linnean Society* 157: 116 (2008), nom. illeg. superfl.

#### NOTES NOMENCLATUREALES

La part d'herbier Balansa 3193 (code à barres P00547120) est choisie comme lectotype car en meilleur état de conservation et présentant un plus grand nombre de fleurs épanouies. La combinaison de l'espèce sous le genre *Psychotria*, effectuée par Guillaumin (1911) est invalide. Däniker la valide en 1933 involontairement, car il effectue l'acte nomenclatural conforme aux règles du code en citant directement la combinaison suivie du basionyme et de sa référence. Le nom *P. calorhamnus* (Baill.) Ruhsam est illégitime, car publié postérieurement à *P. calorhamnus* (Baill.) Guillaumin ex Däniker (art. 52.1).

#### 13. *Psychotria calothyrsa* (Baill.) Guillaumin

*Journal of the Arnold Arboretum* 7: 102 (1926), 'calothyrsus'. – *Uragoga calothyrsa* Baill., *Adansonia* 12: 249 (1879), 'calothyrsus'. – Type (cité dans le protologue) : « oritur in sylvis australibus sub Kanala sitis, ad altit. circ. 500 metr., teste collect. cl. Balansa (exs., n. 1998<sup>b</sup>) ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Forêts situées au sud de Canala, vers 500 mètres d'altitude, XI.1869, bt., fl., Balansa 1998b (P! P00547117 ; iso-, P! x 2 P00547115, P00547116).

*Psychotria calothyrsa* (Baill.) Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de Marseille* 9: 173 (1911), 'calothyrsus', nom. inval.

#### NOTES NOMENCLATUREALES

*Psychotria calothyrsa* et *P. nathaliae* (Baill.) Guillaumin sont des espèces proches morphologiquement. La seule différence notable est la présence de grandes stipules persistantes chez *P.*

*calothyrsa* (vs. petites stipules non persistantes). Compte tenu du petit nombre de collections de *P. nathaliae* (une seule), il semble préférable de reconnaître ce taxon comme distinct de *P. calothyrsa*, même si une étude plus approfondie des deux taxons reste nécessaire.

#### 14. *Psychotria canalensis* (Baill.) Guillaumin

*Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 28 (1930). – *Uragoga canalensis* Baill., *Adansonia* 12: 254 (1879). – Types (cités dans le protologue) : « oritur in Austro-Caledonia, ubi circa Kanalam in sylvis legerunt cl. *Balansa* (exs., n. 1995) et *Vieillard* (*Herb.*, n. 742) ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Canala, dans les bois, X.1869, bt., fl., *Balansa* 1995 (P! P00547111 ; isolecto-, G! x 2 ; K! ; P! x 2 P00547109, P00547110). – Syntype : Nouvelle-Calédonie. Kanala [Canala], 1855-1860, bt., fl., *Vieillard* 742 (G! [Lenormand 1862] ; K! [Coll. Deplanche, pour M. Lenormand] ; P! x 3 P00547112, P00547113, P00547114 [communiqué par M. Lenormand]).

*Psychotria canalensis* (Baill.) Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de Marseille* 9: 173 (1911), *nom. inval.*

#### NOTES NOMENCLATUREALES

La part d'herbier *Balansa* 1995 (code à barres P00547111) est choisie comme lectotype car elle présente un plus grand nombre d'informations sur l'étiquette, un plus grand nombre de boutons et fleurs épanouies, ainsi qu'un meilleur état de conservation.

#### 15. *Psychotria cardiochlamys* (Baill.) Schltr.

*Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 39: 261 (1906). – *Uragoga cardiochlamys* Baill., *Adansonia* 12: 287 (1879). – *Cephaelis cardiochlamys* (Baill.) S.Moore, *Journal of the Linnean Society, Botany* 45: 344 (1921), '*Cephaelis*'. – Types (cités dans le protologue) : « oritur in Austro-Caledonia, ubi legit cl. *Balansa* (n. 2055) in terris eruptivis littoralibus prope Kanala, (n. 2055<sup>a</sup>) in insula Casy, ad sinum Prony, (n. 2055<sup>b</sup>) ad Chépénéélé, insulae Lifu, (n. 3204) in montibus eruptivis circa vallem Dotio ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Montagnes éruptives encaissant la vallée du Dotio [Dothio], 7.IV.1871, fl., *Balansa* 3204 (P! P00547104 ; isolecto-, P! x 2 P00547102, P00547103). – Syntypes : Nouvelle-Calédonie. Rade de Canala, dans les terrains éruptifs, VII.1869, st., *Balansa* 2055 (P! x 2 P00547105, P00547106). – Ile Casy, dans la Baie de Prony, 24.VI.1869, fl., *Balansa* 2055a (P! P00547108). – Lifou, Chépénéhé, 8.VII.1869, st., *Balansa* 2055b (P! P00547107).

#### NOTES NOMENCLATUREALES

La part d'herbier *Balansa* 3204 (code à barres P00547104) est choisie comme lectotype car

présentant un meilleur état de conservation et un plus grand nombre de fleurs épanouies. La localité du syntype *Balansa* 2055b (code à barres P00547107) est douteuse, car cette espèce n'est actuellement connue que des terrains ultramaïques restreints à la Grande Terre, Lifou étant une île corallienne.

#### 16. *Psychotria comptonii* S.Moore

*Journal of the Linnean Society, Botany* 45: 336 (1921). – Type (cité dans le protologue) : « Cap Bocage ; frequent in serpentine scrub ; 100-1300 ft. [*Compton...*] 1373 ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Cap Bocage, in serpentine scrub, 100-1300 ft., 6.VII.1914, bt., fl., *Compton* 1373 (BM! BM000895891).

#### 17. *Psychotria coptosperma* (Baill.) Guillaumin

*Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 29 (1930). – *Uragoga coptosperma* Baill., *Adansonia* 12: 289 (1879). – Type (cité dans le protologue) : « Species in ditone austro-caledonica vigens, lecta est a cl. *Balansa* (exs. n. 1091) circa Bourail, in sylvis schisto-feldspathicis ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Bourail, dans les bois, terrains schisto-feldspathiques, 29.III.1869, bt., fl., fr., *Balansa* 1091 (P! P00547098 ; iso-, K! ; P! P00547099).

*Psychotria suaveolens* S.Moore, *Journal of the Linnean Society, Botany* 45: 336 (1921), **syn. nov.** – Type (cité dans le protologue) : « Paompai ; forest ; 500 ft. ; locally frequent. [*Compton...*] 1890 ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Paompai [Pompeï], forest, 500 ft., 15.IX.1914, bt., fl., *Compton* 1890 (BM! BM000895902).

*Psychotria coptosperma* (Baill.) Guillaumin var. *variegata* Guillaumin, *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, série B, Botanique* 8: 108 (1957), **syn. nov.** – Types (cités dans le protologue) : « Mt Kaféaté, serpentine, 22/XII/1950 (*Baumann et Guillaumin* 9621, 9694) ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Mt. Kaféaté, macchie, 22.XII.1950, j.fr., *Guillaumin & Baumann-Bodenheim* 9694 (P! P00634180 ; isolecto-, K!). – Syntype : Nouvelle-Calédonie. Mt. Kaféaté, macchie, 50 m, 22.XII.1950, j.fr., *Guillaumin & Baumann-Bodenheim* 9621 (G! x 2 ; P! P00634179).

*Psychotria coptosperma* (Baill.) Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de Marseille* 9: 173 (1911), *nom. inval.*

#### NOTES NOMENCLATUREALES

La part d'herbier *Guillaumin* 9694 (code à barres P00634180) est choisie comme lectotype de *Psychotria coptosperma* var. *variegata*, car les fruits y sont un peu plus avancés en maturité. L'ordre des collecteurs est celui qui apparaît sur l'étiquette des

parts d'herbier. L'unique caractère invoqué pour séparer les deux variétés est la présence de taches blanches sur le limbe chez la variété *variegata* qui à notre sens, est très variable au sein de l'espèce et insuffisant pour la distinguer. En outre ce caractère avait déjà été mentionné par Baillon (1879) dans la diagnose de l'espèce. La variété *variegata* est ainsi placée comme synonyme de *Psychotria coptosperma*. De même, *P. suaveolens* est placé comme synonyme de *P. coptosperma* car similaire morphologiquement.

### 18. *Psychotria declieuxioides* S.Moore

*Journal of the Linnean Society, Botany* 45: 338 (1921). – Type (cité dans le protologue) : « Presqu'île Bogota ; serpentine scrub ; 1500 ft. [Compton...] 1325 ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Presqu'île Bogota, serpentine scrub, 1500 ft., 25.VI.1914, bt., fl., *Compton 1325* (BM! BM000895892).

*Psychotria rupicola* (Baill.) Schltr. var. *brevifolia* Guillaumin, *Bulletin de la Société Botanique de France* 91: 46 (1944), **syn. nov.** – Types (cités dans le protologue) : « Sans localité (*Deplanche 49*), Canala (*Vieillard 727*), Balade (*Vieillard 727, 728*) ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. s.l., s.d., bt., fl., *Deplanche 49* (P! P00634158 ; isolecto-, K! ; P! x 3 P00634157, P00634159, une part sans code à barres [in herb. Drake]). – Syntypes : Nouvelle-Calédonie. Montagnes de Kanala [Canala], 1861-1867 ou 1867, bt., *Vieillard 727 p.p.* (P! P00729234). – Montagnes de Balade, 1855-1860, bt., fr., *Vieillard 727 p.p.* (P! x 2 P00634175, P00634177). – Montagnes de Balade, 1855-1860, bt., fl., *Vieillard 728* (P! x 2 parts sans code à barres). – Syntype pro parte, excl. typ. : Montagnes de Balade, 1855-1860, bt. *Vieillard 727 p.p.* (P! x 2 P00634176, une part sans code à barres).

#### NOTES NOMENCLATUREALES

L'examen du matériel original de *Psychotria rupicola* var. *brevifolia* révèle un mélange de deux taxons différents. La diagnose latine étant trop succincte « *Foliis latioribus (usque ad 2,5 cm) nervis subtus conspicuis* », il n'est pas possible de savoir à quel taxon la description correspond le mieux. Le nom de variété est ainsi attribué au taxon qui est majoritairement représenté parmi les syntypes, soit huit parts sur dix. Parmi ces huit parts d'herbier, la part *Deplanche 49* (code à barres P00634157) est choisie comme lectotype car elle présente un meilleur état de conservation et des fleurs ouvertes. Les deux autres parts correspondent à l'espèce *P. rupicola* (Baill.) Guillaumin. La localité des syntypes *Vieillard 727 p.p.* (P00634175, P00634176, P00634177) et *Vieillard 728* est douteuse, car ce taxon n'est actuellement connu que des terrains ultramafiques de la Grande Terre alors que la région de Balade est volcano-sédimentaire. Par ailleurs, cette variété est placée comme synonyme de l'espèce *P.*

*declieuxioides*, car similaire morphologiquement et écologiquement.

### 19. *Psychotria deverdiana* Guillaumin

*Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 30 (1930). – Types (cités dans le protologue) : « Nouvelle-Calédonie (*Deplanche 270, 270bis*) ; Cap Deverd (*Deplanche 76, Vieillard 2763*) ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. s.l., 1861, bt., fr., *Deplanche 270* (P! P00547092 ; isolecto-, P! P00547091). – Syntypes : Nouvelle-Calédonie. Cap Deverd [Cap Deverd], s.d., bt., *Deplanche 76* (P! P00547087 [Vieillard 2763]). – s.l., 1861, bt., fl., *Deplanche 270bis* (P! x 2 P00547089, P00547090). – s.l., Îlots peu boisés, s.d., bt., fl. nouées, *Vieillard 2763* (P! P00547088).

#### NOTES NOMENCLATUREALES

La récolte *Deplanche 270* est choisie comme lectotype car elle est la seule à présenter des boutons et des fleurs ouvertes.

### 20. *Psychotria faguettii* (Baill.) Schltr.

*Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 39: 261 (1906). – *Uragoga faguettii* Baill., *Adansonia* 12: 224 (1879), '*faguettii*'. – *Cephaelis faguettii* (Baill.) S.Moore, *Journal of the Linnean Society, Botany* 45: 343 (1921), '*Cephaëlis faguettii*'. – Types (cités dans le protologue) : « oritur in ditione neo-caledonica ubi collectores omnes eam legerunt, e.g. *Pancher (n. 524)*, ad altit. 100 metr. Inter sylvas altas ; *Deplanche (herb. n. 479)*, in vallibus humidis prom. Pocho ; *Vieillard (herb. n. 675, 676)*, in sylvis montuosis prope Balade ; *Balansa (n. 2029)*, in sylvis austral. circa Kanala, ad altit. 1000 metr. (*n. 2029<sup>a</sup>*), monte Arago, ad altit. 800 metr. ; *Thiébault*, ad altit. 1000 metr. in sylvis montium ; *Baudouin (n. 891)* ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Mont Arago, 800 m, 27.XI.1969, bt., fl., *Balansa 2029a* (P! P00547079). – Syntypes : Nouvelle-Calédonie. s.l., 1868, bt., *Baudouin 891* (P! P00547083). – s.l., forêts de montagnes, 1000 m, 1865, fr., *Thiébault s.n.* (P! P00547084). – Montagnes de Balade, 1855-1860, bt., fl., fl. nouées, fr., *Vieillard 675 p.p.* (P! x 6 P00547073, P00547074, P00632572 [in herb. Drake], P00632573 [in herb. Drake], P00632574 [in herb. Drake], P00691179 [communiqué par M. Lenormand]). – s.l., 1861-1867, bt., fl., fr., *Vieillard 675 p.p.* (P! x 2 P00691171 p.p. [étiqueté « A » ; P00691172], P00691176). – s.l., 1855-1860, fr., *Vieillard 676 p.p.* (P! x 3 P00547077 p.p. [étiqueté « A » ; P00748167 ; in herb. Drake], P00547078 p.p. [étiqueté « A » ; P00748166 ; communiqué par M. Lenormand], P00632570 p.p. [étiqueté « A » ; P00748165 ; in herb. Drake]). – Syntype non retrouvé : *Pancher 524*. – Syntypes pro parte, excl. typ. : Forêts situées au sud de Canala, 1000 m, 20.XI.1869, bt., fl., fr., *Balansa 2029* (K! [annotée bis] ; NOU! ; P! x 4 P00547080, P00547081, P00547082, P00691180). – Pic de Poébo [Pouébo], vallées humides, 1861-1867, bt.,

fl., *Deplanche 479* (G! ; K! [communiqué par M. Lenormand 16/4/68] ; P! x 2 P00632575 [communiqué par M. Lenormand], P00632576 [*Vieillard 2716*]). – Montagnes de Balade, 1855-1860, bt., fl., *Vieillard 675 p.p.* (P! P00691178). – s.l., dans haute futaie, 1000 m, bt., fl., j.fr., *Vieillard 675 p.p.* (P! P00547075). – s.l., 1861-1867, fr., *Vieillard 675 p.p.* (P! P00691172 p.p. [étiqueté « B » ; P00691171]). – Montagnes à Balade, 1855-1860, bt., fl., fr. *Vieillard 676 p.p.* (K! ; P! x 8 P00547076, P00632571, P00748165 p.p. [étiqueté « B » ; P00632570 ; in herb. Drake], P00748166 p.p. [étiqueté « B » ; P00547078 ; communiqué par M. Lenormand], P00748167 p.p. [étiqueté « B » ; P00547077 ; in herb. Drake], P00748169, P00748170, une part sans code à barres).

#### NOTES NOMENCLATUREALES

L'examen du matériel original révèle un mélange de six espèces différentes sous le nom de Baillon (1879). Sa diagnose latine peut convenir à chacune d'entre elles, car les caractères sont très variables et malheureusement trop imprécis. En raison de ce flou, la décision a été de suivre l'usage, avec une délimitation spécifique correspondant au taxon le plus couramment accepté par les botanistes de Nouvelle-Calédonie. C'est une espèce largement répartie sur la Grande Terre et représentée par plusieurs récoltes du protologue : *Balansa 2029a*, *Baudouin 891*, *Thiébault s.n.* et *Vieillard 675 p.p.*, *676 p.p.* Parmi elles la récolte *Balansa 2029a* (code à barres P00547079) a été choisie comme lectotype car présentant un meilleur état de conservation ainsi qu'un plus grand nombre de fleurs épanouies. Parmi les cinq autres espèces, deux sont inédites (*Psychotria* sp. A et *P.* sp. B) et trois correspondent à des espèces décrites postérieurement aux travaux de Baillon : *P. oubatchensis* Schltr., *P. schumanniana* Schltr. et *P. toninensis* S.Moore. Les spécimens suivants appartiennent à la même récolte et à l'espèce *P. faguettii* : « Montagnes ferrugineuses de Wagap, 1861-1867, bt., fl., fr., *Vieillard 675* (P! x 4 P00691173 [in herb. Drake], P00691174, P00691175, P00691177) ». Ils ne font pas partie des syntypes, car la localité des étiquettes ne correspond pas à celle du protologue, et car ils ne comportent aucune annotation de Baillon.

#### 21. *Psychotria ferdinandmuelleri* Guillaumin

*Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 30 (1930), '*ferdinandi-muelleri*'. – Types (cités dans le protologue) : « Nouvelle-Calédonie (*Mueller 39*) ; Mont Koghi (*Pancher 630*) ; Mont Dore (*Vieillard 745*) ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Cogui [Koghis], sols ferrugineux, 600 mètres, s.d., fr., *Pancher 630* (P! P00634182 ; isolecto-, P! P00634181). – Syntypes : Nouvelle-Calédonie. s.l., s.d., bt., *Mueller 39* (P! P00547072). – Mont Dore, 1855-1860, bt., *Vieillard 745* (P! x 2 P00547070, P00547071).

#### NOTES NOMENCLATUREALES

La récolte *Vieillard 745* ne correspond pas tout à fait à la diagnose latine, puisque ses stipules sont caduques et entières vs. persistantes et émarginées. Parmi les deux autres récoltes citées dans le protologue, la part d'herbier *Pancher 630* (code à barres P00634182) est choisie comme lectotype, car elle présente un grand nombre de fruits mûrs et un double à P, contrairement à *Mueller 39* (P! P00547072) qui est un unicum, et dont des doubles potentiels n'ont pas été retrouvés dans les autres herbiers de dépôt du collecteur (BM, K, MEL, W, Z).

#### 22. *Psychotria frondosa* S.Moore

*Journal of the Linnean Society, Botany* 45: 337 (1921). – Type (cité dans le protologue) : « Mont Canala ; forest ; 1000 ft. ; frequent ; mica schists. [*Compton...*] 1176 ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Mont Canala, forest, micaschists, 1000 ft., 12.VI.1914, bt., fl., *Compton 1176* (BM! BM000895893 ; iso-, BM! BM000895894).

#### 23. *Psychotria fuscopilosa* Schltr.

*Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 39: 261 (1906), '*fusco-pilosa*'. – Type (cité dans le protologue) : « Süd-Bezirk : in den Wäldern auf den Abhängen des Mont Humboldt, ca. 1200 m ü. M. – [*Schlechter...*] n. 15301, blühend im November 1902 ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Auf den Abhängen des Mont Humboldt, 1200 m, 15.XI.1902, bt., fr., *Schlechter 15301* (P! P00547085 ; iso-, BM! ; G! x 2 ; K!).

*Psychotria damnatorum* Guillaumin, *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, sér. 2*, 38: 115 (1961), p.p., nom. inval. – Types (cités dans le protologue) : « Massifs forestiers à 1.000 -1.100 m (*Service pénitentiaire 227*, Wagap : bois des montagnes (*Vieillard 2.713*) ». – Syntype : Nouvelle-Calédonie. s.l., massifs forestiers, sol ferrugineux pierreux, 1000 à 1100 m d'altitude, s.d., bt., fl., *Service pénitentiaire 227* (P! x 2 P00547096, P00547097).

#### NOTES NOMENCLATUREALES

Les deux isotypes de *Psychotria fuscopilosa* présents dans l'herbier de G sont en fruits et la part de P en boutons. Néanmoins il a été décidé de conserver l'holotype à P, car historiquement l'herbier de Nouvelle-Calédonie était rattaché à cette institution.

Le nom *Psychotria damnatorum* est invalide car Guillaumin (1961) ne désigne pas expressément d'holotype entre les deux syntypes qu'il propose dans sa diagnose (art. 37.3). En outre ces deux récoltes correspondent à deux espèces différentes : celle du *Service pénitentiaire 227* à *Psychotria fuscopilosa* et *Vieillard 2713* à *P. toninensis*.

## 24. *Psychotria gabriellae* (Baill.) Guillaumin

*Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 30 (1930). – *Uragoga gabriellae* Baill., *Adansonia* 12: 228 (1879). – Type (cité dans le protologue) : « oritur in ditione austro-caledonica, ubi Januario floriferam legit cl. *Balansa* (n. 3415), inter virgulta in collibus ferruginosis prope ad ostium fl. Dotio (Herb. Mus. par.) ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Bosquets sur les collines ferrugineuses situées près de l'embouchure du Dotio [Dothio], l.1872, bt., fl., fr., *Balansa 3415* (P! P00547067 ; iso-, P! x 2 P00547068, P00547069).

*Mapouria deplanchei* Beauvis., *Annales de la Société Botanique de Lyon* 26: 55 (1901), **syn. nov.** – *Psychotria deplanchei* (Beauvis.) Guillaumin, *Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 29 (1930), *nom. illeg.* – Type (cité dans le protologue) : « Hab. In Nova Caledonia (*Deplanche n°410-411 ! Uragoga Deplanchei* H. Bn) ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Unia, 1861-1867, bt., *Deplanche 410-411* (P! P00547093). – Syntypes : Nouvelle-Calédonie. Ile de Nenu, baie de Tupiti, 1861-1867, bt., j.fr., *Deplanche 410-411* (K! [communiqué par M. Lenormand 16/4/68] ; P! P00691185). – Goro, 1861-1867, bt., j.fr., *Deplanche 410-411* (K! [communiqué par M. Lenormand 16/4/68] ; P! P00691184).

*Psychotria subpallens* S.Moore, *Journal of the Linnean Society, Botany* 45: 339 (1921), **syn. nov.** – Type (cité dans le protologue) : « Mont Dore ; stream-valley woods ; 100 ft. [*Compton...*] 662 ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Mont Dore, stream-valley woods, 100 ft., 2.IV.1914, fl., j.fr., *Compton 662* (BM! BM000895903).

*Psychotria unioensis* Guillaumin, *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, sér. 2*, 1: 120 (1929), **syn. nov.** – Type (cité dans le protologue) : « Table Unio ([*Le Rat...*] 920) ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Table Unio, IX.1909, reçu le 21 février 1910, bt., fl., *Le Rat 920* (P! P00634150 ; iso-, P! P00634151).

*Psychotria koniamboensis* Guillaumin, *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, série B, Botanique* 8: 110 (1957), **syn. nov.** – Types (cités dans le protologue) : « Mt Koniambo, serpentine, 21/XII/1950 (*Baumann et Guillaumin 9.471, 9.536, 9.544, 9.560*) ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Mt. Koniambo, macchie, périodites, latérites, 21.XII.1950, bt., fl., fl. nouées, *Guillaumin & Baumann-Bodenheim 9544* (P! P00632599 ; isolecto-, Z[image]! Z-000023040). – Syntypes : Nouvelle-Calédonie. Mt. Koniambo, macchie, 21.XII.1950, j.fr., *Guillaumin & Baumann-Bodenheim 9471* (P! P00633520). – Mt. Koniambo, macchie, 21.XII.1950, j.fr., *Guillaumin & Baumann-Bodenheim 9536* (P! P00632600). – Mt. Koniambo, macchie,

périodites, latérites, 21.XII.1950, bt., *Guillaumin & Baumann-Bodenheim 9560* (P! P00633521 ; US[image]! US00138819).

*Psychotria gabriellae* (Baill.) Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de Marseille* 9: 173 (1911), *nom. inval.*

### NOTES NOMENCLATUREALES

La diagnose d'*Uragoga gabriellae* est partiellement en contradiction avec l'unique récolte citée dans le protologue. Baillon (1879) cite des anthères incluses et un style exsert vs. anthères exsertes et style inclus sur les échantillons de la récolte *Balansa 3415*. D'après nos observations, les *Psychotria* néo-calédoniens présentent couramment une hétérostylie, ce qui est le cas de *P. gabriellae*. Baillon a peut-être observé ces caractères sur un autre individu de la même population que l'holotype. Le spécimen *Balansa 3415* (code à barres P00547067) est ainsi conservé comme holotype de l'espèce, car l'ensemble des autres caractères coïncident avec la diagnose.

Le nom *Douarrea alba* est créé par Montrouzier (1860) pour désigner une espèce de l'archipel des Belep (voir paragraphe « Incertae species », sous 63. *D. alba*). Ce taxon est ensuite transféré dans *Mapouria* par Beauvisage (1894). Le nom *M. alba* Ruiz. & Pav. étant déjà occupé par une espèce d'Amérique tropicale, il crée un nom nouveau, *M. douarrei* Beauvis. Depuis, ce taxon n'a jamais été combiné sous *Psychotria*, bien que pendant les quarante dernières années, le nom « *P. douarrei* » fût largement utilisé pour désigner l'espèce hyperaccumulatrice de nickel (Jaffré & Schmid 1974). Cette dernière espèce propre à la Grande Terre, n'a jamais été recensée dans l'archipel des Belep (incluant l'île Art), et ne correspond en aucun cas au *M. douarrei* de Beauvisage. Elle doit dorénavant porter le nom de *P. gabriellae*, qui est le plus ancien nom disponible.

En 1901, suite à la découverte de spécimens d'herbier de la Grande Terre, Beauvisage décrit succinctement le taxon *Mapouria deplanchei* et effectue, parallèlement et avec hésitation, une mise en synonymie partielle de *M. douarrei* sous *M. deplanchei* qui aurait pu rendre illégitime ce dernier nom, car violant les règles de priorité (art. 45.3). Cette synonymie reste ambiguë : « An *Douarrea alba* Montrouzier, loc. cit. 223, *Mapouria douarrei* G.B. loc. cit., 25, non visa ? », car vraisemblablement Beauvisage n'a jamais pu avoir accès aux collections de Montrouzier de l'île Art ayant servi à la description de *D. alba* (voir paragraphe « Incertae species », sous 63. *D. alba*). *M. deplanchei* n'est dans ce cas pas considéré comme illégitime. Toutefois, en 1930 Guillaumin crée le nom combiné *Psychotria deplanchei* (Beauvis.) Guillaumin à partir du basionyme *M. deplanchei*. Ce nouveau nom est illégitime, car il cite en synonymie le taxon *M. douarrei* qui est valablement publié antérieurement à *M. deplanchei*, violant ainsi la règle de priorité. En outre, trois spécimens correspondant à la récolte *Deplanche 410-411* ont été trouvés à P et K, mais chacun présente une localité différente de la Grande Terre :

Ile Nenu - baie de Tupiti, Goro et Unia. La part d'Unia est choisie comme lectotype car elle porte l'identification de Baillon (sous *Uragoga deplanchei*), et tel que cité dans le protologue de Beauvisage (1901) : « Deplanche n°410-411 ! *Uragoga Deplanchei* H. Bn ».

La part d'herbier *Guillaumin & Baumann-Bodenheim 9544* (code à barres P00632599) est choisie comme lectotype de *Psychotria koniamboensis* car elle présente une meilleure qualité de séchage et est la seule à avoir des fleurs épanouies. L'ordre des collecteurs est celui qui apparaît sur l'étiquette des parts d'herbier.

*Mapouria deplanchei*, *Psychotria subpallens*, *P. koniamboensis* et *P. unioensis* sont considérés comme synonymes de *P. gabriellae*, car similaires morphologiquement, écologiquement (terrains ultramafiques) et géographiquement (partie sud de la Grande Terre).

## 25. *Psychotria gneissica* S.Moore

*Journal of the Linnean Society, Botany* 45: 341 (1921). – Type (cité dans le protologue) : « Ignambi ; frequent in moist forest ; 3500-4200 ft. ; gneiss. [Compton...] 1514 ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Ignambi, in moist forest, gneiss, 3500-4200 ft., 30.VII.1914, bt., fl., *Compton 1514* (BM! BM000895805 ; iso-, P! P00632577).

*Psychotria colnettiana* Guillaumin, *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, série B, Botanique* 8: 107 (1957), **syn. nov.** – Type (cité dans le protologue) : « pentes S.-O. du Mt Colnett, 1.300 m, forêt mésohygrophile, 13/IX/1951 (*Hurlimann 1.989*) ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Mt. Colnett, forêt mésohygrophile, 1300 m, 13.IX.1951, bt., j.fr., *Hurlimann 1939* (P! P00547100 [sous 1989 (sic)] ; iso-, Z[image]! Z-000023026).

### NOTES NOMENCLATUREALES

L'herbier de Z comporte un spécimen d'Hurlimann sous la numérotation 1939 (code à barres Z-000023026) et semble correspondre à la même récolte que l'holotype. En observant ce dernier à P, il s'avère que quelqu'un a modifié le numéro de collecte d'Hurlimann en changeant le chiffre 3 par 8 sur l'étiquette d'origine qui est identique à celle de Z. Cette rectification est probablement due à une erreur de lecture par Guillaumin : confusion 1939/1989. Par conséquent, nous restituons sur l'holotype le numéro initial d'Hurlimann (1939) et considérons la part de Zürich comme isotype. *Psychotria colnettiana* est placé comme synonyme de *P. gneissica*, car similaire morphologiquement bien que le premier possède de plus petites feuilles que le second, reflétant une simple variation morphologique. Dans le protologue de *P. gneissica* la fleur est blanche, alors qu'elle est rouge dans celui de *P. colnettiana*. L'étiquette de l'holotype de *P. colnettiana* ne comporte cependant aucune indication de couleur et des collectes récentes de ce taxon ont permis de confirmer la couleur blanche de ses fleurs, infirmant

l'observation de Guillaumin (1957). En outre, ces deux taxons partagent la même écologie (hautes altitudes sur terrains volcano-sédimentaires) et la même répartition géographique (chaîne montagneuse du nord-est de la Grande Terre).

## 26. *Psychotria goniocarpa* (Baill.) Guillaumin

*Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 31 (1930). – *Uragoga goniocarpa* Baill., *Adansonia* 12: 285 (1879). – Types (cités dans le protologue) : « crescit in Austro-Caledonia, ubi legerunt Pancher, in locis humidis, ad alt. 200 metr.; *Deplanche* (n. 409<sup>bis</sup>); *Vieillard* (n. 767), in sylvis montium circa Balade; *Balansa* (n. 337, 337<sup>a</sup>) circa Balade et ad sinum Prony, (n. 1097) in sylvis circa Conceptionem, ad altit. 700 metr., (n. 2026, 2057) in monte Arago, ad altit. 800 metr., (n. 2889) circa Conceptionem, ad altit. 550 metr. ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Forêts situées au-dessus de la Conception, vers 700 mètres d'altitude, 24.I.1869, fr., *Balansa 1097* (P! P00632588 ; isolecto-, P! x 2 P00632589, P00632590). – Syntypes : Nouvelle-Calédonie. Forêts situées près de la Ferme-Modèle, X.1868, fr., *Balansa 337* (P! x 3 P00632583, P00632584, P00632585). – Forêts de la Baie de Prony, IX.1868, fr., *Balansa 337a* (P! x 2 P00632586, P00632587). – Forêts situées au nord de la Conception, vers 550 mètres d'altitude, II.1870, fr., *Balansa 2889* (K! x 2 [dont une annotée bis] ; P! x 2 P00632595, P00632596). – s.l., 1861-1867, fr., *Deplanche 409bis* (K! p.p. [étiqueté « A »] ; P! x 2 P00632578, P00729241 [Pouébo, *Vieillard 2767*]). – Balade, Bois des Montagnes, 1855-1860, bt., fl., fl.nouées, fr., *Vieillard 767 p.p.* (G! [Lenormand 1862] ; P! x 5 P00632579, P00632581, P00632582 [communiqué par M. Lenormand], P00729233, P00729242 [Mont Dore, 1861-1867, *Vieillard 167=168*]). – s.l., 1861, fr., *Vieillard 767 p.p.* (P! P00729233). – Syntype non retrouvé : *Pancher s.n.* – Syntype pro parte, excl. typ. : Mont Arago, vers 800 mètres d'altitude, 27.XI.1869, bt., fl., fr., *Balansa 2026* (P! x 4 P00632591, P00632592, P00632593, P00691189). – Mont Arago, vers 600 mètres d'altitude, 27.XI.1869, relique d'axe fructifère, *Balansa 2057* (P! P00632594). – Balade, Bois des Montagnes, 1855-1860, *Vieillard 767 p.p.* (G! ; P! une part sans code à barre).

*Uragoga trichopodantha* Baill., *Adansonia* 12: 294 (1879), **syn. nov.** – Type (cité dans le protologue) : « oritur in Austro-Caledoniae sylvis, ubi supra Balade legit cl. *Balansa* (exs., n. 3203) Aprili floriferam ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Forêt au-dessus de Balade, vers 400 mètres, 7.IV.1871, bt., *Balansa 3203* (P! P00634206 ; iso-, P! P00634207).

*Psychotria patula* S.Moore, *Journal of the Linnean Society, Botany* 45: 342 (1921), *nom. illeg.* – non *Psychotria patula* Humb. & Bonpl. ex Schult. in J.J.Roemer & J.A.Schultes, *Systema Vegetabilium* 5: 189 (1819), nec Ridl., *Journal of the Federated Malay States Museums* 8(4):

51 (1917), *nom. illeg.* – Type (cité dans le protologue) : « Mt. Panié ; forest ; 1500 ft. [Compton...] 1788 ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Mont Panié, forest, 1500 ft., 1914, bt., fl., *Compton 1788* (BM! BM000895898 ; iso-, P! P00634186).

*Psychotria goniocarpa* (Baill.) Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de Marseille* 9: 173 (1911), *nom. inval.*

*Psychotria trichopodantha* (Baill.) Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de Marseille* 9: 175 (1911), *nom. inval.*

#### NOTES NOMENCLATURALES

L'examen du matériel original d'*Uragoga goniocarpa* révèle un mélange de trois espèces différentes sous ce taxon. Deux récoltes ne correspondent pas à la diagnose latine et se rapportent chacune à des espèces non décrites (*Psychotria* sp. C et *P.* sp. D) : la récolte *Balansa 2026* présente des inflorescences composées à plus de trois fleurs (vs. cyme simple à trois fleurs) ; la récolte *Balansa 2057* présente un vieil axe d'inflorescence subsessile incluant la cicatrice du fruit (vs. inflorescences lâches donc nettement pédonculées). Parmi les autres récoltes citées dans la diagnose, la part d'herbier *Balansa 1097* (code à barres P00632588) est choisie comme lectotype car elle ne présente pas de mélange de numérotation et car elle est en meilleur état de conservation, avec des fruits plus avancés en maturité et plus nombreux. Une part appartenant au syntype *Deplanche 409bis* a été retrouvée à K et comporte deux récoltes différentes. Le vrai syntype d'*Uragoga goniocarpa* porte l'annotation « A ». Le second rameau, collecté par Pancher, porte l'annotation « B » et correspond à *P. rupicola* (Baill.) Schltr. La part d'herbier trouvée à K et correspondant à *Balansa 2889* présente une annotation « bis » rajoutée ultérieurement aux travaux de Balansa. Néanmoins cette part constitue à notre sens un réel double de ce syntype.

Un spécimen a été trouvé à G, appartenant à la récolte *Vieillard 767* comportant une note de Nicolas Hallé : « *Canthium vieillardii* Baill. ?, *Psychotria goniocarpa* (Baill.) ?, *Myrtus vaccinioides* Panch. ? sous de Balade et sous n° 767 ». Cette annotation fait référence à un des syntypes du taxon *Cyclophyllum vieillardii* (Baill.) Guillaumin, décrit en 1878 par Baillon (sous *Canthium vieillardii* Baill.), à partir d'un double du numéro (« Balade, Bois des Montagnes, 1855-1860, *Vieillard 767* (syn-, P) ») et appartenant à un autre genre de Rubiaceae.

*Uragoga trichopodantha* est placé en synonymie de *Psychotria goniocarpa*, car similaire morphologiquement. Le spécimen type du nom illégitime *P. patula* appartient également à cette espèce.

#### 27. *Psychotria guillauminiana* Barrabé & Mouly, *nom. nov.*

*Psychotria stenophylla* Guillaumin, *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, série B, Botanique* 4: 42 (1953), *nom. illeg.* - non *Psychotria stenophylla* Spreng., *Systema Vegetabilium* 1: 744 (1824), nec (Thwaites) Hook.f., *The Flora of British India* 3: 161 (1880), *nom. illeg.* – Type (cité dans le protologue) : « Rives de la Rivière du Humboldt ; ± 130 m ; maquis serpentineux, 9 novembre 1940 ([Virof...] 360) ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Rives de la rivière du Humboldt, maquis serpentineux, ± 130 m, 9.XII.1940, bt., *Virof 360* (P! P00634137).

#### NOTES NOMENCLATURALES

Un nom nouveau est créé pour l'espèce initialement décrite par Guillaumin & Virof (1953) sous *Psychotria stenophylla*, en raison d'une homonymie postérieure à deux autres noms.

#### 28. *Psychotria hootmawaapensis* Barrabé & J.Florence, *nom. nov.*

*Uragoga stricta* Baill., *Adansonia* 12: 250 (1879). – *Psychotria stricta* (Baill.) Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de Marseille* 9: 175 (1911), *nom. illeg.* – non *Psychotria stricta* K.Schum. in K.M.Schumann & U.M.Hollrung, *Die Flora von Kaiser Wilhelms Land* : 134 (1889). – Types (cités dans le protologue) : « viget in ditone austro-caledonica, ubi legerunt inter alios cl. Vieillard (*Herb.*, n. 737) in sylvis montuosis prope Balade, et cl. Balansa (*exs.*, n. 3201) in sylvis inter Balade et vallem Diahot, Aprilii fructiferam (*Herb. Mus. par.*) ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Balade, bois de montagne, 1855-1860, bt., fl. nouées, fr., *Vieillard 737* (P! P00634140 [communiqué par M. Lenormand] ; isolecto-, P! x 3 P00634138, P00634139 [in herb. Drake], P00729231). – Syntype : Nouvelle-Calédonie. Forêts situées entre Balade et la vallée du Diahot, 15.IV.1871, fr., *Balansa 3201* (K! ; P! x 3 P00634141, P00634142, P00634143).

*Psychotria salicifolia* Schltr. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 39: 263 (1906), *nom. illeg.* – non *Psychotria salicifolia* Kunth in F.W.H.von Humboldt, A.J.A.Bonpland & C.S.Kunth, *Nova Genera et Species* 3: 356 (1819), nec Humb. & Bonpl. ex Schult. in J.J.Roemer & J.A.Schultes, *Systema Vegetabilium* 5: 190 (1819), *nom. illeg.*, nec Hemsl., *Biologia Centrali-Americana, Botany* 2: 51 (1881), *nom. illeg.*, nec Rusby, *Descriptions of three hundred new species of South American Plants* : 140 (1920), *nom. illeg.* – Type (cité dans le protologue) : « Nord-Bezirk : in den Wäldern der Berge Oubatche, ca. 900 m ü. M. – [Schlechter...] 15551, blühend im Dezember 1902 ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Auf den Bergen bei Oubatche, 900 m, 23.XII.1902, bt., *Schlechter 15551* (P! P00634191 ; iso-, BM! p.p. [étiqueté « A »] ; G! x 2 ; K! ; Z[image!] Z-000023072).

#### NOTES NOMENCLATURALES

La part d'herbier *Vieillard 737* (code à barres P00634140) est choisie comme lectotype de *Uragoga stricta* car présentant le plus de stades phénologiques.

Les noms *Psychotria salicifolia* Schltr. et *P. stricta* (Baill.) Guillaumin sont illégitimes (homonymes hétérotypiques). Le nom nouveau *P. hootmawaapensis* est par conséquent créé pour l'espèce que ces noms représente, et qui pousse à haute altitude sur terrains volcano-sédimentaires dans la chaîne montagneuse du Nord-Est de la Grande Terre entre Hienghène et Ouégoa. L'éthymologie du nom est celle de l'aire coutumière mélanésienne Hoot Ma Waap dans laquelle se rencontre l'espèce.

Voir également la discussion « *Psychotria salicifolia* var *ou-hinnae* » sous 6. *P. baillonii*.

### 29. *Psychotria ianthina* Guillaumin

*Bulletin de la Société Botanique de France* 91: 45 (1944). – Type (cité dans le protologue) : « Gatope (*Vieillard 2792*) ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Gatope, 1868, bt., fl., *Vieillard 2792* (P! P00632598 ; iso-, P! P00632597).

### 30. *Psychotria leratii* Guillaumin

*Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, sér. 2*, 1: 119 (1929), 'le ratiif'. – Types (cités dans le protologue) : « Pic des Sources ([*Le Rat...*] 932), Bourail ([*Le Rat...*] 312) ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Bourail, reçu le 9.X.1909, bt., *Le Rat 312* (P! P00633525). – Syntype : Nouvelle-Calédonie. Pic des Sources, IX.1909, reçu le 9 octobre 1909, bt., *Le Rat 932* (P! x 2 P00633523, P00633524).

#### NOTES NOMENCLATUREALES

La part d'herbier *Le Rat 312* (code à barres P00633525) est choisie comme lectotype car un peu plus avancée dans la maturité des boutons floraux. La diagnose du taxon comporte une erreur typographique concernant la longueur de la corolle : 15 cm (au lieu de 1,5 cm en réalité).

### 31. *Psychotria lycioides* (Baill.) Guillaumin

*Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 31 (1930). – *Uragoga lycioides* Baill., *Adansonia* 12: 228 (1879). – Type (cité dans le protologue) : « oritur in Austro-Caledonia, ubi inter sylvas insulae Nou, prope Noumea, a cl. *Balansa* (exs., n. 369) Octobre florifera lecta fuit (Herb. Mus. par.) ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Bois de l'île Nou, près de Nouméa, 16.VIII.1869, fl. nouées, j.fr., *Balansa 369* (P! P00633536 ; iso-, BM! ; K! x 2 ; P! x 3 P00633534, P00633535, P00729235).

*Psychotria lycioides* (Baill.) Guillaumin, *Ann. Mus. Colon. Marseille* 9: 174 (1911), *nom. inval.*

#### NOTES NOMENCLATUREALES

*Psychotria lycioides* semble proche morphologiquement et écologiquement (arbrisseau de forêt sclérophylle) de *P. micromyrtus* (Baill.) Schltr. Compte tenu de la relative rareté de ces taxons et du peu de collections existantes, il n'est pas possible de savoir actuellement s'ils constituent deux taxons différents ou s'il convient d'effectuer une mise en synonymie.

### 32. *Psychotria macroglossa* (Baill.) Guillaumin

*Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 31 (1930). – *Uragoga macroglossa* Baill., *Adansonia* 12: 251 (1879). – Types (cités dans le protologue) : « oritur in Austro-Caledonia, ubi Aprili floriferam fructiferamque legebat cl. *Balansa* (n. 1113), ad summum montem Nekou, ad altit. circ. 600 metr., et (n. 1113a) in sylvis supra Daaoui de Cro, prope Bourail ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Forêts situées au-dessus de Daaoui de Ero, près de Bourail, 11.IV.1869, fr., *Balansa 1113a* (P! P00633540 ; isolecto-, P! P00633541). – Syntype : Nouvelle-Calédonie. Sommet du Nékou, au-dessus de Bourail, vers 600 mètres, 5.IV.1869, bt., fl., *Balansa 1113* (G! x 2 ; K! ; NOU! ; P! x 3 P00633537, P00633538, P00633539).

*Psychotria macroglossa* (Baill.) Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de Marseille* 9: 174 (1911), *nom. inval.*

#### NOTES NOMENCLATUREALES

La part d'herbier en fruits *Balansa 1113a* (code à barres P00633540) est choisie comme lectotype, car la récolte en fleurs *Balansa 1113* comporte sur une de ses parts une pochette dans laquelle se trouve une inflorescence appartenant à un autre taxon, *Psychotria cardiochlamys*, laquelle pourrait porter à confusion.

### 33. *Psychotria microglossa* (Baill.) Guillaumin

*Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 31 (1930). – *Uragoga microglossa* Baill., *Adansonia* 12: 252 (1879). – Types (cités dans le protologue) : « In Nova-Caledonia, ut videtur, frequens. Ibi legerunt cl. *Deplanche*, ad sinum Nena insulae australis (n. 51) ; *Pancher*, in sylvis humidis, ad alt. 400 metr. ; *Balansa* (n. 339) in sylvis supra Noumea (n. 1110), in sylvis ad N.E. supra Conceptionem (n. 1110<sup>a</sup>), in cacumine mont. Nekou supra Bourail (n. 2050), in sylvis ad S.E. supra Table-Unio, ad altit. circa 600 metr., in sylvis decliv. austral. montis Arago, ad altit. 600 metr. (n. 2056), in virgultis ad orient. Loci dicti Pont-des-Français ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Forêts situées au SE de la Table Unio, vers 600 mètres d'altitude, 15.XII.1869, bt., fl., *Balansa 2050* (P! P00633549 ; isolecto-, P! P00633550). – Syntypes : Nouvelle-Calédonie. Forêts situées au-dessus de la Ferme-Modèle, près de Nouméa, VII.1868, bt., fl., *Balansa 339* (P! x 3 P00633542, P00633543, P00633544). – Forêts



situées au NE de la Conception, 7.I.1869, fl. nouées, *Balansa 1110* (P! x 3 P00633545, P00633546, P00633547). – Chaîne du Nékou, au-dessus de Bourail, II.1869, bt., *Balansa 1110a* (P! P00633548). – Bosquet situé à l'Est du Pont-des-Français, VI.1869, st., *Balansa 2056* (P! P00633551). – Port Boisé ou Baie de Nena, sud de la Nouvelle-Calédonie, s.d., bt., fl., *Deplanche 51* (K! [M. Lenormand / 1868]; NOU!; P! x 3 P00633553 [communiqué par M. Lenormand], P00633554, P00633555 [in herb. Drake]). – Syntype non retrouvé : *Pancher s.n.* – Syntype pro parte, excl. typ. : Bosquet situé à l'Est du Pont-des-Français, VI.1869, j.fr., *Balansa 2056bis* (P! P00633552).

*Psychotria rarifolia* S.Moore, *Journal of the Linnean Society, Botany* 45: 339 (1921), **syn. nov.** – Type (cité dans le protologue) : « Mont Canala ; forest ; 2000-3000 ft. ; mica schists. [Compton...] 1114 ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Mont Canala, forest, 2000-3000 ft., micaschists, 8.VI.1914, fl., *Compton 1114* (holo-, BM! BM000895900).

*Psychotria microglossa* (Baill.) Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de Marseille* 9: 174 (1911), *nom. inval.*

#### NOTES NOMENCLATUREALES

La part d'herbier *Balansa 2050* (code à barres P00633549) est choisie comme lectotype d'*Uragoga microglossa* car elle est fertile et comporte un plus grand nombre de fleurs épanouies. En outre, la récolte *Balansa 2056* présente deux parts stériles correspondant à deux entités spécifiques différentes. La part avec le code à barres P00633551 fait partie de la même espèce que le lectotype. La part avec le code à barres P00633552 appartient à une espèce non décrite ; une annotation « bis » a ainsi été ajoutée derrière la numérotation 2056 sur cette dernière part.

La part d'herbier de l'holotype de *Psychotria rarifolia* comporte une seconde récolte de Compton, appartenant à la même espèce : « Mont Arago, forest, 1000 ft., 14.VII.1914, fl., *Compton 1418* (BM001015119) ». L'holotype de BM (code à barres BM000895900) correspond au rameau d'en haut à gauche et celui d'en bas à gauche. Ce taxon est placé comme synonyme de *Psychotria microglossa*, car similaire morphologiquement.

#### 34. *Psychotria micromyrtus* (Baill.) Schltr.

*Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 39: 261 (1906). – *Uragoga micromyrtus* Baill., *Adansonia* 12: 291 (1879). – Type (cité dans le protologue) : « oritur in Austro-Caledoniae collibus eruptivis ubi ad Ouroué, prope ostium Dotio, legit cl. *Balansa* (n. 3426) ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Collines éruptives d'Ouroué, près de l'embouchure du Dotio [Dothio], 1872, bt., fl., *Balansa 3426* (P! P00633558 ; iso-, P! P00633559).

#### NOTES NOMENCLATUREALES

La diagnose du taxon comporte une description de caractères fructifères. Or les fruits ont visiblement disparu des deux parts du type. Voir aussi la discussion sous 31. *Psychotria lycioides*.

#### 35. *Psychotria monanthos* (Baill.) Schltr.

*Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 39: 261 (1906). – *Uragoga monanthos* Baill., *Adansonia* 12: 293 (1879). – Type (cité dans le protologue) : « oritur in Nova-Caledonia, teste cl. *Balansa* qui eam (n. 2036) legebat Septembre florigeram, in sylvis declivitatibus orientalium montis Humboldt, ad alt. circ. 900 metr. (Herb. Mus. par) ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Forêts situées sur le versant oriental du Mont Humboldt, vers 900 mètres d'altitude, 25.IX.1869, bt., fl., *Balansa 2036* (P! P00633560 ; iso-, BM! ; K! ; P! x 2 P00633561, P00633562).

*Psychotria arbutifolia* (Baill.) Schltr., *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 39: 261 (1906), **syn. nov.** – *Uragoga arbutifolia* Baill., *Adansonia* 12: 292 (1879). – Type (cité dans le protologue) : « viget in terris austro-caledonicis, ubi legit cl. *Balansa* (exs., n. 2034) ad sinum Duperré, extra portum Kanalae, in collibus eruptives, Julio floriferam ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Baie de Duperré (rade de Canala), sur les collines éruptives, 1.VII.1869, bt., fl. nouées, *Balansa 2034* (P! P00547142).

*Psychotria paramaracarpus* (Baill.) Schltr., *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 39: 261 (1906), **syn. nov.** – *Uragoga paramaracarpus* Baill., *Adansonia* 12: 293 (1879). – Type (cité dans le protologue) : « Species oritur in Novae-Caledoniae sylvis humidissimis ubi legit cl. *Thiébaud* (exs., n. 389) cumque *Pancher* communicavit (*suopte herbarii* n. 2809) ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. s.l., sous les forêts très humides, bt., fl. nouées, fr., *Thiébaud* [*Thiébaud*] 389 (P! P00634108 [P00634110, *Pancher 2809*, *Vieillard 2809*]; iso-, P! x 2 P00634109, P00634111 [*Pancher 2809*, *Vieillard 2809*]).

*Psychotria subuniflora* (Baill.) Schltr., *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 39: 261 (1906), **syn. nov.** – *Uragoga subuniflora* Baill., *Adansonia* 12: 292 (1879). – Type (cité dans le protologue) : « a cl. *Balansa* (exs. n. 2887) lecta est in Austro-Caledoniae declivitatibus australibus montis Mou, inter sylvas, Aprilii florifera fructiferaque ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Versant méridional du Mont Mou, dans les forêts, IV.1870, bt., fl. nouées, *Balansa 2887* (P! P00634144 ; iso-, NOU! ; P! x 2 P00634145, P00634146).

*Psychotria phyllanthoides* Baill. ex Guillaumin, *Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 33 (1930), **syn. nov.** – Type (cité dans le protologue) : « Bassin supérieur de la Tamoa (*Balansa* 370) ; au S. de la Table-Unio (*Balansa* 2049) ; Ngoyé (*Schlechter* 15157) ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Bassin supérieur de la Dumbéa, vers 600 mètres d'alt., 20.XI.1868, fr., *Balansa* 370 (P! P00729237 ; isolecto-, P x 2 P00729239, P00729240). – Syntypes : Nouvelle-Calédonie. Auf den Bergen am Ngoye, 200 m, 30.XI.1902, fl. nouées, *Schlechter* 15157 (BM! ; G! x 2 ; K! ; P! P00634187). – Forêts situées au Sud de la Table-Unio, vers 600 mètres d'altitude, XII.1869, fr., *Balansa* 2049 (P! P00729238).

#### NOTES NOMENCLATUREALES

La part d'herbier *Balansa* 370 (code à barres P00729237) est choisie comme lectotype de *Psychotria phyllanthoides* car elle est en meilleur état de conservation, présente un fruit mûr et bien qu'il y ait une erreur de localité dans la diagnose (spécimen collecté dans le bassin supérieur de Dumbéa et non pas de la Tamoa).

Une seule part (code à barres P00634108) a été trouvée à P correspondant à la description et à la citation exacte du spécimen type *Thiébaud* 389 [*Thiébauld*] d'*Uragoga paramarcarpus*. Elle est ainsi considérée comme holotype du taxon. Deux autres parts d'herbier (P! P00634109 identifiée par Baillon et P00634111, non identifiée) ont également été trouvées. Ces trois spécimens appartiennent visiblement, à la même récolte compte tenu de la qualité du séchage, de la présence d'épiphylls sur les rameaux et de la phénologie. Malgré certaines informations manquantes sur les étiquettes des deux dernières parts, elles sont considérées comme des isotypes.

Les taxons *Psychotria arbutifolia*, *P. monanthos*, *P. paramarcarpus*, *P. phyllanthoides* et *P. subuniflora* correspondent à une seule espèce largement répartie sur l'ensemble de la Grande Terre, ubiquiste et variable morphologiquement. Les basionymes de ces noms ayant été publiés simultanément (Baillon 1879), le nom *P. monanthos* est choisi pour désigner cette espèce, car c'est celui qui est actuellement le plus connu et le plus couramment utilisé.

#### 36. *Psychotria montrouzieri* Barrabé & J.Florence, **nom. nov.**

*Delpechia floribunda* Montrouz., *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Lyon, Section des Sciences* 10: 221 (1860). – *Mapouria floribunda* (Montrouz.) Beauvis., *Annales de la Société Linnéenne de Lyon* 19: 22 (1894). – *Psychotria floribunda* (Montrouz.) Guillaumin, *Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 30 (1930), **nom. illeg.** – non *Psychotria floribunda* Kunth in F.W.H.von Humboldt, A.J.A.Bonpland & C.S.Kunth, *Nova Genera et Species* 3: 359 (1820), nec De Wild., *Plantae Bequaertianae* 2: 366 (1924), **nom. illeg.** – Type

(cité dans le protologue) : « in sylvis et collibus insulae Art. Floret fere omni tempore ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Art, coteaux, en tous temps, s.d., bt., fl., *Montrouzier* 106 (P! P00632569).

*Uragoga jasminiflora* Baill., *Adansonia* 12: 226 (1879). – non *Psychotria jasminiflora* (André) Mast., *The Gardeners' chronicle and agricultural gazette*, n.s., 12(2): 200 (1879). – Type (cité dans le protologue) : « oritur in Austro-Caledoniae insula septentrionali Art, ubi Junio florentem legebat cl. *Balansa* (exs., n. 3197) ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Ile Art au Nord de la Nouvelle-Calédonie, 21.VI.1871, bt., fl., *Balansa* 3197 (P! P00632568 ; iso-, P! x 2 P00632566, P00632567).

#### NOTES NOMENCLATUREALES

Suite aux travaux de Guillaumin & Beauvisage (1914), les récoltes suivantes sont citées pour *Delpechia floribunda* : « [Montrouzier...] 106 in Herb. Lugd.!, Paris!, Boiss., 192 in Herb. Monsp. ». Seule la récolte *Montrouzier* 106, clairement identifiée par Beauvisage en 1894, a été retrouvée à P et est choisie comme lectotype.

Les deux taxons *Uragoga jasminiflora* et *Mapouria floribunda* correspondent à la même espèce car similaires morphologiquement et les spécimens types ont été tous les deux collectés sur l'Ile Art ; ce qui avait déjà pu être noté par Beauvisage en 1901. Le nom *Psychotria floribunda* (Montrouz.) Guillaumin est illégitime car publié postérieurement à son homonyme. *U. jasminiflora* ne peut être combiné sous *Psychotria*, le binome *P. jasminiflora* ayant déjà été publié. Le nom nouveau *P. montrouzieri* est par conséquent créé pour cette espèce.

#### 37. *Psychotria nathaliae* (Baill.) Guillaumin

*Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 31 (1930). – *Uragoga nathaliae* Baill., *Adansonia* 12: 248 (1879). – Type (cité dans le protologue) : « viget in Austro-Caledoniae montibus ferruginosis, inter Kouaoua et Kanala, ubi legit cl. *Balansa* (n. 1998) ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Montagnes ferrugineuses situées entre Kouaoua [Kouaoua] et Kanala, XII.1869, bt., *Balansa* 1998 (P! P00633564 ; iso-, P! P00633563).

*Psychotria nathaliae* (Baill.) Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de Marseille* 9: 174 (1911), **nom. inval.**

NOTES NOMENCLATUREALES : voir la discussion sous 13. *Psychotria calothyrsa*.

#### 38. *Psychotria nekouana* (Baill.) Guillaumin

*Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 32 (1930). – *Uragoga nekouana* Baill., *Adansonia* 12: 287 (1879). – Type (cité dans le protologue) : « viget in Austro-Caledonia ubi Aprilis fructiferam legit cl. Balansa, in summo Nekou supra Bourail (exs., n. 1112) ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Sommet du Nékou, au-dessus de Bourail, vers 600 mètres d'altitude, IV.1869, fr., *Balansa 1112* (P! P00633565 ; iso-, K! ; NOU! ; P! x 2 P00633566, P00633567).

*Psychotria nekouana* (Baill.) Guillaumin, *Ann. Mus. Colon. Marseille* 9: 174 (1911), *nom. inval.*

### 39. *Psychotria nummularioides* Baill. ex Guillaumin

*Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 32 (1930). – Types (cités dans le protologue) : « Ile des Pins (*Pancher 503* et *sans numéro*) ; Lifou (*Deplanche, Thiébaud 211, Balansa 2035*) ; Ouvéa (*Sarasin 860*) ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Lifou, dans les forêts, VII.1869, bt., fl., fr., *Balansa 2035* (P! P00633572 ; iso-, BM! ; P! x 2 P00633571, P00633573). – Syntypes : Nouvelle-Calédonie. Ile Lifou [Lifou], 1865, bt., fl. nouées, *Deplanche s.n.* (P! P00633570). – Ile des Pins, bois dans les coraux, s.d. [mai], bt., fl. nouées, j.fr., *Pancher 503* (P! x 2 P00633568, P00633569 [donné par le ministère de l'Algérie et des Colonies 1860]). – Ile des Pins, bois croissant sur les coreaux soulevés, V.1862, bt., fl., *Pancher s.n.* (P! x 2 P00633574, P00633575). – Ouvéa, V.1912, bt., *Sarasin 860* (P! P00633576). – Syntype non retrouvé : *Thiébaud 211* [Thiébaud].

*Psychotria nummularioides* Guillaumin var. *pubiflora* Guillaumin, *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, série B, Botanique* 4: 42 (1953), **syn. nov.** – Type (cité dans le protologue) : « Maré : La Roche : base E. du Titi Kétou ; ± 40 m., forêt littorale, corail soulevé ancien ; exposition N.E., 1<sup>er</sup> février 1946 ([*Virot...*] 1579) ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Maré, La Roche, base orientale du Titi Ketou, exposition NE, forêt littorale, corail soulevé ancien, ± 40 m, 1.II.1946, bt., *Virot 1579* (P! P00634184).

#### NOTES NOMENCLATUREALES

La part d'herbier *Balansa 2035* (code à barres P00633572) est choisie comme lectotype de *Psychotria nummularioides* car en meilleur état de conservation et car présentant tous les stades phénologiques de la plante. Le syntype *Thiébaud 211* [Thiébaud] de Lifou, n'a pas été retrouvé. Un spécimen a pu être localisé à P : « Lifou [Lifou], 1865, bt., fl. nouées, fr., *Thiébaud [Thiébaud] 20b [n°241]* (P! P00748164) », sur lequel l'écriture du numéro 241 est peu lisible, et pourrait être considéré comme un 211, indiquant peut-être une erreur de numérotation dans le texte de Guillaumin (1930).

*Psychotria nummularioides* var. *pubiflora* est placé comme synonyme de *P. nummularioides*,

car l'unique différence invoquée dans le protologue est la présence d'une pubescence externe du calice et de la corolle ; ce qui à notre sens ne constitue pas un caractère suffisant pour distinguer les deux variétés. En outre l'examen précis des calices, corolles et boutons des récoltes citées dans le matériel original de *P. nummularioides* montre qu'ils sont également pubescents.

### 40. *Psychotria oua-tilouensis* Guillaumin

*Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, série B, Botanique* 8: 113 (1957). – Types (cités dans le protologue) : « Oua Tilou, 300 m, serpentine, 13/IV/1951 (*Baumann et Guillaumin 12.226, 12.285*) ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Oua-Tilou, macchie, serpentine, 300 m, 13.IV.1951, st., *Guillaumin & Baumann-Bodenheim 12285* (P! P00633582 ; isolecto-, G! x 2 ; Z[image]! x 2 Z-000023052, Z-000023053). – Syntype : Nouvelle-Calédonie. Oua-Tilou, macchie, serpentine, 300 m, 13.IV.1951, st., *Guillaumin & Baumann-Bodenheim 12226* (P! P00633581).

#### NOTES NOMENCLATUREALES

La part d'herbier *Guillaumin & Baumann-Bodenheim 12285* (code à barres P00633582) est choisie comme lectotype car comportant un plus grand nombre de doubles dont deux à G et deux à Z. En outre, l'ordre des collecteurs est celui qui apparaît sur l'étiquette des parts d'herbier.

*Psychotria oua-tilouensis* et *P. sagittalis* (Baill.) Guillaumin ex Barrabé & J.Florence (voir paragraphe 53. *P. sagittalis*) sont des espèces proches morphologiquement, comme l'a déjà fait remarquer Guillaumin (1957). La seule différence notable est la présence ou non d'un pétiole. Compte tenu de la relative rareté de *P. sagittalis* et du petit nombre de ses collections (une seule), il n'est pas possible de savoir s'ils constituent des entités spécifiques distinctes.

### 41. *Psychotria oubatchensis* Schltr.

*Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 39: 262 (1906). – Type (cité dans le protologue) : « Nord-Bezirk : in den Wäldern des Mt. Ignambi bei Oubatche, ca. 1200 m ü. M. – [*Schlechter...*] n. 15516, blühend im Dezember 1902 ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Auf den Bergen bei Oubatche, 1200 m, 20.XII.1902, bt., *Schlechter 15516* (P! P00633583 ; iso-, K!).

*Psychotria lepidocalyx* S.Moore, *Journal of the Linnean Society, Botany* 45: 340 (1921), **syn. nov.** – Type (cité dans le protologue) : « Ignambi ; frequent in forest ; 3500-4200 ft. [*Compton...*] 1583 ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Ignambi, forest, 3500-4200 ft., 1.VIII.1914, bt., *Compton 1583* (BM! BM000895897).

*Psychotria oreophila* Guillaumin, *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, série B, Botanique* 8: 112 (1957), **syn. nov.** – Type (cité dans le protologue) : « pentes du Mt Ignambi : piste de Gomen, 1.270 m, forêt mésophylophile, 25/VIII/1951 (*Hurlimann 1.843*) ». – Holotype: Nouvelle-Calédonie. Mt. Ignambi, forêt mésophylophile, 1270 m, 25.VIII.1951, bt., *Hurlimann 1843* (P! P00633580; iso-, Z[image]! Z-000023051).

#### NOTES NOMENCLATUREALES

*Psychotria oreophila* et *P. lepidocalyx* sont placés en synonymie de *P. oubatchensis*, car similaires morphologiquement, écologiquement (hautes altitudes sur terrain volcano-sédimentaire) et géographiquement (chaîne montagneuse du Nord-Est de la Grande Terre entre Hienghène et Ouégoa).

#### 42. *Psychotria pancheri* (Baill.) Schltr.

*Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 39: 263 (1906). – *Uragoga pancheri* Baill., *Adansonia* 12: 222 (1879). – Types (cités dans le protologue) : « A variis collectoribus in Nova-Caledonia inventa est, interque alios a *Pancher* (*Mus. neo-caled., n. 333*) ; *Vieillard, n. 672, 2714, 2740*, in sylvis humidis ; *Deplanche, n. 397* ; *Thiébaud, n. 383*, in sylvis ; *Balansa, n. 2025, 3214*, in sylvis circa Kanala et Balade, ad 500-800 metr. alt. ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Forêts situées au-dessus de Balade, 500 m, 15.IV.1871, fr., *Balansa 3214* (P! P00633584 ; isolecto-, P! x 2 P00633585, P00633586). – Syntypes : Nouvelle-Calédonie. Forêts situées au Sud de Canala, 800 m, 20.XI.1869, fr., *Balansa 2025* (P! x 3 P00634103, P00634104, P00634105). – Vallées humides du pic de Puébo [Pouébo], 1861-1867, bt., fl., *Deplanche 397* (K! [communiqué par M. Lenormand 16/4/1968] ; P! x 3 P00633587, P00633588 [P00633589, Wagap, *Vieillard 2720*], P00633591 [P00633590, bois des Montagnes à Wagap, *Vieillard 2720*]). – s.l., forêts humides, VI-IX.1870, fr., *Pancher 333 p.p.* (P! P00633597 [P00633598, V. 672, 2714, 2740]), – s.l., forêts humides, IX-XI.1862, fr., *Pancher 3144<sup>1</sup> p.p.* (P! x 2 P00633600 [V. 2714], P00748168). – s.l., forêts humides, XI, fr., *Thiébaud 383 p.p.* [*Thiébaud*] (P! P00634106). – Balade, 1861-1867, fr., *Vieillard 2714 p.p.* (P! P00634185). – Wagap, 1861-1867, bt., fl., *Vieillard 2740* (P! P00748154). – Syntype pro parte, excl. typ. Route de Ounia, massifs sur les côteaux, forêts humides, VI-IX.1862 [donné en 1870], bt., fl., fr., *Pancher 333 p.p.* (BM! p.p. [étiqueté « A »] ; K! ; P! x 3 P00633595 p.p. [étiqueté « B »] ; P00633593 ; V. n°672], P00633596 p.p. [étiqueté « B »] ; P00633594 ; V. 672], P00633599 [*Jeg. Pancher 3144<sup>1</sup>*]). – Route de Ounia, VI [donné en 1870], bt., *Pancher 333 p.p.* (P! P00633593 p.p. [étiqueté « A »] ; P00633595 ; V. n°672]). – s.l., massifs sur les côteaux, [donné en 1870], fl., *Pancher 333 p.p.* (P! P00633594 p.p. [étiqueté « A »] ; P00633596 ; V. 672]). – s.l., 1862, fr., *Pancher 3144<sup>1</sup> p.p.* (P!

P00634101 [V. 2740]). – s.l., forêt humide, XI, fl., *Thiébaud 383 p.p.* [*Thiébaud*] (P! P00634107). – s.l., ravin profond boisé, sol schisteux, 1000 m, X, bt., fl., fr., *Vieillard 672 p.p.* (BM! [*Vieillard 2714 – 2740 – 672 – 675*]). – s.l., s.d., fr., *Vieillard 2714 p.p.* (P! P00634102). – Montagnes ferrugineuses de Kanala [Canala], 1861-1867, bt., fl., *Vieillard 672 p.p.* (K! ; P! x 3 P00748156 [in herb. Drake], P00748157, P00748158).

#### NOTES NOMENCLATUREALES

L'examen du matériel original révèle un mélange de quatre espèces différentes sous ce taxon. En outre, la diagnose peut s'appliquer à chacune d'entre elles, car tous les caractères cités par Baillon sont très variables. Le nom *Psychotria pancheri* usuel (attribué par les phytoécologues néo-calédoniens) correspond à l'espèce représentée par deux récoltes citées dans le protologue : *Balansa 2025* et *Balansa 3214* et par des spécimens présentant des mélanges de numérotation. La part d'herbier *Balansa 3214* (code à barres P00633584) est ainsi choisie comme lectotype car elle présente un meilleur état de conservation ainsi qu'un plus grand nombre de fruits mûrs. Parmi les autres spécimens appartenant à cette espèce, un effort a été fourni afin de les regrouper par récoltes similaires malgré les mélanges de numérotation. Enfin, parmi les trois autres espèces, deux sont inédites (*P. sp. E* et *P. sp. F*) et une correspond à une espèce décrite postérieurement aux travaux de Baillon : *P. rubefacta* (S.Moore) Guillaumin.

#### 43. *Psychotria pininsularis* Guillaumin

*Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, série B, Botanique* 8: 113 (1957). – Types (cités dans le protologue) : « île des Pins : Pic N'Ga : pentes S.O., serpentine, 26/V/1951 (*Baumann 13.506, 13512, 13522, 13525*), pentes S., 29/IV/1951 (*Baumann 13.715*) ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Ile des Pins, Pic N'Ga, macchie, serp., 29.V.1951, bt., fl., *Baumann-Bodenheim 13715* (P! P00691188 ; isolecto-, US! US-00138923). – Syntypes : Nouvelle-Calédonie. Ile des Pins, Pic N'Ga, macchie, 26.V.1951, st., *Baumann-Bodenheim 13506* (P! P00634112). – Ile des Pins, Pic N'Ga, macchie, serpent., 26.V.1951, fl. nouées, *Baumann-Bodenheim 13512* (P! P00634113). – Ile des Pins, Pic N'Ga, macchie, 26.V.1951, bt., fl., *Baumann-Bodenheim 13522* (P! P00634114). – Ile des Pins, Pic N'Ga, macchie, 26.V.1951, bt., fl., *Baumann-Bodenheim 13525* (P! P00634115 ; Z[image]! Z-000023059).

#### NOTES NOMENCLATUREALES

La part d'herbier *Baumann-Bodenheim 13715* (code à barres P00691188) est choisie comme lectotype car elle est en meilleur état de conservation, comporte un plus grand nombre de boutons floraux et un dessin d'une coupe interne de corolle.

**44. *Psychotria poissoniana* (Baill.) Guillaumin  
ex S.Moore**

*Journal of the Linnean Society, Botany* 45: 338 (1921). – *Uragoga poissoniana* Baill., *Adansonia* 12: 230 (1879). – Types (cités dans le protologue) : « oritur in ditione austro-caledonica ubi legit *Balansa* (n. 340, 1119, 2028, 2028<sup>a</sup>), in sylvis circa Noumea, cirquaue Kanala, supra Conceptionem et ad orientem Messioncoue, prope Port-Bouquet (Herb. Mus. par.) ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Forêts situées au-dessus de la Conception, près de Nouméa, 700 m, 3.XI.1868, bt., fl., j.fr., *Balansa* 340 (P! P00634116 ; isolecto-, K! ; P! x 2 P00634117, P00634118). – Syntypes : Nouvelle-Calédonie. Forêts situées au NE de la Conception, 700 m, 24.II.1869, j.fr., *Balansa* 1119 (P! x 2 P00634119, P00634120). – Ravins ombragés à l'Ouest de Messioncoué, près de Port-Bouquet, 9.X.1869, bt., fl., *Balansa* 2028 (P! x 3 P00634121, P00634122, P00634123). – Forêts situées au sud de Canala, 600 m, XI.1869, bt., fl., *Balansa* 2028a (P! P00634124).

*Psychotria poissoniana* (Baill.) Guillaumin ex S.Moore var. *brachypoda* Guillaumin, *Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 33 (1930), **syn. nov.** – Type (cité dans le protologue) : « Rives de la Dombéa, au-dessus de Koé (*Balansa* 340<sup>a</sup>) ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Rives de la Dombéa, au-dessus de Koé, 20.IX.1868, bt., fl., *Balansa* 340a (P! P00633590 ; iso-, P! x 2 P00634188, P00634189).

*Psychotria poissoniana* (Baill.) Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de Marseille* 9: 175 (1911), *nom. inval.*

*Psychotria poissoniana* (Baill.) Guillaumin, in *F.Sarasin & J.Roux, Nova Caledonia, Recherches scientifiques en Nouvelle-Calédonie et aux Iles Loyalty, B. Botanique* 1(3): 237 (1922) '1921', *nom. illeg. superfl.*

*Psychotria poissoniana* (Baill.) Guillaumin ex A.P. Davis, *Botanical Journal of the Linnean Society* 157: 117 (2008), *nom. illeg. superfl.*

NOTES NOMENCLATURALES

La part d'herbier *Balansa* 340 (code à barres P00634116) est choisie comme lectotype de *Uragoga poissoniana* car elle comporte un plus grand nombre de fleurs épanouies et présente tous les stades phénologiques de la plante.

Les noms *Psychotria poissoniana* (Baill.) Guillaumin et *P. poissoniana* (Baill.) Guillaumin ex A.P. Davis sont illégitimes, car publiés postérieurement à *P. poissoniana* (Baill.) Guillaumin ex S.Moore (art. 52.1).

*Psychotria poissoniana* var. *brachypoda* est placée comme synonyme de *P. poissoniana*, car les seules différences invoquées dans le protologue concernent la taille et la forme du limbe et du pétiole ; ce qui à notre sens ne constitue pas un

caractère suffisant pour distinguer les deux variétés de cette espèce variable morphologiquement.

**45. *Psychotria pseudomicrodaphne*  
Guillaumin**

*Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 33 (1930), 'pseudo-microdaphne'. – Type (cité dans le protologue) : « Mont Humboldt (*Balansa* 2054) ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Forêts du Mont Humboldt, vers 1000 mètres d'altitude, 25.IX.1869, fr., *Balansa* 2054 (P! P00634127 ; iso-, K! ; P! x 2 P00634125, P00634126).

*Psychotria erectiloba* Guillaumin, *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, série B, Botanique* 8: 109 (1957), **syn. nov.** – Type (cité dans le protologue) : « près du Camp Bernier au S. de la Mgne des Sources, 880 m, serpentine, forêt mésophile, exposition O., 21.II/1951 (*Hurlimann* 919) ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Mt. des Sources, forêt mésophile, 830 m, 21.II.1951, bt., fl., *Hurlimann* 919 (holo-, P! P00547086 ; iso-, G! ; Z[image]! Z-000023033).

NOTES NOMENCLATURALES

Les fleurs décrites dans la diagnose de *Psychotria pseudomicrodaphne* n'ont pas été retrouvées, et sont probablement perdues. Les fruits décrits dans la diagnose de *P. erectiloba* n'ont pas été retrouvés, et sont également probablement perdus. En outre ce taxon est placé en synonymie de *P. pseudomicrodaphne* car similaire morphologiquement, écologiquement (maquis minier à basse et haute altitude) et géographiquement (sommets montagneux et plaine des Lacs du Grand Sud de la Grande Terre).

**46. *Psychotria pubituba* S.Moore**

*Journal of the Linnean Society, Botany* 45: 337 (1921). – Type (cité dans le protologue) : « Tonine ; abundant in forest ; 2000-3000 ft. [*Compton*...] 1974 ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Tonine, forest, 2000-3000 ft., 2.X.1914, bt., fl., *Compton* 1974 (BM! BM000895899).

**47. *Psychotria pulchrebracteata* Guillaumin**

in *F.Sarasin & J.Roux, Nova Caledonia, Recherches scientifiques en Nouvelle-Calédonie et aux Iles Loyalty, B. Botanique* 1(3): 238 (1922) '1921'. – Type (cité dans le protologue) : « Neu-Caledonien, Wald oberhalb Tao, ca. 500 m, [*Sarasin*...] No. 63, bl. 27 VI. 1911; Strauch, Blüte schneeweiss ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. forêts à Tao, 500 m, 27.VI.1911, bt., fl., *Sarasin* 63 (P! P00634128).

#### 48. *Psychotria roseotincta* S.Moore

*Journal of the Linnean Society, Botany* 45: 340 (1921), 'roseo-tincta'. – Type (cité dans le protologue) : « Ignambi ; intermediate forest ; 3000 ft. ; gneiss. [Compton...] 1703 ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Ignambi, intermediate forest, gneiss, 3000 ft., 1914, bt., fl., *Compton* 1703 (BM! BM000895901).

#### 49. *Psychotria rosmarinifolia* (Baill.) Schltr.

*Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 39: 261 (1906). – *Uragoga rosmarinifolia* Baill., *Adansonia* 12: 291 (1879). – Type (cité dans le protologue) : « crescit in Nova-Caledonia ubi legit cl. Vieillard (herb., n. 695) in sylvis circa Balade ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Bois de Balade, 1855-1860, bt., fl., fr., *Vieillard* 695 (P! P00634129 ; iso-, NOU! ; P! x 3 : P00634130 [communiqué par M. Lenormand], P00634131 [in herb. Drake], P00729236).

*Psychotria pueboensis* Ruhsam, *Botanical Journal of the Linnean Society* 157: 117 (2008), **syn. nov.**

*Uragoga ligustrina* Baill., *Adansonia* 12: 253 (1879). – *Psychotria ligustrina* (Baill.) Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de Marseille* 9: 174 (1911), *nom. illeg.* – *Psychotria ligustrina* (Baill.) Guillaumin, *Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 31 (1930), *nom. illeg.* - non *Psychotria ligustrina* Willd. ex Schult., in *J.J. Roemer & J.A. Schultes, Systema Vegetabilium* 5: 188 (1819). – Type (cité dans le protologue) : « viget in ditone austro-caledonica ubi Martio florigeram legebat cl. Balansa (exs., n. 3194), in sylvis inter Tchiao et Puebo (fructus nobis ignoti, e collectore « carnosi albique » immaturi calyce persistente coronati) ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Forêts situées entre Tchiao et Poébo [Pouébo], III.1871, bt., fl. nouées, fr., *Balansa* 3194 (holo-, P! P00633527 ; iso-, P! x 2 P00633526, P00633528).

#### NOTES NOMENCLATUREALES

*Psychotria pueboensis* est placé en synonymie de *P. rosmarinifolia* (Baill.) Schltr. car similaires morphologiquement (à l'exception de différences observées dans la largeur des feuilles), et géographiquement (régions de Ouégoa et Pouébo).

#### 50. *Psychotria rubefacta* (S.Moore) Guillaumin

*Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 34 (1930). – *Cephaelis rubefacta* S.Moore, *Journal of the Linnean Society, Botany* 45: 343 (1921), 'Cephaëlis'. – Type (cité dans le protologue) : « Mt. Mou ; forest of gully in serpentine ; 1500 ft.

[Compton...] 435 ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Mont Mou, forest of gully in serpentine, 1500 ft., 7.III.1914, fl., *Compton* 435 (BM! BM000895906).

*Psychotria rubiginosa* Baill. ex Guillaumin, *Journal of the Arnold Arboretum* 7: 102 (1926), *nom. illeg.* - non *Psychotria rubiginosa* Elmer ex Merr., *The Philippines Journal of Science* 1(Suppl.): 135 (1906). – Type (cité dans le protologue) : « Rain forests, base of Mont Mou, [White...] no. 2062 ; small tree about 5 m. high ; flowers in a dense terminal sessile head surrounded by white bracts » – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Base of Mont Mou, in rainforest, 6.X.1923, fl. nouées, *White* 2062 (P! P00748163 ; iso-, Kl).

#### NOTES NOMENCLATUREALES

Le spécimen type du nom illégitime *Psychotria rubiginosa* Baill. ex Guillaumin (homonymie hétérotypique) appartient à l'espèce *P. rubefacta*.

#### 51. *Psychotria rupicola* (Baill.) Schltr.

*Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 39: 263 (1906). – *Uragoga rupicola* Baill., *Adansonia* 12: 288 (1879). – *Cremocarpon rupiculum* (Baill.) Bremek., *Candollea* 16: 170 (1958). – *Furcatella rupicola* (Baill.) Baum.-Bod., *Systematik der flora von Neu-Caledonien (Melanesien-Südpazifik)* 4: 103 (1988), *nom. inval.* – *Furcatella rupicola* (Baill.) Baum.-Bod., *Systematik der flora von Neu-Caledonien (Melanesien-Südpazifik)* 5: 98 (1989), *nom. inval.* – Types (cités dans le protologue) : « oritur in ditone austro-caledonica, ubi legerunt Pancher (qui plantam in suopte herb. *Psychotriam rupestrem* vocavit), in cacuminibus ferruginosis ; *Deplanche* (n. 49) ; *Baudouin* (herb., n. 727) in montibus prope Balade ; *Balansa* (n. 367) in collibus ferruginosis ad sinum Prony, (n. 367a) ad ripas fl. Dumbea, supra Koe, (n. 1126) ad riv. Kouvele, prope Koe (n. 1127), in monte Mi, (n. 2009) ad Messioncoue, prope Port-Bouquet, in collibus ferruginosis ». – Lectotype (désigné par Bremekamp en 1958) : Nouvelle-Calédonie. s.l., s.d., bt., fl., *Pancher s.n.* (P! P00729229). – Syntypes : Nouvelle-Calédonie. Baie de Prony, collines ferrugineuses, IX.1868, bt., fl., *Balansa* 367 (P! x 3 P00634169, P00634168, P00634170). – Rives de la Dumbéa, au-dessus de Koé, terrains ferrugineux, 20.XI.1868, fr., *Balansa* 367a (K! ; P! x 3 P00634171, P00634172, P00634173). – Collines argilo-ferrugineuses encaissant la Kouvelé [Couvelée], près de Koé, 30.I.1869, fr., *Balansa* 1126 (P! x 2 P00634163, P00634164). – Messioncoué, près du Port-Bouquet, sur les collines ferrugineuses, 22.IX.1869, bt., fl., fr., *Balansa* 2009 p.p. (P! x 3 P00634160 p.p. [étiqueté « A » ; P00729243], P00634161, P00634162). – s.l., 1868, bt., *Baudouin s.n.* (P! P00634174). – Montagnes de Balade, 1855-1860, bt., *Vieillard* 727 p.p. (P! x 2 P00634176, une part sans code à barres). -

Syntype pro parte, excl. typ. : Mont-Mi, sur les collines argilo-ferrugineuses, III.1869, bt., fr., *Balansa 1127* (P! x 3 P00634165, P00634166, P00634167). – Messioncoué, près du Port-Bouquet, sur les collines ferrugineuses, 22.IX.1869, bt., fl., fr., *Balansa 2009 p.p.* (P! P00729243 p.p. [étiqueté « B » ; P00634160]). – s.l., s.d., bt., fl., *Deplanche 49* (K! ; P! x 4 P00634157, P00634158, P00634159, une part sans code à barres [in herb. Drake]). – Montagnes de Balade, 1855-1860, bt., fr., *Vieillard 727 p.p.* (NOU! ; P! x 2 P00634175, P00634177).

#### NOTES NOMENCLATUREALES

En 1958, Bremekamp (1958) combine l'espèce sous le genre *Cremocarpon* et effectue par la même occasion sa lectotypification en désignant la récolte *Pancher s.n.* et *s.l.* Un seul herbier de Pancher sans numéro ni localité, de petite taille (un seul morceau de rameau), en fleurs et boutons (code à barres P00729229) a été trouvé à P. Il porte l'annotation « *Psychotria rupestris* Pancher » écrite par Baillon, telle qu'il l'a reportée dans son protologue. En outre, des recherches effectuées dans les herbiers où Bremekamp a travaillé (L et U) se sont avérées infructueuses (G.Thijssse, comm. pers. 2010). Le spécimen de Paris est ainsi considéré comme le lectotype de *P. rupicola*, bien qu'aucune indication de la part de Bremekamp n'ait été relevée sur l'herbier. Les syntypes *Balansa 1127*, *Balansa 2009 p.p.*, *Deplanche 49* et *Vieillard 727 p.p.* ne correspondent pas à *P. rupicola* mais à *P. declieuxioides*.

#### 52. *Psychotria sagittalis* (Baill.) Guillaumin ex Barrabé & J.Florence, comb. nov.

*Uragoga sagittalis* Baill., *Adansonia* 12: 249 (1879). – Type (cité dans le protologue) : « viget in ditone austro-caledonica, ubi in declivitate occidentali montis Mi, ad colles ferruginos legit cl. *Balansa* (ex., n. 1116) ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Versant occidental du Mont-Mi, sur les collines argilo-ferrugineuses, 20.II.1869, fr., *Balansa 1116* (P! P00634132 ; iso-, NOU! ; P! x 2 P00634133, P00634134 [in herb. Drake]).

*Psychotria sagittalis* (Baill.) Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de Marseille* 9: 175 (1911), *nom. inval.*

#### NOTES NOMENCLATUREALES

La combinaison d'*Uragoga sagittalis* n'a jamais été validement publiée, bien que le nom de *Psychotria sagittalis* ait été initialement attribué à Guillaumin (1911). Voir aussi la discussion sous 40. *P. oua-tilouensis*.

#### 53. *Psychotria saltiensis* (S.Moore) Guillaumin

*Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 35 (1930). – *Cephaelis saltiensis* S.Moore, *Journal of the Linnean Society, Botany* 45: 343 (1921), 'Cephaëlis'. – Type (cité dans le protologue) : « Mt.

Mou ; coniferous forest ; 3500 ft. ; serpentine. [*Compton...*] 490 ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Mont Mou, coniferous forest, serpentine, 3500 ft., 10.III.1914, fl., fr., *Compton 490* (BM! BM000895907).

*Uragoga balansae* Baill., *Adansonia* 12: 223 (1879), **syn. nov.** – *Mapouria balansae* (Baill.) Beauvis., *Annales de la Société Botanique de Lyon* 26: 54 (1901). – *Cephaelis balansae* (Baill.) S.Moore, *Journal of the Linnean Society, Botany* 45: 342 (1921), 'Cephaëlis'. – *Psychotria balansae* (Baill.) Guillaumin, *Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 27 (1930), *nom. illeg.* – non *Psychotria balansae* Pit., in Lecomte, *Flore Générale de l'Indo-Chine* 3: 353 (1924). – Types (cités dans le protologue) : « in montibus Novae-Caledoniae oritur, ubi legit cl. *Balansa* (n. 1120) in cacumine montis Mi, ad alt. 1000 metr., et (n. 3424) ad summum montem Arago, ad alt. 1200 metr., Martio floriferam fructiferamque (sect. *Podocephaelis* ?) ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Sommet du Mont Mi, vers 1000 m d'alt., 25.III.1869, bt., fl., fr., *Balansa 1120* (P! P00547140). – Syntype : Nouvelle-Calédonie. Mont Humboldt, vers 1200 m d'altitude, III.1872, bt., fr., *Balansa 3424* (P! x 2 P00547138, P00547139).

*Psychotria mons-mi* Ruhsam, *Botanical Journal of the Linnean Society* 157: 117 (2008), *nom. illeg. superfl.*

#### NOTES NOMENCLATUREALES

La localité du syntype *Balansa 3424* (Mont Humboldt) d'*Uragoga balansae* est différente de celle de la diagnose (Mont Arago). La récolte a été identifiée par Baillon et cette localité est considérée comme une erreur de manuscrit. En l'occurrence la part d'herbier *Balansa 1120* (code à barres P00547140) a été choisie préférentiellement comme lectotype du taxon car présentant tous les stades phénologiques et coïncidant avec la citation du protologue. Par ailleurs, ce taxon est placé comme synonyme de *Psychotria saltiensis*, car similaire morphologiquement.

Le nom *Psychotria mons-mi* est illégitime car il a été créé par Ruhsam *et al.* (2008) pour placer sous *Psychotria*, l'espèce initialement décrite sous *Uragoga balansae*, malgré l'existence du nom *P. saltiensis* publié antérieurement (Moore 1921) et correspondant à cette même espèce.

#### 54. *Psychotria schlechteriana* K.Krause

*Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 40(92): 37 (1908). – Type (cité dans le protologue) : « Süd-Bezirk : Yahoué (A. Le Rat n. 365, blühend im September 1902) ». – Holotype : Yahoué, IX.1902, bt., Le Rat 365 (P! P00634135).

*Psychotria papillosa* Guillaumin, *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, sér. 2*, 1: 119 (1929), *nom. illeg. superfl.*

#### NOTES NOMENCLATUREALES

En 1908, Krause décrit *Psychotria schlechteriana* en citant la seule récolte *Le Rat 365*. Vingt ans plus tard, Guillaumin (1929) décrit *P. papillosa* en utilisant la même récolte. Ce dernier est par conséquent considéré comme illégitime superflu (art. 52). Les diagnoses latines de Krause et Guillaumin sont partiellement discordantes. Guillaumin mentionne la présence de papilles sur toutes les parties fertiles (axes de l'inflorescence, calice et extérieur de la corolle), ainsi qu'une pilosité dense à l'intérieur du tube de la corolle, contrairement à Krause qui ne fait mention que d'une pilosité éparsée interne du tube de la corolle. L'unique spécimen type localisé à P coïncide avec les deux conceptions, mais semble indiquer que la description de Guillaumin est plus soignée.

#### 55. *Psychotria schumanniana* Schltr.

*Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 39: 263 (1906). – *Cephaelis schumanniana* (Schltr.) S.Moore, *Journal of the Linnean Society, Botany* 45: 343 (1921), '*Cephaëlis*'. – Type (cité dans le protologue) : « Nord-Bezirk : in den Wäldern des Mont Ignambi bei Oubatche, ca. 900 m ü. M. – [*Schlechter...*] n. 15400, blühend im Dezember 1902 ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Auf den Bergen bei Oubatche, 900 m, 13.XII.1902, bt., fl., *Schlechter 15400* (P! P00634136 ; iso-, BM! ; K! ; Z[image]! Z-000023073).

#### 56. *Psychotria semperflorens* (Pancher ex Beauvis.) Guillaumin

*Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 35 (1930). – *Mapouria semperflorens* Pancher ex Beauvis., *Annales de la Société Botanique de Lyon* 26: 54 (1901). – Types (cités dans le protologue) : « Hab. in nemoris Novae Caledoniae (*Pancher!* - *Balansa 366!* [*Uragoga noumeensis* H. Bn. mss.], *366a!* *2039!* - *Vieillard n°685!* *Thiébaud*, Yaté juin 1864! ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Forêts de la baie de Prony, IX.1868, bt., fl., *Balansa 366a* (P! P00634193). – Syntypes : Nouvelle-Calédonie. Bosquets des environs de Nouméa, IX.1868, bt., fl., *Balansa 366 p.p.* (P! x 3 P00634194, P00634195, P00634196). – Bosquets situés à l'Est du Pont des Français, 10.VI.1869, bt., fr., *Balansa 2039* (P! x 2 P00634198, P00634199). – Montagne de M'Bée, 1855-1860, bt., fl., *Vieillard 685 p.p.* (P! x 4 P00634201 [communiqué par M. Lenormand], P00634202, P00634203, P00634204). – s.l., s.d., bt., *Vieillard 685 p.p.* (P! P00634200). – Syntype non retrouvé : *Thiébaud s.n.* [*Thiébaud!*], Yaté juin 1864. – Syntype pro parte, excl. typ. : Bosquets des environs de Nouméa, IX.1868, j.fr.,

*Balansa 366 p.p.* (P! P00634197). – s.l., s.d. [mai, juillet, septembre, décembre], bt., fl., *Vieillard 685 p.p.* (BM! ; P! P00634205 [donné par M. Hennecart]).

*Psychotria speciosa* (Montrouz.) S.Moore var. *longifolia* S.Moore, *Journal of the Linnean Society, Botany* 45: 335 (1921), **syn. nov.** – Type (cité dans le protologue) : « Riv. N'goyé ; in *Casuarina-Agathis* forest ; 400 ft. ; serpentine. [*Compton...*] 2061. Shrub 6 ft. Flowers rosy-red, scentless ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Riv. Ngoye, in *Casuarina-Agathis* forest, 400 ft., 18.X.1914, bt., fl., serpentine, *Compton 2061* (BM!).

#### NOTES NOMENCLATUREALES

Guillaumin (1930 : 35) crée involontairement le nom combiné *Psychotria semperflorens*, en effectuant l'acte nomenclatural conforme aux règles du code par citation directe de son basionyme (1930 : 35) et indirecte de sa référence (1930 : 27). L'examen du matériel original cité dans la diagnose de Beauvisage (1901) révèle un mélange de deux espèces. La première correspond à *P. gabriellae*. La seconde, dénommée dans cette étude *P. sp. G*, correspond à une autre espèce qui n'a jamais fait l'objet d'une description formelle avant celle de Beauvisage. Compte tenu que cette description est succincte et peu distinctive (« *Folia (in sicco marmorata) lata. Corolla rosea v. lilacea (Pancher)* »), il n'est pas possible de savoir laquelle de ces deux espèces doit porter le nom de *P. semperflorens*. Il a été décidé d'attribuer à l'espèce *P. sp. G*, le nom de *P. semperflorens* pour trois raisons. Tout d'abord, ce dernier nom a été largement utilisé par le passé par les phytoécologues néo-calédoniens pour désigner cette espèce. Ensuite, si ce nom avait été attribué à l'espèce représentée par *P. gabriellae*, une mise en synonymie du nom *P. semperflorens* sous *P. gabriellae* aurait été alors nécessaire, ainsi que la description formelle de *P. sp. G*. Enfin *P. sp. G* est plus largement représentée dans le matériel original ayant servi à la description de *P. semperflorens* (quatre récoltes pour un total de 11 parts d'herbier : *Balansa 366a*, *Balansa 366 p.p.*, *Balansa 2039*, *Vieillard 685 p.p.*) que *P. gabriellae* (deux récoltes à une part chacune : *Balansa 366 p.p.* et *Vieillard 685 p.p.*). La part d'herbier *Balansa 366a* (code à barres P00634193) est par conséquent choisie comme lectotype de *P. semperflorens* car correspondant à *P. sp. G* et présentant un meilleur état de conservation ainsi que de nombreux boutons et fleurs épanouies.

Le nom *Psychotria speciosa* (Montrouz.) S.Moore est illégitime (homonyme hétérotypique, art. 52.1, voir sous 8. *P. belepensis*), cependant le nom de variété *P. speciosa* var. *longifolia* reste légitime (article 55.2). En outre, ce taxon est placé comme synonyme de *P. semperflorens*, car similaire morphologiquement.

#### 57. *Psychotria spachiana* (Baill.) Guillaumin ex Barrabé & Mouly, **comb. nov.**



*Uragoga spachiana* Baill., *Adansonia* 12: 285 (1879). – Type (cité dans le protologue) : « oritur in ditione austro-caledonica ubi legit, Decembre floriferam, cl. *Balansa* (exs., n. 3651) in sylvis superioribus fl. Dotio ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Forêts situées dans la partie supérieure du bassin du Dotio [Dothio], XII.1871, bt., fl. nouées, fr., *Balansa* 3651 (P! P00547132 ; iso-, NOU! ; P! x 2 P00547130, P00547131).

NOTES NOMENCLATURALES : voir la discussion sous 9. *Psychotria bourailensis*.

#### 58. *Psychotria toninensis* S.Moore

*Journal of the Linnean Society, Botany* 45: 341 (1921). – Type (cité dans le protologue) : « Tonine ; in forest shade ; 3000 ft. [Compton...] 1940 ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Tonine, forest shade, 3000 ft., 30.IX.1914, fl., *Compton* 1940 (BM! BM000895904).

*Psychotria damnatorum* Guillaumin, *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, sér. 2*, 38: 115 (1961), *p.p., nom. inval.* – Types (cités dans le protologue) : « Massifs forestiers à 1.000 -1.100 m (*Service pénitentiaire* 227), Wagap : bois des montagnes (*Vieillard* 2.713) ». – Syntype : Nouvelle-Calédonie. Wagap, bois des montagnes, 1861-1867, bt., fl., *Vieillard* 2713 (P! x 2 P00632564, P00632565).

NOTES NOMENCLATURALES : voir la discussion sous 23. *Psychotria fuscopilosa*.

#### 59. *Psychotria trisulcata* (Baill.) Guillaumin

*Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 35 (1930). – *Uragoga trisulcata* Baill., *Adansonia* 12: 289 (1879). – Type (cité dans le protologue) : « oritur in ditione austro-caledonica, ubi solus hucusque legit cl. *Deplanche* (*Herb., n. 421*), ad Poebo ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Pouébo, 1861-1867, fr., *Deplanche* 421 [V. 2770, *Mus. Neocal. n°82*] (P! P00634149 ; isolecto-, K! ; P! x 2 P00634148 [icon. de Baillon], P00729232). – Syntype : Nouvelle-Calédonie. Poebo [Pouébo], 1861-1867, fr., *Deplanche* 421 [*Vieillard* 2770, *M.L. n°82, n°32*] (G! ; P! x 2 P00634147, une part sans code à barres).

*Psychotria trisulcata* (Baill.) Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de Marseille* 9: 175 (1911), *nom. inval.*

NOTES NOMENCLATURALES

Sept spécimens correspondant au type cité dans le protologue, *Deplanche* 421, ont été trouvés à G, K et P. Quatre sont issus de la même récolte, étant donné les qualités de séchage (trois à P : codes à barres P00634148, P00634149, P00729232 et un à K). Les trois autres spécimens sont distincts (deux à P : code à barres P00634147 et une part sans code à barres, et un à G). Le taxon

est lectotypifié à partir du spécimen en fruits de P (P00634149), car portant l'identification de Baillon et un des isolectotypes (P00634148) présente un dessin d'une coupe transversale du fruit fait par Baillon.

#### 60. *Psychotria vieillardii* (Baill.) Guillaumin

in *F.Sarasin & J.Roux, Nova Caledonia, Recherches scientifiques en Nouvelle-Calédonie et aux Iles Loyalty, B. Botanique* 1(3): 238 (1922) '1921'. – *Uragoga vieillardii* Baill., *Adansonia* 12: 224 (1879). – Type (cité dans le protologue) : « a cl. *Vieillard* (*herb., n. 667*) lecta est in Novae-Caledoniae monte M'Bée ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. montagnes de M'bée, 1855-1860, bt., fl., fr., *Vieillard* 667 (P! P00634153 [annotation : avec n°488] ; iso-, G! [Lenormand 1862] ; K! ; NOU! ; P! x 3 P00634152, P00634154 [in herb. Drake], P00729227).

*Cephaelis bouvardioides* S.Moore, *Journal of the Linnean Society, Botany* 45: 344 (1921), 'Cephaélis', **syn. nov.** – Type (cité dans le protologue) : « Ignambi ; forest margin ; 2000 ft. ; frequent ; gneiss. [Compton...] 1477 ». – Holotype : Nouvelle-Calédonie. Ignambi, forest margin, gneiss, 2000 ft., 29.VII.1914, bt., fl., *Compton* 1477 (BM! BM000895905 ; iso-, P! P00632562).

*Psychotria vieillardii* (Baill.) Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de Marseille* 9: 175 (1911), *nom. inval.*

NOTES NOMENCLATURALES

La part d'herbier de *Psychotria vieillardii*, portant le code à barres P00634153, présente une annotation supplémentaire « avec n°488 », visiblement postérieure à l'étiquette du spécimen. Elle est toutefois considérée comme l'holotype de l'espèce car clairement identifiée par Baillon et car elle comporte plus de fleurs épanouies que les autres parts de la même récolte.

*Cephaelis bouvardioides* est placé comme synonyme de *P. vieillardii*, car similaire morphologiquement, écologiquement (moyenne altitude sur terrains volcano-sédimentaires) et géographiquement (chaîne montagneuse du Nord-Est de la Grande Terre).

#### 61. *Psychotria wagapensis* Guillaumin

*Bulletin de la Société Botanique de France* 91: 47 (1944). – Type (cité dans le protologue) : « Wagap (*Vieillard* 2782) ». – Lectotype (désigné ici) : Nouvelle-Calédonie. Wagap, 1861-1867, bt., fl., *Vieillard* 2782 (P! P00634155). – Syntype : Nouvelle-Calédonie. s.l., 1861-1867, fr., *Vieillard* 2782 (P! P00634156).

NOTES NOMENCLATURALES

Les deux spécimens portant le numéro 2782 de Vieillard semblent appartenir à deux récoltes différentes. Le premier est en fruits avec un limbe très coriace (code à barres P00634156). Le second est en fleurs avec un limbe chartacé (code à barres P00634155). Ce dernier est choisi comme lectotype, car il présente un meilleur état de conservation et la diagnose comporte plus de détails floristiques que fructifères.

### ***Incertae species***

#### **62. *Douarrea alba* Montrouz.**

Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Lyon, Section des Sciences 10: 223 (1860). – Type (cité dans le protologue): « flores in aprili et novembri. – In collibus et sylvis insulae Art. Ab indigenis Mala di buan nuncupati ».

*Mapouria douarrei* Beauvis., Annales de la Société Linnéenne de Lyon 19: 25 (1894). - non *Mapouria alba* (Ruiz & Pav.) Müll.Arg., Flora 59: 458 (1876). - non *Psychotria alba* Ruiz & Pav., Fl. Peruv. 2: 58 (1799).

#### NOTES NOMENCLATUREALES

Les recherches d'échantillons types pour ce taxon se sont avérées infructueuses (Beauvisage 1894, 1901 ; Guillaumin & Beauvisage 1914), l'herbier Montrouzier de LYJB ayant brûlé et aucun spécimen d'herbier correspondant n'ayant été retrouvé entre G, MPU et P. Le matériel original ayant servi à la description de *Douarrea alba* peut être alors considéré comme entièrement disparu ou n'ayant jamais existé (voir paragraphe « *Quelques problèmes rencontrés & liés aux collections* »). Compte tenu de la description succincte et peu discriminante de *D. alba*, il n'est pas possible d'attribuer ce nom à une des quatre espèces de *Psychotria* qui sont présentes dans l'archipel de Belep, d'autant plus que Beauvisage (1901) ne sait pas à quoi correspond ce nom (voir la discussion sous 24. *P. gabriellae*).

#### **63. *Psychotria artensis* (Montrouz.) Guillaumin**

*Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 27 (1930). – *Delpechia artensis* Montrouz., *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Lyon, Section des Sciences* 10: 222 (1860). – *Mapouria artensis* (Montrouz.) Beauvis., *Annales de la Société Linnéenne de Lyon* 19: 22 (1894). – Type (cité dans le protologue): « Januar : in montibus ».

#### NOTES NOMENCLATUREALES

Suite aux travaux de Guillaumin & Beauvisage (1914), la récolte suivante est citée pour *Delpechia artensis*: « [Montrouzier...] 107 in Herb. Lugd. ! ». Elle n'a été trouvée dans aucun des instituts consultés. Comme dans le cas précédent,

le matériel original du taxon peut être considéré comme perdu et il est par conséquent difficile d'attribuer ce nom à une des espèces de Belep. Néanmoins, les deux taxons décrits sous le genre *Delpechia* (*D. artensis* et *D. floribunda* = *P. montrouzieri*) semblent peu distincts l'un de l'autre (Beauvisage 1894) et les seules différences invoquées (Montrouzier 1860): position des étamines, taille des feuilles et forme des marges foliaires) ne sont peut-être qu'un effet du polymorphisme intraspécifique d'une unique espèce endémique de Bélep. La description de Montrouzier étant peu informative, et dans l'attente de collecte de matériel nouveau, il n'est pour l'instant pas possible de décider de son statut (espèce distincte de *P. montrouzieri* ou similaire).

#### **64. *Psychotria lasiantha* Schltr. & K.Krause**

*Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 40(92): 36 (1908). – Type (cité dans le protologue): « Süd-Bezirk (A. Le Rat n. 170<sup>a</sup>) ».

#### NOTES NOMENCLATUREALES

Les collections de Le Rat sont en dépôt à A, B, E, G-DEL, H, P. L'holotype ou les isotypes du taxon n'ont été trouvés dans aucun de ces instituts. Compte tenu de l'incendie de l'herbier de B, la récolte type est considérée comme disparue. La diagnose latine n'étant pas assez discriminante, il n'est pas possible de savoir à quoi correspond ce taxon qui nécessitera ultérieurement une proposition de rejet.

#### **65. *Psychotria leucantha* Schltr. & K.Krause**

*Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 40(92): 36 (1908). – Type (cité dans le protologue): « Süd-Bezirk : in Gebüsch auf dem Gipfel des Tahafe bei Voh bei 600 m ü. M. (CRIBS, blühend im Oktober 1902) ».

#### NOTES NOMENCLATUREALES

Les collections de Crebs [orthographié Cribis par Schlechter & Krause (1908)] sont en dépôt à P, NOU et B. L'holotype ou les isotypes du taxon n'a pas été trouvé dans aucun de ces trois instituts. Compte tenu de l'incendie de l'herbier de B, la récolte type est considérée comme disparue. La diagnose latine n'étant pas assez discriminante, il n'est pas possible de savoir à quoi correspond ce taxon qui nécessitera ultérieurement une proposition de rejet.

### ***Nomina nuda vel mss.***

*Chassalia gracilis* Pancher ex Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de Marseille* 9: 173 (1911), *nom. nud., mss. in herb.*

- ⇒ *Psychotria calliantha* (Baill.) Guillaumin /  
*Psychotria spachiana* (Baill.) Guillaumin ex  
Barrabé & Mouly, comb. nov.
- Ixora variegata* Vieill. ex Guillaumin, *Mémoires du  
Muséum National d'Histoire Naturelle, série B,  
Botanique* 8: 108 (1957), nom. nud., mss. in herb.  
⇒ *Psychotria coptosperma* (Baill.) Guillaumin
- Psychotria angustifolia* Pancher ex Beauvis.,  
*Annales de la Société Botanique de Lyon* 26: 53  
(1901), nom. nud., mss. in herb.  
⇒ *Psychotria oua-tilouensis* Guillaumin /  
*Psychotria semperflorens* (Pancher ex  
Beauvis.) Guillaumin
- Psychotria arenis* Pancher ex Beauvis., *Annales de  
la Société Botanique de Lyon* 26: 53 (1901), nom.  
nud., mss. in herb.  
⇒ *Psychotria semperflorens* (Pancher ex  
Beauvis.) Guillaumin
- Psychotria costata* Pancher, nom. mss. in herb.  
⇒ *Psychotria microglossa* (Baill.) Guillaumin
- Psychotria dubia* Pancher, nom. mss. in herb.  
⇒ *Psychotria coptosperma* (Baill.) Guillaumin
- Psychotria gracilis* (Baill. ex Guillaumin) Guillaumin,  
*Annales du Musée Colonial de Marseille* 9: 173  
(1911), nom. nud.  
⇒ *Psychotria calliantha* (Baill.) Guillaumin /  
*Psychotria spachiana* (Baill.) Guillaumin ex  
Barrabé & Mouly, comb. nov.
- Psychotria laevis* Pancher, nom. mss. in herb.  
⇒ *Psychotria pancheri* (Baill.) Schltr.
- Psychotria macrodaphne* (Baill. ex Guillaumin)  
Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de Marseille*  
9: 174 (1911), nom. nud.  
⇒ *Psychotria coptosperma* (Baill.) Guillaumin
- Psychotria macrophylla* Pancher, nom. mss. in herb.  
⇒ *Psychotria pancheri* (Baill.) Schltr.
- Psychotria microdaphne* Baill., nom. mss. in herb.  
⇒ *Psychotria microglossa* (Baill.) Guillaumin
- Psychotria noumeensis* (Baill. ex Beauvis.) Schltr.  
ex Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de  
Marseille* 19 : 175 (1911), nom. nud., mss. in herb.  
⇒ *Psychotria gabriellae* (Baill.) Guillaumin /  
*Psychotria semperflorens* (Pancher ex  
Beauvis.) Guillaumin
- Psychotria pancheri* (Baill.) Schltr. var. *rubiginosa*  
Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de Marseille*  
9: 175 (1911), nom. nud.  
⇒ *Psychotria rubefacta* (S.Moore) Guillaumin
- Psychotria phyllanthifolia* (Baill. ex Guillaumin)  
Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de Marseille*  
9: 175 (1911), nom. nud.  
⇒ *Psychotria monanthos* (Baill.) Schltr.
- Psychotria rupestris* Pancher, nom. mss. in herb.  
⇒ *Psychotria rupicola* (Baill.) Schltr.
- Psychotria villosa* Pancher ex Guillaumin, *Annales  
du Musée Colonial de Marseille* 9: 175 (1911), nom.  
nud., mss. in herb.  
⇒ *Psychotria gabriellae* (Baill.) Guillaumin
- Uragoga deplanchei* Baill. ex Beauvis., *Annales de  
la Société Botanique de Lyon* 26: 55 (1901), nom.  
nud., mss. in herb.  
⇒ *Psychotria gabriellae* (Baill.) Guillaumin
- Uragoga gracilis* Baill. ex Guillaumin, *Annales du  
Musée Colonial de Marseille* 9: 173 (1911), nom.  
nud., mss. in herb.  
⇒ *Psychotria calliantha* (Baill.) Guillaumin /  
*Psychotria spachiana* (Baill.) Guillaumin ex  
Barrabé & Mouly, comb. nov.
- Uragoga lenormandii* Baill. ex Guillaumin, *Annales  
du Musée Colonial de Marseille* 9: 174 (1911), nom.  
nud.  
⇒ *Margaritopsis collina* (Labill.) Barrabé &  
Mouly, comb. nov.
- Uragoga macrodaphne* Baill. ex Guillaumin, *Annales  
du Musée Colonial de Marseille* 9: 174 (1911), nom.  
nud., mss. in herb.  
⇒ *Psychotria coptosperma* (Baill.) Guillaumin
- Uragoga microdaphne* Baill. ex Guillaumin, *Archives  
de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 29 (1930), nom.  
nud., mss. in herb.  
⇒ *Psychotria coptosperma* (Baill.) Guillaumin  
/ *Psychotria pseudomicrodaphne*  
Guillaumin
- Uragoga noumeensis* Baill. ex Beauvis., *Annales de  
la Société Botanique de Lyon* 26: 54 (1901), nom.  
nud., mss. in herb.  
⇒ *Psychotria gabriellae* (Baill.) Guillaumin /  
*Psychotria semperflorens* (Pancher ex  
Beauvis.) Guillaumin
- Uragoga nummularioides* Baill. ex Guillaumin,  
*Annales du Musée Colonial de Marseille* 9: 174  
(1911), nom. nud.  
⇒ *Psychotria nummularioides* Baill. ex  
Guillaumin
- Uragoga phyllanthifolia* Baill. ex Guillaumin, *Annales  
du Musée Colonial de Marseille* 9: 175 (1911), nom.  
nud.  
⇒ *Psychotria monanthos* (Baill.) Schltr.
- Uragoga phyllanthoides* Baill. ex Schltr., *Botanische  
Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und  
Pflanzengeographie* 39: 263 (1906), nom. nud., mss.  
in herb.  
⇒ *Psychotria monanthos* (Baill.) Schltr.

*Uragoga rubiginosa* Baill. ex Guillaumin, *Annales du Musée Colonial de Marseille* 9: 175 (1911), *nom. nud.*, *mss. in herb.*

⇒ *Psychotria rubefacta* (S.Moore) Guillaumin

*Uragoga rupicola* Baill. var. *elongata* Baill., *nom. mss. in herb.*

⇒ *Psychotria rupicola* (Baill.) Schltr.

*Uragoga straussiae* Baill. ex Beauvis., *Annales de la Société Botanique de Lyon* 26: 53 (1901), *nom. nud.*, *mss. in herb.*

⇒ *Psychotria semperflorens* (Pancher ex Beauvis.) Guillaumin

#### CONCLUSIONS

Le présent travail a permis d'effectuer 35 lectotypifications dont deux génériques, 31 spécifiques et deux variétales. Quinze noms spécifiques s'avèrent illégitimes. Deux synonymies génériques, sept sous-génériques (sections), 20 spécifiques et six variétales sont nouvellement proposées. Cinq combinaisons spécifiques nouvelles sont effectuées, ainsi que la création de quatre noms nouveaux d'espèces. Quatre espèces restent incertaines et nécessiteront de plus amples recherches ou des propositions de rejet / conservation. Par conséquent, les genres *Margaritopsis* et *Psychotria* s.s. comportent actuellement et respectivement trois et 58 noms corrects d'espèces néo-calédoniennes. Le groupe retenu étant relativement complexe, il conviendra toutefois lors de futurs travaux d'établir et redéfinir les limites spécifiques de chacun de ses représentants qui seront peut-être quelques peu différentes de celles présentées actuellement. Une vingtaine d'espèces nouvelles de *Margaritopsis* et de *Psychotria* s.s. ont également pu être repérées dans les différents herbiers visités et sur le terrain. Il conviendra de les décrire dans la perspective de produire un traitement taxonomique complet et d'évaluer la diversité réelle des Palicoureae-Psychotrieae de Nouvelle-Calédonie qui devrait s'élever aux alentours de 85 espèces.

#### REMERCIEMENTS

Nous remercions l'ensemble des membres du Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Végétale Appliquées de l'IRD Nouméa (UMR AMAP), et plus particulièrement Frédéric Rigault, Gilles Dagostini, Tanguy Jaffré, Michèle Magat et Céline Grignon. Nous tenons à remercier les conservateurs et gestionnaires des herbiers de NOU (Jacqueline Fambart-Tinel), P (Jean-Noël Labat †), G (Laurent Gautier), K (David Mabblerley), LYJB (Frédéric Danet), MPU (Peter A. Schäfer) et BM (Robert Huxley) pour l'accès aux collections. Nous sommes vivement reconnaissants envers les personnes suivantes de nous avoir fourni une aide importante dans la numérisation des types, la recherche de spécimens d'herbier particuliers et dans le rangement des collections : Élodie Lerat et Vanessa Damianthe (P), Nicolas Fumeaux (G), Aaron P.

Davis, Nina M. Davies et Sally E. Dawson (K), John Hunn (BM), Chiara Nepi (FI), Gérard Thijsse (L), Lia Pignotti (W), Wayne Gebert (MEL), Elspeth Haston (E), Henry Vâre (H), Melinda Peters (A). Le travail du premier auteur a été rendu possible par l'obtention d'une allocation recherche CIRAD, pour un financement de trois ans. Enfin nous tenons à remercier Laurent Maggia (CIRAD, IAC), Jérôme Munzinger (IRD), Birgitta Bremer et Sylvain Razafimandimbison (Bergius Foundation, obtention d'une bourse pour la participation à la 5<sup>ème</sup> conférence internationale des Gentianales) pour le soutien financier qui nous a permis d'effectuer les différentes visites dans les instituts. Nous remercions enfin Elmar Robbrecht et un rapporteur anonyme pour leurs commentaires qui ont permis d'améliorer le manuscrit.

#### RÉFÉRENCES

- ANDERSSON L. 2001. - *Margaritopsis* (Rubiaceae, Psychotrieae) is a pantropical genus. *Systematic and Geography of Plants* 71: 73-85.
- ANDERSSON L. 2002. - Relationship and generic circumscriptions in the *Psychotria* complex (Rubiaceae, Psychotrieae). *Systematic and Geography of Plants* 72: 167-202.
- BAILLON H. 1878. - Mémoire sur les genres *Canthium* et *Hypobathrum*. *Adansonia* 12: 177-213.
- BAILLON H. 1879. - Recueil d'observations botaniques. *Adansonia* 12: 1-384.
- BARRABÉ L., BUERKI S., MOULY A., DAVIS A.P., MUNZINGER J. & MAGGIA L. 2012. - Delimitation of the genus *Margaritopsis* (Rubiaceae) in the Asian, Australasian and Pacific region, based on molecular phylogenetic inference and morphology. *Taxon* 61(6): 1251-1268.
- BEAUVISAGE G. 1894. - Révision de quelques genres de plantes néo-calédoniennes du R. P. Montrouzier. *Annales de la Société Botanique de Lyon* 19: 15-28.
- BEAUVISAGE G. 1901. - Genera Montrouzierana. *Annales de la Société Botanique de Lyon* 26: 1-96.
- BREMEKAMP C.E.B. 1958. - Monographie des genres *Cremocarpon* Boiv. ex Baill. et *Pyragra* Brem. (Rubiaceae). *Candollea* 16: 147-177.
- DÄNIKER A.U. 1933. - Ergebnisse der Reise von Dr. A. U. Däniker nach Neu-Caledonien und den Loyalty-Inseln (1924/6) : [Teil] 5. Katalog der Pteridophyta und Embryophyta siphonogama. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich* 78(Beibl. 19): 397-507.
- DAVIS A.P., BRIDSON D., JARVIS C. & GOVAERTS R. 2001. - The typification and characterization of the genus *Psychotria* L. (Rubiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 135: 35-42.
- DAVIS A.P., GOVAERTS R., BRIDSON D.M., RUHSAM R., MOAT J. & BRUMMITT N. 2009. - A global assessment of distribution, diversity,

- endemism and taxonomic effort in the Rubiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96: 68-78.
- LABILLARDIÈRE J.J.H. DE. 1824-1825. - *Sertum austrocaledonicum*, Paris, 85 p.
- GOVAERTS R., RUHSAM M., ANDERSSON L., ROBBRECHT E., BRIDSON D.M., DAVIS A.P., SCHANZER I. & SONKÉ B. 2011. - World Checklist of Rubiaceae, <http://www.kew.org/wcsp/rubiaceae>, Royal Botanic Gardens, Kew.
- GUILLAUMIN A. 1911. - Catalogue des plantes phanérogames de la Nouvelle-Calédonie et dépendances. *Annales du Musée Colonial de Marseille, série 2*, 9: 77-290.
- GUILLAUMIN A. 1921. - Essai de géographie botanique de la Nouvelle-Calédonie, in Sarasin F. & Roux J. (eds.), *Nova Caledonia, Botanique*, Kreidel's Verlag, Berlin und Wiesbaden: 256-293.
- GUILLAUMIN A. 1929. - Contribution à la flore de la Nouvelle-Calédonie. LI. Plantes recueillies par M. et Mme Le Rat de 1900 à 1910. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, série 2* 1(1): 117-123.
- GUILLAUMIN A. 1930. - Matériaux pour la flore de la Nouvelle-Calédonie. XXVII. Révision des Rubiacées. *Archives de Botanique, Mémoires, Caen* 3(5): 1-48.
- GUILLAUMIN A. 1944. - Matériaux pour la flore de la Nouvelle-Calédonie, LXXXI. Encore des espèces et localités nouvelles de Rubiacées (suite). *Bulletin de la Société Botanique de France* 91(1-3): 42-47.
- GUILLAUMIN A. 1948. - *Flore analytique et synoptique de la Nouvelle-Calédonie, phanérogames*. Office de la Recherche Scientifique Coloniale, Paris, 370 p.
- GUILLAUMIN A. 1957. - Résultats scientifiques de la mission Franco-Suisse de botanique en Nouvelle-Calédonie (1950-1952). *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Sér. B, Botanique* 8(1): 1-120.
- GUILLAUMIN A. 1961. - Contributions à la flore de la Nouvelle-Calédonie. CXII. Plantes de collecteurs divers. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, série 2* 33(1): 114-116.
- GUILLAUMIN A. & BEAUVISAGE G. 1914. - Species Montrouzieranae seu enumeration plantarum in Nova Caledonia terrisque adjacentibus A.R.P. Montrouzier lectarum. *Annales de la Société Botanique de Lyon* 38: 75-132.
- GUILLAUMIN A. & VIROT R. 1953. - Contributions à la flore de la Nouvelle-Calédonie. CII. - Plantes récoltées par M. R. Viro. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Sér. B, Botanique* 4(1): 1-82.
- HIEPKO P. 1987. - The collections of the Botanical Museum Berlin-Dahlem (B) and their history. *Englera* 7: 219-252.
- HOCHREUTINER B.P.G. 1910. - *Psychotria pseudocollina*. *Bulletin of the New York Botanical Garden* 6: 288-289.
- JAFFRÉ T. & SCHMID M. 1974. - Accumulation du nickel par une Rubiacée de Nouvelle-Calédonie: *Psychotria douarrei* (Beauv.) Däniker. *Comptes Rendus, Académie des Sciences (Paris), Séries D*, 278: 1727-1730.
- JAFFRÉ T., MORAT P., RIGAUT F., VEILLON J.-M. & DAGOSTINI G. 2001. - *Composition et caractéristiques de la flore indigène de la Nouvelle-Calédonie*. IRD, Nouméa, 121 p.
- MCNEILL J., BARRIE F.R., BURDET H.M., DEMOULIN V., HAWKSWORTH D.L., MARHOLD K., NICOLSON D.H., PRADO J., SILVA P.C., SKOG J.E., WIERSEMA J.H. & TURLAND N.J. 2006. - International code of botanical nomenclature (Vienna Code), adopted by the Seventeenth International Botanical Congress, Vienna, July 2005. *Regnum Vegetabile* 146: 1-568.
- MONTROUZIER X. 1860. - Flore de l'île Art (près de la Nouvelle-Calédonie). *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Lyon, Section des Sciences* 10: 217.
- MOORE S. 1921. - A systematic account of the plants collected in New Caledonia and the Isle of Pines by Prof. R.H. Compton, M.A., in 1914. - Part I. *Journal of the Linnean Society, Botany* 14: 325-379.
- MORAT P. 2010. - Les Botanistes récolteurs en Nouvelle-Calédonie de 1774 à 2005. *Adansonia* 32(2): 159-216.
- MORAT P., JAFFRÉ T., TRONCHET F., MUNZINGER J., PILLON Y. & CHALOPIN M. 2012. - Le référentiel taxonomique Floral et les caractéristiques de la flore vasculaire indigène de la Nouvelle-Calédonie. *Adansonia* 34(2): 179-221.
- NEPOKROEFF M., BREMER B. & SYTSMA K.J. 1999. Reorganization of the genus *Psychotria* and tribe Psychotrieae (Rubiaceae) inferred from ITS and *rbcL* sequence data. *Systematic Botany* 24: 5-27.
- PETIT E. 1964. - Les espèces Africaines du genre *Psychotria* L. (Rubiaceae) - I. *Bulletin du Jardin Botanique de l'État de Bruxelles* 34: 1-229.
- PETIT E. 1966.

- RUHSAM M., GOVAERTS R. & DAVIS A.P. 2008. - Nomenclatural changes in preparation for a world Rubiaceae checklist. *Botanical Journal of the Linnean Society* 157: 115-124.
- SCHLECHTER R. 1906. - Rubiaceae - Beiträge zur Kenntnis der Flora von Neu-Kaledonien. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 39: 1-274.
- SCHLECHTER R. & KRAUSE K. 1908. - Beiträge zur Kenntnis der Flora von Neu-Kaledonien. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 40(Beibl. 92): 22-45.
- VERDCOURT B. 1975. - Studies in the Rubiaceae-Rubioideae for the 'Flora of Tropical East Africa' : I. *Kew Bulletin* 30: 247-326.
- VERDCOURT B. 1977. - A synopsis of the genus *Chazaliella* (Rubiaceae-Psychotrieae). *Kew Bulletin* 31: 788-818.
- WHITE C.T., WILSON E.H. & GUILLAUMIN A. 1926. - Ligneous plants collected in New Caledonia by C. T. White in 1923. *Journal of the Arnold Arboretum* 7: 74-103.

INDEX DES NOMS D'ESPÈCES VALIDES

Margaritopsis C.Wright in Sauvalle .....	269
1. Margaritopsis collina (Labill.) Barrabé & Mouly, comb. nov. ....	269
2. Margaritopsis lyciflora (Baill.) Barrabé & J.Florence, comb. nov. ....	270
3. Margaritopsis oleoides (Baill.) Barrabé & Mouly, comb. nov. ....	270
Psychotria L. ....	270
4. Psychotria amieuensis Guillaumin .....	272
5. Psychotria ammericola Guillaumin .....	272
6. Psychotria baillonii Schltr. ....	272
7. Psychotria baladensis (Baill.) Guillaumin .....	273
8. Psychotria belepensis Barrabé & Mouly, nom. nov. ....	273
9. Psychotria bourailensis Guillaumin .....	273
10. Psychotria brachylaena (Baill.) Guillaumin .....	274
11. Psychotria calliantha (Baill.) Guillaumin .....	274
12. Psychotria calorhamnus (Baill.) Guillaumin ex Däniker .....	274
13. Psychotria calothyrsa (Baill.) Guillaumin .....	274
14. Psychotria canalensis (Baill.) Guillaumin .....	275
15. Psychotria cardiochlamys (Baill.) Schltr. ....	275
16. Psychotria comptonii S.Moore .....	275
17. Psychotria coptosperma (Baill.) Guillaumin .....	275
18. Psychotria declieuxioides S.Moore .....	276
19. Psychotria deverdiana Guillaumin .....	276
20. Psychotria faguettii (Baill.) Schltr. ....	276
21. Psychotria ferdinandmuelleri Guillaumin .....	277
22. Psychotria frondosa S.Moore .....	277
23. Psychotria fuscopilosa Schltr. ....	277
24. Psychotria gabriellae (Baill.) Guillaumin .....	278
25. Psychotria gneissica S.Moore .....	279
26. Psychotria goniocarpa (Baill.) Guillaumin .....	279
27. Psychotria guillauminiana Barrabé & Mouly, nom. nov. ....	280
28. Psychotria hootmawaapensis Barrabé & J.Florence, nom. nov. ....	280
29. Psychotria ianthina Guillaumin .....	281
30. Psychotria leratii Guillaumin .....	281
31. Psychotria lycioides (Baill.) Guillaumin .....	281
32. Psychotria macroglossa (Baill.) Guillaumin .....	281
33. Psychotria microglossa (Baill.) Guillaumin .....	281
34. Psychotria micromyrtus (Baill.) Schltr. ....	282
35. Psychotria monanthos (Baill.) Schltr. ....	282
36. Psychotria montrouzieri Barrabé & J.Florence, nom. nov. ....	283
37. Psychotria nathaliae (Baill.) Guillaumin .....	283
38. Psychotria nekouana (Baill.) Guillaumin .....	283
39. Psychotria nummularioides Baill. ex Guillaumin .....	284
40. Psychotria oua-tilouensis Guillaumin .....	284
41. Psychotria oubatchensis Schltr. ....	284
42. Psychotria pancheri (Baill.) Schltr. ....	285
43. Psychotria pininsularis Guillaumin .....	285
44. Psychotria poissoniana (Baill.) Guillaumin ex S.Moore .....	286
45. Psychotria pseudomicrodaphne Guillaumin .....	286
46. Psychotria pubituba S.Moore .....	286
47. Psychotria pulchrebracteata Guillaumin .....	286
48. Psychotria roseotincta S.Moore .....	287
49. Psychotria rosmarinifolia (Baill.) Schltr. ....	287
50. Psychotria rubefacta (S.Moore) Guillaumin .....	287
51. Psychotria rupicola (Baill.) Schltr. ....	287
52. Psychotria sagittalis (Baill.) Guillaumin ex Barrabé & J.Florence, comb. nov. ....	288
53. Psychotria saltiensis (S.Moore) Guillaumin .....	288
54. Psychotria schlechteriana K.Krause .....	288
55. Psychotria schumanniana Schltr. ....	289
56. Psychotria semperflorens (Pancher ex Beauvis.) Guillaumin .....	289
57. Psychotria spachiana (Baill.) Guillaumin ex Barrabé & Mouly, comb. nov. ....	289
58. Psychotria toninensis S.Moore .....	290
59. Psychotria trisulcata (Baill.) Guillaumin .....	290
60. Psychotria vieillardii (Baill.) Guillaumin .....	290
61. Psychotria wagapensis Guillaumin .....	290
Incertae species .....	291
62. Douarrea alba Montrouz .....	291
63. Psychotria artensis (Montrouz.) Guillaumin .....	291
64. Psychotria lasiantha Schltr. & K.Krause .....	291
65. Psychotria leucantha Schltr. & K.Krause .....	291
Nomina nuda vel mss. ....	291

## **Article IV**

En préparation, sera soumis dans Phytotaxa



## **Four new species of *Psychotria* (Rubiaceae) from New Caledonia**

LAURE BARRABÉ

CIRAD, UMR AGAP, F-98800 Nouméa, New Caledonia, France. - IAC,  
BP 18239, Nouméa sud, F-98857 New Caledonia, France.

IRD, UMR AMAP, Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Végétale  
Appliquées, Herbier NOU, BP A5, F-98848 Noumea, New Caledonia.

[laure.barrabe@ird.fr](mailto:laure.barrabe@ird.fr)

## ABSTRACT

Four new species of *Psychotria* s.s. (Rubiaceae) from New Caledonia are described and illustrated. These species belong to four different monophyletic lineages, endemic to the archipelago. *Psychotria ireniae*, *Psychotria jackiae*, *Psychotria nigotei* and *Psychotria veillonii* belong to the 'trisolcata', 'monanthos', 'poissoniana' and 'cardiochlamys' lineages, respectively. Robust morphological characteristics were found to distinguish these four species from the others to which they are related within each lineage. Evaluation of the IUCN status of the species, allowed one species, *P. veillonii*, endemic to the Tiébaghi, to be determined as extinct, as a result of intensive nickel mining activity. Another, *P. nigotei*, is considered to be endangered, as it occurs only in two locations. Finally *P. jackiae* and *P. ireniae* are considered as vulnerable, given their larger distribution areas.

## KEY-WORDS

Endemism, IUCN Red List, new species, New Caledonia, *Psychotria*, Rubiaceae

## RÉSUMÉ

Quatre espèces nouvelles de *Psychotria* s.s. (Rubiaceae) endémiques de Nouvelle-Calédonie sont décrites et illustrées. Ces espèces appartiennent à quatre lignées monophylétiques différentes, endémiques de l'archipel. *Psychotria nigotei*, *Psychotria jackiae*, *Psychotria veillonii* et *Psychotria ireniae* font respectivement partie des lignées 'poissoniana', 'monanthos', 'cardiochlamys' et 'trisolcata'. Des caractères morphologiques robustes permettent de les distinguer des autres espèces des lignées auxquelles elles se rapportent. En outre, l'évaluation des statuts UICN et des menaces potentielles, pesant sur elles, permet de considérer *P. veillonii* (endémique du massif de la Tiébaghi exploité par les activités minières de nickel), comme très certainement éteinte. Une autre est considérée comme en danger critique, *P. nigotei*, puisque présente dans seulement deux localités. Enfin *P. jackiae* et *P. ireniae* sont considérées comme vulnérables, compte tenu de leurs aires de distribution respectives plus vastes.

## MOTS-CLÉS

Endémisme, espèces nouvelles, Liste Rouge UICN, Nouvelle-Calédonie, *Psychotria*, Rubiaceae

## INTRODUCTION

A nomenclatural revision of the New Caledonian species of the genus *Psychotria* L. s.l. (Rubiaceae), has recently been carried out (Barrabé et al. accepted). Sixty-one species with a valid name were recorded. These species are all endemic to the archipelago and are shared between two genera, *Psychotria* s.s. (58 species) and *Margaritopsis* C.Wright in Sauvalle (three species; Barrabé et al. 2012; Barrabé et al. accepted). This systematic work was the preliminary step towards a comprehensive taxonomic revision of the group in the archipelago. It was carried out using specimens from the herbaria of G, K, NOU and P. During the study, 26 undescribed

species were identified, 25 of which are placed in the genus *Psychotria* s.s. and one in *Margaritopsis*. The final species richness of the group is thus estimated to be 85 species (81 of *Psychotria* s.s. and four of *Margaritopsis*). This elevates *Psychotria* s.s. to the rank of the second richest genus of angiosperms in New Caledonia after *Phyllanthus* L. (Morat et al. 2012). Within *Psychotria* s.s., 13 major subclades (i.e. 13 major lineages) were delineated based on a molecular phylogenetic study (Barrabé, unpublished). Each of them possesses at least one new species.

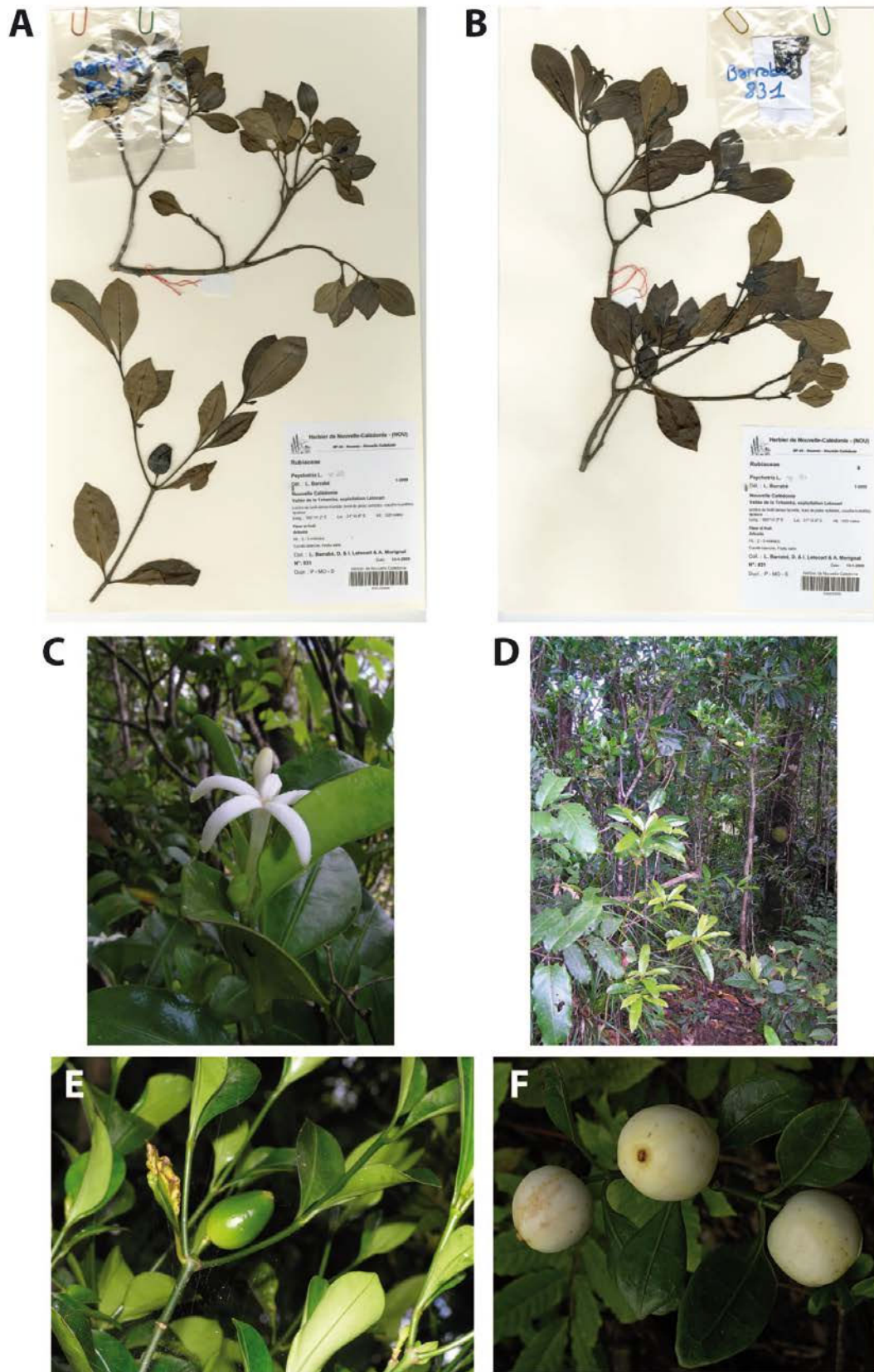
This work aims to start the taxonomic revision of New Caledonian *Psychotria* s.l. with the formal description of four new species that belong to four different major lineages. Their morphological diagnoses are provided, as well as the list of herbarium specimens that were studied. The precise location of populations of each species was used to characterize their natural habitats, as well as putative threats to them. The assessment of their conservation status has been established according to the criteria of IUCN (2001).

## TAXONOMIC TREATMENT

### *Psychotria ireniae* Barrabé, sp. nov. (Figs. 1, 2)

**TYPUS.** - **New Caledonia: Grande Terre.** Vallée de la Tchamba, exploitation Létocart, bord de piste, lisière de forêt dense humide, schistes, couche humifère épaisse, 21°19.8'0" S, 165°14.2' E, 520 m, 13.I.2009, bd.fl.fr., L. Barrabé, D. & I. Létocart & A. Morignat 831 (holo-, P!; iso-, MO!, NOU! x 2 [NOU033929, NOU033930], S!).

**PARATYPES.** - **New Caledonia: Grande Terre.** Aoupinié, 11.VI.2002, fr., V. Dumontet, Y. Blanchard & P. Maikutu 155 (NOU! [NOU032648]). - Aoupinié, forêt humide sur grauwackes, 29.V.1997, fr., M. Litaudon & P. Maituku 280 (NOU! [NOU0032649]). - Haute Tchamba, Exploitation forestière Létocart, forêt humide, 500 m, 26.II.1970, fl.fr., H.S. MacKee (Leg. J. Kusser) 21686 (K!). - Ponérihouen, pente Est du Mont Aoupinié, exploitation forestière Devillers, forêt humide sur grauwackes, 500 m, 26.III.1974, fr., H.S. MacKee 28372 (K!, NOU! [NOU0032650]), P! [P00751986]). - Province Nord, Mont Görö Até, along trail from Alain Oby property, forested slopes, 21°1'48" S, 165°10'14" E, 890 m, 24.IV.2002, bd.y.fr., G. McPherson & P.P. Lowry 18519 (NOU! [NOU0032652]). - Grande Terre, Province Nord, Tchamba, forêt humide, 21°0'9" S, 165°13'36" E, 600-700 m, 14.I.2004, fr., A. Mouly, J. Munzinger, L. Vary, P.P. Lowry, T. Le Borgne & M. Schlessman 327 (BR, K, MO, P! [P00591930]). - Province Nord, Ponérihouen, Tchamba, forêt humide, 500-600 m, 3.VI.2007, fr., A. Mouly, R. Amice, D. & I. Létocart, & Y. Pillon 781 (NOU! [NOU028069], P! [P00592407]). - Province Nord, Ponérihouen, Tchamba, forêt humide, 500-600 m, 3.VI.2007, y.fr., A. Mouly, R. Amice, D. & I. Létocart, & Y. Pillon 788 (NOU! [NOU028074]), P! [P00592407]). - Haute Tchamba, 21°0'56" S,



**Fig. 1.** - *Psychotria ireniae* Barrabé, sp. nov. – A) et B) Isotypes (NOU); C) Flowers ; D) Habit; E) Young fruit; F) Mature fruits. – Photos credits : L. Barrabé (C, D, E) ; D. & I. Létocart (F).

165°15'6" E, 10.XI.2002, y.fr., J. Munzinger, F. Tronchet, D. & I. Létocart, & A. Oddi 1420 (MO, NOU! [NOU002663], PI [P00354567], UPS). - Tchamba, 21°18' S, 165°15' E, 15.VII.2004, st., J. Munzinger 2237 (NOU! [NOU003532]). - Aoupinié, parcelle 13 Goa, 21°9'27" S, 165°20'7" E, 554 m, 28.IX.2010, fr., J. Munzinger, V. Hequet & H. Vandrot 6069 (NOU! [NOU053734]). - Haute Tchamba, 18.VII.1979, fr., T. Sévennet & J. Pusset 1746 (NOU! [NOU0032653]). - Versant Est de l'Aoupinié, formation de crête, 700 m, 27.IX.1972, y.fr., J.-M. Veillon 2744 (NOU! [NOU0032651]).

#### DESCRIPTION

Shrub, to 1-5 m, densely branched. Stem and branches with bark yellow, pale brown to dark brown *in sicco*, glabrous, smooth; young shoots, petioles, terminal vegetative buds and stipules glabrous; stipules interpetiolar, deciduous, triangular, and truncate, entirely sheathing, margins straight slightly undulate, 1-2.5 x 1-3.5 mm; leaves decussate, chartaceous, glabrous on both faces, discolorous, darker on adaxial face, leaves progressively scaled along branches; petiole 0.2-2.5 cm long, 0.5-1 mm thick, basal cross-section semi-circular; blade 2.7-9.6 x 0.9-4.3 cm, elliptic to obovate, apex acuminate with an obtuse end, base acute, slightly decurrent, margins entire and slightly revolute. Venation with midvein channelled on adaxial face and raised on abaxial face; secondary veins impressed on adaxial face and slightly raised on abaxial face; 3-6 secondary pairs, spaced from 5-13 mm, angle with midvein 40-70°; tertiary veins obscure on both faces.

Inflorescences terminal, green, glabrous, erect, cymose, tri-flowered, sessile, flowers congested. Bracts axillary to each flower, green, 1 per flower, 2-3 mm long, lanceolate to linear, acute, margin straight, pilose within adaxial face.

Flowers 5-merous, erect, glabrous, subsessile to sessile, pedicels to 1 mm, buds obovoid, mace-shaped (spathiform), mature buds zygomorphic. Hypanthium 1.5-2 x 1.75 mm, turbinate, smooth, glabrous. Calyx chartaceous, deciduous, green, outside glabrous, inside puberulous; tube to 0.75 mm long, cerocystes lacking; lobes 0.5 x 1 mm, triangular, apex obtuse, erect, margins straight. Corolla actinomorphic, funnelliform, white, spongy, outer and inner glabrous; tube 22-23 mm long, throat narrow, 2.5-3 mm width, base straight, 1.25 mm width; lobes 11-12 x 1.25-2 mm, linear, curved, perpendicular to the tube, apex acute and hooked, adaxial face verrucose, abaxial face smooth. Stamens subincluded, alternipetalous, glabrous; anthers 3.5 x 0.4 mm, pale yellow, dorsi-apifixed; filaments 3 x 0.25 mm, linear, cross-section circular, fused to corolla 4 mm from the throat. Style 16 x 0.25 mm, filiform. Stigma unknown. Ovary bilocular, 1 ovule per locule; nectary disk entire, to 0.6 mm in diam., circular, glabrous.

Fruits drupaceous, 14-25 x 10-21 mm, ovoid, exocarp white creamy, glabrous, smooth, mesocarp white, spongy. Pyrenes 15-19 x 10-12 x 5-6 mm, ovoid, apex acute and bifid, base rounded and emarginate, planoconvex; dorsal face convex, smooth, 5 to 7 crests; ventral face flat, smooth and lumpy; two short, marginal pregermination slits; exotesta brown

reddish. Endosperm grey, entire, not ruminant, ethanol-soluble seed coat pigment lacking.

#### DISTRIBUTION, ECOLOGY AND CONSERVATION STATUS

*Psychotria ireniae* is present in rainforest or in its margins on volcano-sedimentary rocks. All the herbarium specimens were collected in several locations within two areas, Aoupinié and Tchamba, at middle elevations between 500 and 900 m (Fig. 2).

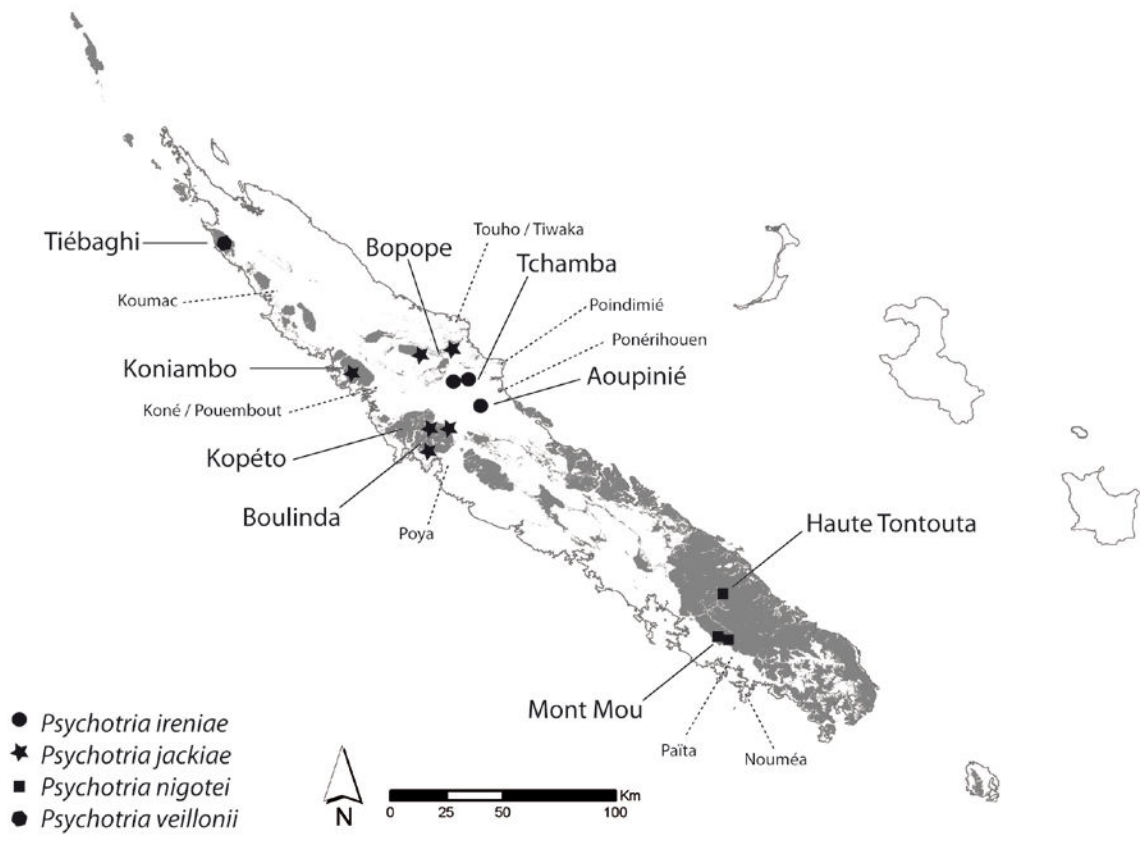
Specimens with buds and flowers were collected in January. Specimens in fruits were sampled all months of the year.

**Category of IUCN Red List:** Vulnerable (VU; B1a, b; B2a, b). B1: Extent of occurrence estimated to be less than 20,000 km<sup>2</sup>; a, Severely fragmented and known to exist at only two locations; b(iii), the quality of habitat is continuing decline. B2: Area of occupancy estimated to be less than 2000 km<sup>2</sup>; a, b(iii). The Mount Aoupinié and the Tchamba valley are two of the largest forests on the New Caledonian mainland. They do not occur on ultramafic soils and are not subjected to threats by nickel mining activities, which are among the most important economic activities of the territory (Jaffré et al. 1998a; L'Huillier et al. 2010). However they are located near human villages where fires are widely used to prepare fields and to clear before hunting (Jaffré et al. 1998b). The edges of these forests are year by year degraded by these human activities, and their area progressively reduced (Jaffré et al. 1998a). Otherwise large populations of invasive deer and pigs occupy the understory of these forests. Their impact is considerable due to the destruction of young individuals, which prevents the recruitment of new plants into the populations (Beauvais et al. 2006). Even if *Psychotria ireniae* occurs in forest moderately affected, it is not immune to the threats mentioned above, and could be considered as a Vulnerable species.

#### ETYMOLOGY

This species is named for Irène Létocart, botanist, always passionate by the New Caledonian flora and who provided help to search plants during fieldworks.

*Psychotria ireniae* belongs to the basal lineage '*trisulcata*' (Barrabé, unpublished), which includes *P. trisulcata* (Baill.) Guillaumin, and comprises only these two species. These two species are morphologically close. However *P. ireniae* differs from *P. trisulcata* by the color (only spring green) and the texture (smooth) of its leaves *in vivo* (vs. olive green, whitish variegated and papillose), midrib with the same color as the blade *in sicco* (vs. black). Its leaves and fruits are larger, 2.7-9.6 x 0.9-4.3 cm and 14-25 x 10-21 mm, respectively (vs. 1-6.5 x 0.5-1.9 cm and 13-18 x 8-12 mm). The pyrenes of *P. ireniae* are pyriform and larger, 15-19 x 10-12 x 5-6 mm (vs. obovoid and smaller, 12.5-14 x 5-6 x 3.5-4 mm). The ornamentation of these pyrenes is quite also different in that the dorsal face of those of *P. ireniae* has prominent crests (i.e. wings) and that of *P. trisulcata* has smaller crests. These two species are found on volcano-sedimentary substrates of the North-Eastern coast of New Caledonia, and are subjected to high



**Fig. 2.** - Geographical distribution of the four new species of *Psychotria* in New Caledonia. Ultramafic substrates are shaded in grey.

rainfalls. However, their geographical distributions are distinct as *P. ireniae* is recorded between Touho and Ponérihouen, and *P. trisulcata* beyond and at the north of Touho (Fig. 2).

***Psychotria jackiae* Barrabé, sp. nov.**  
(Fig. 2, 3)

**TYPUS.** - **New Caledonia: Grande Terre.** Poya, Nétéa, Porin Néa, vallée du creek Pwe Païta qui remonte jusqu'à l'ancienne mine, forêt de plaine, bord de creek, zone de transition entre serpentines et roches volcano-sédimentaires, 21°15'16" S, 165°11'13" E, 80-100 m, 24.I.2008, bd.fl.fr., *L. Barrabé, F. Rigault & J. Munzinger 642* (holo-, P!; iso-, K!, NOU! [NOU030922, NOU030923], S!).

**PARATYPES.** - **New Caledonia: Grande Terre.** Poya, Nétéa, Porin Néa, vallée du creek qui remonte jusqu'à l'ancienne mine, forêt dense humide, à proximité d'un creek, 21°15'3" S, 165°11'56" E, 24.IX.2007, old fl.fr., *L. Barrabé, F. Rigault & R. Pourdeu 578* (NOU! [NOU029222]). - Poya, Nétéa, Porin Néa, vallée du creek qui remonte jusqu'à l'ancienne mine, forêt dense humide, à proximité d'un creek, sol mixte: ultramafique et volcano-sédimentaire, 21°15'6" S, 165°11'21.4" E, 130 m, 1.VIII.2009, old fl.y.fr., *L. Barrabé, R. Clark, O. Weber, N. Sleddon & R. Pourdeu 921* (K!, NOU! [NOU034024], P!). - Koné, Koniambo, en contre-bas ouest d'une carrière, affluent nord de la rivière Pandanus, forêt galerie, colluvionnement latéritique sur substrat serpentineux, 21°1'10" S, 164°46'37" E, 100 m, 17.II.2007, bd.fl., *R. Barrière (leg. M. Ducouso) 81* (NOU! [NOU016600]). - Poya, Massif du Boulinda, secteur mine St. Louis, galerie forestière, 10.VI.1973, old fl., *T. Jaffré 1175* (NOU! x 2 [NOU032721, NOU032726]). - Poya, Boulinda, route de la mine de St. Louis, forêt sèche, 150-200 m, 16.I.1974, bd.fl., *T. Jaffré 1231* (NOU! [NOU032725]). - Vallée de la Tiwaka, bordure d'une ravine à sec, 220 m, 30.I.1987, bd.fl., *J. Jérémie & C. Tirel 1788* (P! P! [P00752087]). - Pouembout, Haute Pouembout, Forêt Plate, forêt humide, 500 m, 15.II.1968, old fl.y.fr., *H.S. MacKee 18433* (P! [P00752085]). - Poya, Avangui, ravin boisé encaissé sur terrain rocheux serpentineux, 100 m, 12.II.1973, bd.fl., *H.S. MacKee 26230* (P! [P00752088]). - Poindimié, Tiwaka, entre Pombéi et Bopope, forêt humide sur schistes, 250 m, 30.X.1973, bd.fl., *H.S. MacKee 27673* (P! [P00752089]). - Poindimié, Tiwaka, entre Pombéi et Bopope, forêt, 250 m, 1.I.1979, bd.fl., *H.S. MacKee 36334* (NOU! [NOU032724], P! [P00752090]). - Pouembout, creek Hervouet, propriété Johnston, forêt sclérophylle, calcaires, 10.I.2004, fl., *A. Mouly, J. Munzinger, L. Vary, P.P. II Lowry, T. Leborgne & M. Schlessman 294* (NOU! [NOU032720], P! [P00591897]). - Poya, Nétéa, 3.III.2007, bd.fl.y.fr., *J. Munzinger, G. McPherson, M. Tuiwawa, G. Gateblé, D. & I. Létocart, & R. Amice 4185* (NOU! [NOU017201]). - Poya, Massif du Boulinda, base du Grand Boulinda, en forêt dense et humide, 450 m, 26.VIII.1967, old fl., *J.-M. Veillon 1271* (NOU! [NOU032722], P! [P00752092]). - Transversale

Tiwaka-Bopope, 300 m, 30.I.1987, bd.fl., *J.-M. Veillon 6306* (NOU! [NOU032723], P! [P00752091]).

**DESCRIPTION**

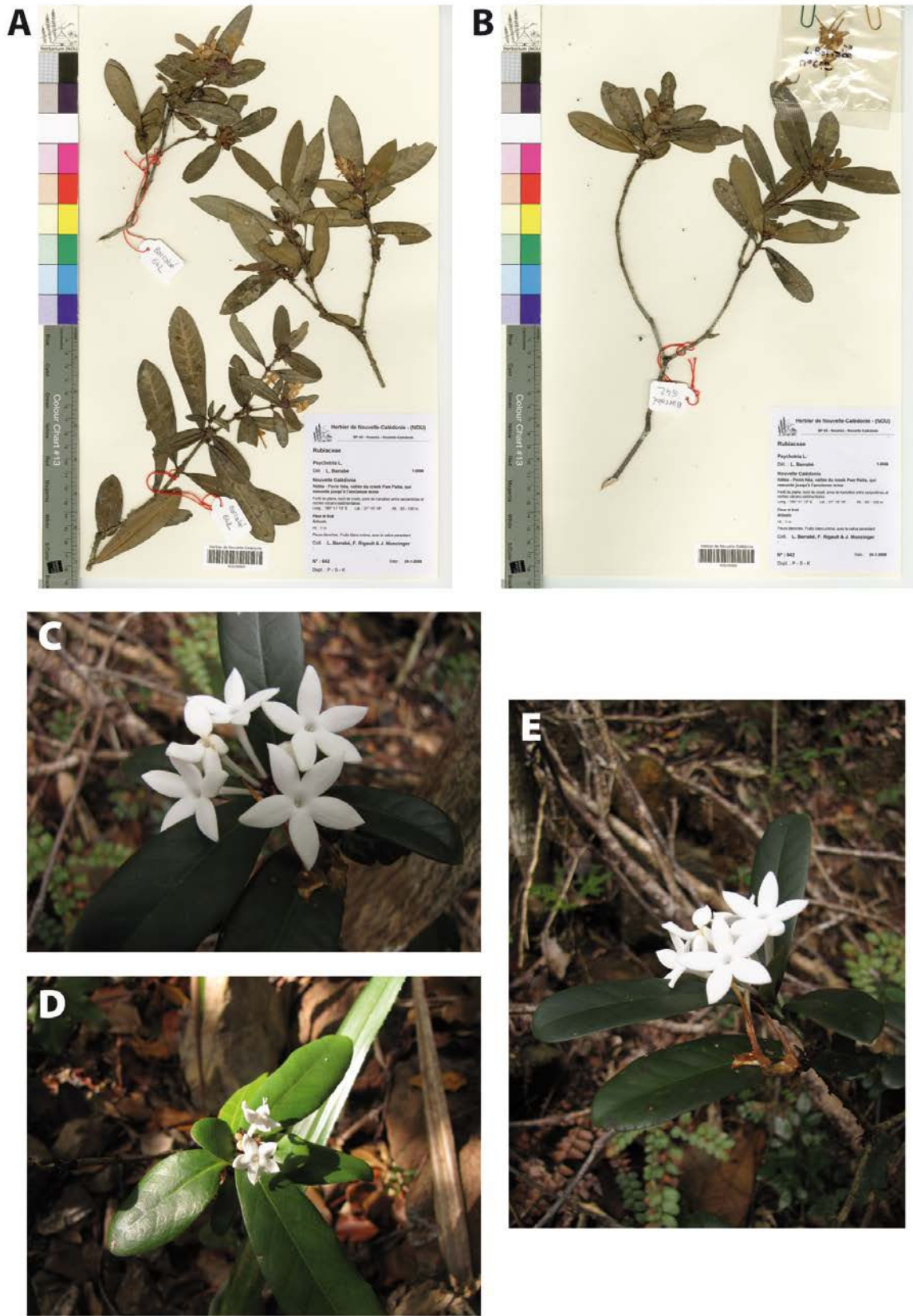
Shrub, to 0.3-1 m, few-branched. Stem and branches with bark grey to brown *in sicco*, glabrous, smooth to slightly wrinkled; young shoots, petioles, terminal vegetative buds slightly and sparsely hirsute; stipules interpetiolar, persistent, sparsely to densely hirsute, triangular, free, margins strongly lacinate in 5 to 8 lobes, 4.5-9 x 2-2.5 mm; leaves decussate, discolorous *in sicco* and darker on adaxial face, the adaxial face sometimes variegated with white, leaves clustered at ends of branches, chartaceous, adaxial face coriaceous and glabrous, abaxial face sparsely hirsute and primarily on midvein and secondary veins; petiole short to subsessile, long to 0.2-0.7 cm, thick to 0.5-1.25 mm, basal cross-section semi-circular; blade 2-9.5 x 0.7-3.5 cm, obovate to oblong, apex acute to obtuse, base acute to rounded never decurrent, margins entire and slightly revolute. Venation with midvein channelled and sometimes whitish on adaxial face, raised on abaxial face; secondary veins impressed and sometimes whitish on adaxial face, raised on abaxial face; 8-14 secondary pairs of veins, spaced from 3-11 mm, angle with midvein 50-75°; tertiary veins obscure on adaxial face, impressed on abaxial face.

Inflorescences terminal, erect, cymose, 5-6-flowered, sessile, flowers congested and clustered at the top of stems. Bracts pink to red, slightly hirsute, triangular, lacinate with lobes long to 5-8 mm, broad to 0.5-0.75 mm, linear, acute.

Flowers 4-5-merous, heterostylous, erect, hairy, sessile, buds obovoid. Hypanthium 1-1.5 x 1-1.5 mm, turbinate, smooth, sparsely hirsute and densely tomentose at the base. Calyx conspicuous, chartaceous, persistent, pink to red, outer sparsely hirsute, inner glabrous, cerocystes lacking; tube long to 3 mm, cerocystes lacking; lobes 2-4.5 x 1-2 mm, ovate, lobed, apex obtuse, erect sometimes rotate, margins straight. Corolla actinomorphic, hypocrateriform, white, papyraceous, outer sparsely to densely hirsute, inner entirely glabrous; tube long to 12-27 mm, hirsute, sometimes arcuate, throat flared, 2-3 mm width, base straight and glabrous, 0.75-1 mm width; lobes 8-12.5 x 3.5-5 mm, ovate, rotate, apex acute. Stamens inserted to semi-inserted, alternipetalous, glabrous; anthers 2 x 0.5 mm, ovoid, white, dorsifixed near the base; filaments 1 x 0.2 mm, linear, cross-section circular, white, fused to the top of corolla tube, inserted to 3 mm from the throat. Style 8-15 x 0.25 mm, filiform, cross-section circular, flat *in sicco*, white, glabrous. Stigma bifurcate, white, papillate, each lobe ovoid, long to 2 mm. Ovary bilocular, 1 ovule per locule; nectary disk entire, diameter to 0.5-0.75 mm, circular, glabrous, papillose.

Fruits drupaceous, 5.5-12.5 x 3.5-9.5 mm, ellipsoid, exocarp white, densely hirsute when young to sparsely when ripe, smooth. Calyx persistent. Pyrenes 4 x 3 x 1.5-2 mm, hemispherical, ovate, apex obtuse, base rounded, planoconvex; dorsal face convex, 5-channelled; ventral face flat, smooth but slightly lumpy, with a thin raised median crest; pregermination slits lacking, presence of a basal hole. Endosperm unknown.





**Fig. 3.** - *Psychotria jackiae* Barrabé, sp. nov. – A) et B) Isotypes (NOU); C) Flowers longi-stylous; D) Flowers short-stylous; E) Habit. – Photos credits : H. Vandrot (C, D, E).

#### DISTRIBUTION, ECOLOGY AND CONSERVATION STATUS

*Psychotria jackiae* is present in wet forest and intermediate vegetation between wet forest and maquis minier. It occurs on soils that are derived from a mix of serpentines and schistes. Herbarium specimens were collected at the base of three isolated ultramafic massifs of the North-Western coast, Boulinda, Kopéto and Koniambo, and on the Koné-Tiwaka area near Bopope, at elevations between 100 and 450 m, within the district of Koné, Poya and Poindimié (Fig. 2).

This species seems to flower all year round as specimens with flowers were collected in January, February, March, June, August, September and October. Two fruiting periods are recorded, between January and February, and between August and September.

**Category of IUCN Red List:** Vulnerable (VU; B1a, b; B2a, b). B1: Extent of occurrence estimated to be less than 20,000 km<sup>2</sup>; a, Severely fragmented and known to exist at only six locations; b(iii), the quality of habitat is continuing decline. B2: Area of occupancy estimated to be less than 2000 km<sup>2</sup>; a, b(iii). The massifs of Boulinda, Kopéto and Koniambo occur on ultramafic soils. The two latter are currently exploited by nickel mining activities. The populations of *Psychotria jackiae* are thus expected to be impacted by effects of the mining (dumps and mining wastes, opening of roads, fires; Jaffré et al. 1998a). Otherwise the three other locations on the Koné-Tiwaka road are near human villages. For the same reasons as *P. ireniae*, the area of populations of *P. jackiae* may be also reduced by fires and clearing, and this species could be considered as Vulnerable.

#### ETYMOLOGY

This species is named for Jacqueline Fambart-Tinel, botanist of the laboratory of Botany of IRD Nouméa for 12 years.

*Psychotria jackiae* belongs to the lineage 'monanthos' (Barrabé, unpublished), which is one of the richest lineages in New Caledonia with 17 species: *P. bourailensis* Guillaumin, *P. calliantha* (Baill.) Guillaumin, *P. coptosperma* (Baill.) Guillaumin, *P. deverdiana* Guillaumin, *P. lycioides* (Baill.) Guillaumin, *P. micromyrtus* (Baill.) Schltr., *P. monanthos* (Baill.) Schltr., *P. montrouzieri* Barrabé & J.Florence, *P. nekouana* (Baill.) Guillaumin, *P. nummularioides* Baill. ex Guillaumin, *P. rosmarinifolia* (Baill.) Schltr., *P. spachiana* (Baill.) Guillaumin ex Barrabé & Mouly, and four other new species. These species are morphologically similar. However *P. jackiae* is closer to *P. montrouzieri* than to the other species, differing by several features. Its shoots and stem are slightly hirsute (vs. tomentose). Its stipules are deeply lacinate (vs. only bifide). The inflorescences and flowers of *P. jackiae* are sessile and congested (vs. pedunculate and with flowers, never congested, nor sessile). Its bracts and calices are deep red to pink (vs. mainly green). *P. montrouzieri* is found on ultramafic substrates of the archipelago of Belep and from a single location of the North-Western coast of the mainland, between the massif of Tiébaghi and Koumac. *P. jackiae* is an

ubiquitous species that occurs both on ultramafic and volcano-sedimentary rocks in the area of Poya, Koné and Touho (Fig. 2). The other species of the lineage occur everywhere on the mainland of New Caledonia and even on Loyalty islands.

### *Psychotria nigotei* Barrabé, sp. nov. (Figs. 2, 4)

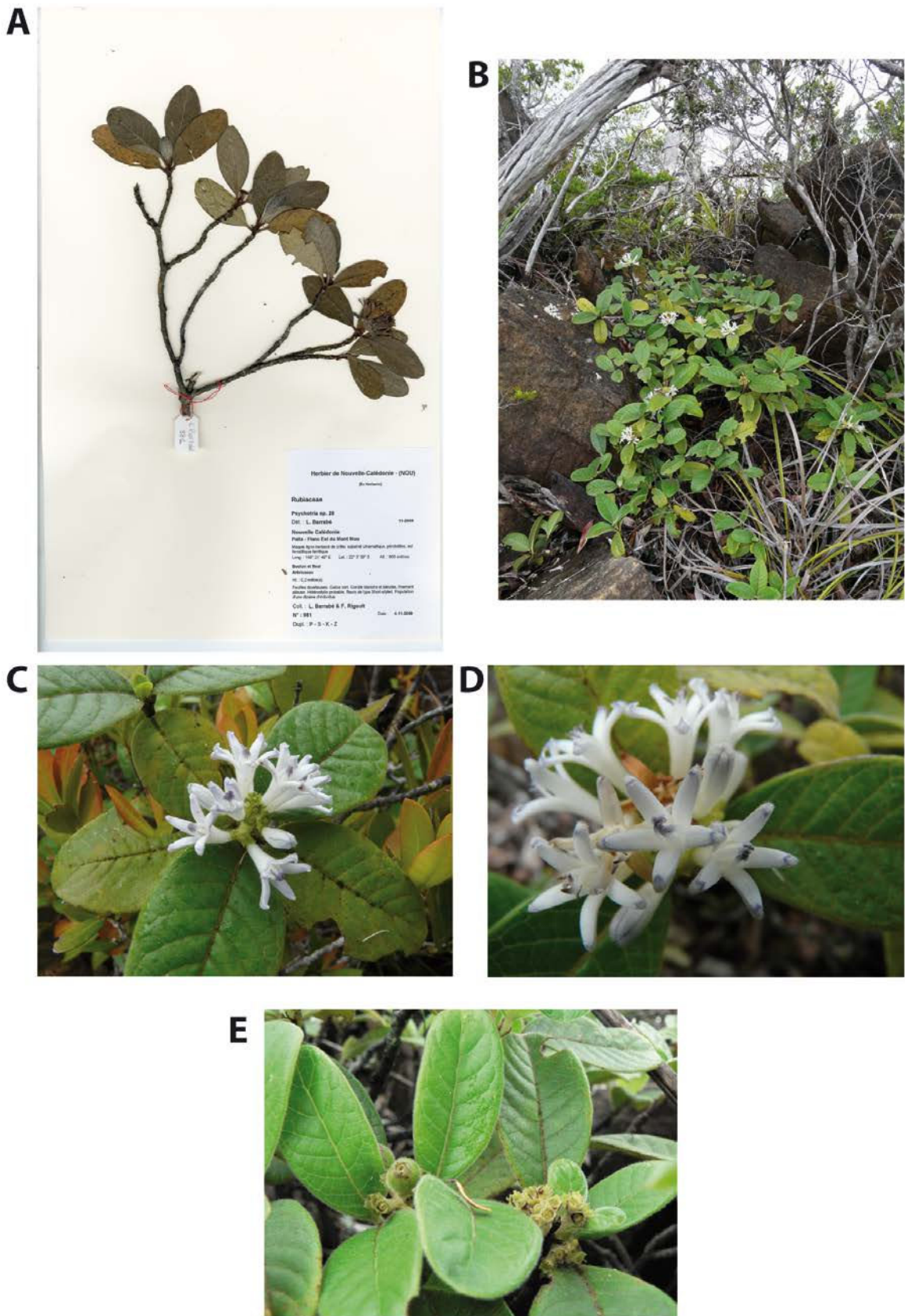
**TYPUS.** - **New Caledonia: Grande Terre.** Païta, Flanc Est du Mont Mou, maquis ligno-herbacé de crête, substrat ultramafique, péridotites, sol ferrallitique ferritique, 22°3'39" S, 166°21'49" E, 800 m, 4.XI.2009, bd.fl., L. Barrabé & F. Rigault 981 (holo-, P!; iso-, K!, NOU! [NOU034119], S!, Z!).

**PARATYPES.** - **New Caledonia: Grande Terre.** Païta, Flanc Est du Mont Mou, maquis ligno-herbacé de crête, substrat ultramafique, péridotites, sol ferrallitique ferritique, 22°3'39" S, 166°21'49" E, 800 m, 4.XI.2009, bd.fl., L. Barrabé & F. Rigault 982 (NOU! [NOU034120], P!). - Haute Tontouta, macchie, 900 m, 11.XI.1950, st., M.G. Baumann-Bodenheim 8082 (P! [P00752137, second label '8083']). - Mont Mou, maquis ligno-herbacé sur crête, ultramafique, 22°3'39" S, 166°21'49" E, 880 m, 10.II.2009, fr., C. Grignon, F. Rigault & V. Apiazari 168 (NOU! [NOU049815], P!, S!). - Mont Mou, paraforestier à *Gymnostoma*, substrat ultramafique, blocs de péridotites, 22°33'7" S, 166°20'2" E, 2.IV.2009, fr., C. Grignon & J. Munzinger 255 (NOU! x 2 [NOU050287, NOU050305]).

#### DESCRIPTION

Shrub, saxicolous and creeping, to 20-40 cm, few-branched. Stem and branches with bark grey and dark brown *in sicco*, glabrous, wrinkled; young shoots, petioles, terminal vegetative buds and stipules hirsutulous to tomentose with red-brown trichomes *in sicco*; stipules interpetiolar, semi-deciduous, triangular to ovate, sheathing at the base, margins fimbriate to lacinate, 6-7.5 x 3-5 mm; leaves opposite decussate, discolorous *in sicco* and darker on adaxial face, leaves clustered at branches extremities, chartaceous, hirsutulous on both faces with white trichomes *in sicco*, young leaves tomentose, midvein and secondary veins more tomentose; petiole 0.6-1.2 cm long, 1.5-2 mm thick, basal cross-section semi-circular; blade 3-10.1 x 2-4.4 cm, bullate, elliptic to ovate, sometimes slightly obovate, apex rounded to obtuse, sometimes slightly acute, base acute, margins entire and slightly revolute. Venation with midvein and secondary veins raised on adaxial face, flat on abaxial face; 7-10 secondary veins pairs, spaced from 3-11 mm, angle with midvein 40-70°; tertiary veins, obscure on adaxial face, reticulate on abaxial face. Inflorescences terminal, erect, cymose, 9-21-flowered, flowers congested and clustered at the top of secondary peduncles. Inflorescences axes and bracts pale green, hirsutulous to tomentose with white trichomes *in sicco*; primary peduncle 5.5-14 mm long, 1-2 mm thick; secondary peduncles 4-10 mm long, 1-1.5 mm thick; bracts axillary, 2 per secondary peduncles, 2 per





**Fig. 4.** - *Psychotria nigotei* Barrabé, sp. nov. – A) Isotype (NOU); B) Habit; C) Inflorescences; D) Flowers; E) Young fruits. – Photos credits : C. Grignon (E); F. Rigault (B, C, D).

flower, 2.5-5 mm long, linear, acute, margins slightly fimbriate.

Flowers 5-merous, heterostylous, erect, hairy with white trichomes *in sicco*, sessile, buds obovoid. Hypanthium 1.5 x 1.75-2 mm, turbinate, smooth, densely tomentose. Calyx chartaceous, persistent, pale green, outer hirsute, inner glabrous; tube to 1 mm long, cerocystes lacking; lobes 0.25 x 1.5 mm, triangular, apex obtuse with an apiculus, erect, margins straight. Corolla actinomorphic, funnelform, white with blue greyish on apex and inner margins of lobes, spongy, outer hirsutulous, inner glabrous except a hairy ring of 2 mm inside the throat; tube long to 7-9.5 mm, throat flared, 3-5.5 mm width, base straight, 1.5-2.5 mm width; lobes 4-6.5 x 1.5-2.5 mm, slightly lanceolate, straight, erect to perpendicular to the tube, apex acute and hooked. Stamens exerted, alternipetalous, glabrous; anthers 1.75 x 0.5 mm, ovoid, blue greyish, dorsi-apicifixed; filaments 5 x 0.5 mm, linear, cross-section circular, white, fused to the top of corolla tube. Style 11 x 0.5 mm, filiform, cross-section circular, flat in *sicco*, white, glabrous. Stigma bifurcate, white, papillate, each lobe ovoid, 1-2 mm long. Ovary bilocular, 1 ovule per locule; nectary disk entire, to 1.5 mm in diameter, circular, pale green, glabrous, papillose.

Fruits drupaceous, 4-6.5 x 4-4.5 mm, ellipsoid, exocarp blue blackish, hirsute, smooth, ribbed *in sicco*. Pyrenes 5 x 1.5 x 3 mm, ellipsoid, apex obtuse, base rounded, planoconvex; dorsal face convex, strongly wrinkled, 5-ribbed; ventral face flat, slightly wrinkled, with a thin raised median crest; pregermination slits lacking, presence of a basal hole; exotesta brown reddish. Endosperm creamy white, 5-ribbed, not ruminant, ethanol-soluble seed coat pigment lacking.

#### DISTRIBUTION, ECOLOGY AND CONSERVATION STATUS

*Psychotria nigotei* occurs in shrubby vegetation, called maquis minier, on rocky ultramafic crests, on peridotites. The five known herbarium specimens were collected from only two areas, Haute Tontouta and Mont Mou, at high elevations between 800 and 900 m, in the district of Païta (Fig. 2). This species could be considered as microendemic with two localities, considering the small number of populations.

This species is currently poorly known and no conclusion could be made regarding its flowering and fruiting periods. However, specimens with buds and flowers were collected in November, and specimens in fruit in February and April.

**Category of IUCN Red List:** Critically endangered (CR; B1a, b ; B2a, b). B1: Extent of occurrence estimated to be less than 5000 km<sup>2</sup>; a, Severely fragmented and known to exist at only two locations; b(iii), the quality of habitat is continuing decline. B2: Area of occupancy estimated to be less than 500 km<sup>2</sup>; a, b(iii). *Psychotria nigotei* occurs on ultramafic crests of Mount Mou and the district of Haute Tontouta. The former location was impacted by past nickel mining activities. The latter is located in the area of the Tontouta valley where intensive mining currently happens. The species is also threatened by the impacts of mining (dumps and mining wastes, opening

of roads, fires; Jaffré et al. 1998a) and by significant fires that degrade each year large parts of the South-Eastern part of the New Caledonian mainland (Jaffré et al. 1998b). This species could be considered as Critically endangered because of its small area of occupancy and its fragmented distribution on the island.

#### ETYMOLOGY

This species is named for Williams Nigote, botanist of the laboratory of Botany of IRD Nouméa for 10 years.

*Psychotria nigotei* belongs to the basal lineage '*poissoniana*' (Barrabé, unpublished), which includes a total of five species whose *P. leratii* Guillaumin, *P. poissoniana* (Baill.) Guillaumin ex S.Moore, *P. pubituba* S.Moore, and another new species. These five species are morphologically close. However, *Psychotria nigotei* differs from the other by several features. It is a creeping shrub, vs. elongated shrubs. Its leaves are smaller (3-10.1 x 2-4.4 cm) than the other species of the lineage (generally between 10-25 x 3-10 cm). Its blade is bullate (vs. smooth) and its indumentum densely hirsutulous to tomentose (vs. glabrous, sparsely hirsute to hispid). The inflorescences of *P. nigotei* are congested with sessile and densely clustered flowers (vs. elongated with flowers, never congested, nor sessile). Its corolla is mostly white, vs. greyish blue. The dorsal face of its pyrenes is not modified, vs. with one to two deep grooves, that shaped cavities due to recurved margins. The four other species of the lineage occur everywhere on the mainland of New Caledonia, but rarely in maquis minier. They are generally recorded from wet forests or from their edges. *P. nigotei* is then the single species of the group that is found strictly on ultramafic maquis minier, and occurs only on two locations of the South-East part of the island (Fig. 2).

### *Psychotria veillonii* Barrabé, sp. nov. (Figs. 2, 5)

**TYPUS.** - **New Caledonia: Grande Terre.** Massif de la Tiébaghi, Sud-Est du Dôme, petit thalweg, relevé Tieb 18, maquis arbustif dominé par *Araucaria rulei*, sol ferrallitique gravillonnaire de colluvions, 450 m, 22.VII.1996, bd.old fl.fr., G. Dagostini & J.-M. Veillon 71 (holo-, P! [P00752149]; iso-, NOU! [NOU032742]).

#### DESCRIPTION

Shrub. Stem and branches with bark brown *in sicco*, glabrous, smooth, vertically rugulose, horizontally with striations especially on young parts; petioles, terminal vegetative buds and stipules glabrous; internodes articulate; stipules interpetiolar, deciduous, orbicular to fan-like, apex rounded, entirely sheathing, enclosing vegetative and floral buds, margins straight slightly undulate, 5.5-6 x 6-7 mm, presence of cerocystes; leaves chartaceous, glabrous on both faces, green greyish on both faces *in sicco*



Fig. 5. - *Psychotria veillonii* Barrabé, sp. nov. – Holotype (P).

sometimes reddish, leaves clustered at extremities of branches; petiole 0.6-1.3 cm long, 1-1.5 mm thick, with an articulate base, sometimes with horizontal striate striations, basal cross-section semi-circular; blade 4.6-9 x 0.7-2.2 cm, spatulate to oblanceolate, apex acute with an obtuse end to rounded, base acute, margins entire and revolute. Venation with midvein raised on both faces, black or dark on abaxial face; secondary veins depressed on adaxial face and slightly raised on abaxial face; 8-13 secondary veins pairs, spaced from 3-9 mm, angle with midvein 50°; tertiary veins obscure on both faces.

Inflorescences terminal, glabrous, erect, cymose, tri-flowered, sessile, flowers congested. Bracts inconspicuous, hidden by enclosing stipules, not known.

Flowers partially known, 4-merous, erect, glabrous, sessile, buds obovoid to mace-shaped (spathiform), buds actinomorphic. Hypanthium 1 x 2.5 mm, turbinate, smooth, glabrous. Calyx chartaceous, persistent, outer and inner glabrous; tube to 0.5 mm long, cerocystes lacking; lobes 0.75 x 1.25 mm, triangular, apex acute, erect, margins straight. Corolla actinomorphic, funnelform, outer glabrous, partially known. Style 8.5 x 0.1 mm, filiform. Stigma bifurcate. Ovary bilocular, 1 ovule per locule; nectary disk entire, diameter to 1.5 mm, circular, glabrous.

Fruits drupaceous, 10 x 8 mm, ovoid, colour and texture unknown, glabrous, smooth. Pyrenes 9.5 x 6.5 x 2.5-3.5 mm, ovoid, apex acute and bifid, base rounded and emarginate, planoconvex; dorsal face convex, 5 crests each laterally wrinkled; ventral face flat, wrinkled, excavated with a thin raised crest, margins grooved; pregermination slits lacking, presence of a basal hole. Endosperm not mature.

#### DISTRIBUTION, ECOLOGY AND CONSERVATION STATUS

*Psychotria veillonii* occurs on shrubby maquis minier on ultramafic rocks. The single herbarium specimen was collected on the massif of Tiébaghi, at 450 m (Fig. 2), in July in buds, old flowers and fruits.

**Category of IUCN Red List:** Extinct (EX). *Psychotria veillonii* was only collected in 1996. It was never found again. At this time, the ultramafic massif of Tiébaghi did not experience mining activities. The collection was made to evaluate future impacts of the opening of a mining site on the massif (Dagostini et al. 1997 ; Jaffré et al. 1998a). Since 26 years, the site has been exploited. The population of the single collection (*Dagostini & Veillon 71*) was located in the centre of the mining site, where currently all the vegetation is destroyed. *Psychotria veillonii* can be considered as extinct since recent botanical prospecting on the massif failed to find it again (obs. pers.).

#### ETYMOLOGY

This species is named for Jean-Marie Veillon, botanist of the laboratory of Botany of IRD Nouméa between 1964 and 1999.

*Psychotria veillonii* belongs to the lineage 'cardiochlamys' (Barrabé, unpublished), which includes a total of only two unique species whose *P. cardiochlamys* (Baill.) Schltr. These two species are then morphologically close. However, *P. veillonii* is partially known because it has been collected only once. It is therefore difficult to provide several features that differ from *P. cardiochlamys*. However three major differences are recorded. The pyrenes of *P. veillonii* are larger: 9.5 x 6.5 x 2.5-3.5 mm (vs. 6-7 x 2-2.5 x 1.5-2 mm). Their ornamentation is also different because the dorsal face of *P. veillonii* has large ribs, and that of *P. cardiochlamys* is entirely smooth. These two species are found on ultramafic substrates of New Caledonia, and subjected to the constraining properties of these types of rock. *P. veillonii* is only recorded from the massif of Tiébaghi beyond Koumac. However the distribution of *P. cardiochlamys* is larger. It occurs widely in the large ultramafic unit of the South-East and on all isolated massifs of the North-Western coast (Fig. 2).

#### ACKNOWLEDGEMENTS

I thank the Direction de l'Environnement of the Province Sud and the Direction du Développement Économique et de l'Environnement of the Province Nord in New Caledonia for permission to conduct field work and collect specimens. I am grateful to Frédéric Rigault, Yohan Pillon, Gilles Dagostini, Williams Nigote, Tanguy Jaffré, Jacqueline Fambart-Tinel, David Kurpisz, Hervé Vandrot, Philippe Birnbaum, Jérôme Munzinger, Céline Chambrey, Vanessa Hequet and Céline Grignon for their assistance in the laboratory and in the field. Thanks to Daniel & Irène Létocart for their unconditional assistance in the field. I am also grateful to the staffs of the herbaria of Muséum national d'Histoire naturelle of Paris, especially Jean-Noël Labat (†), as of Geneva (Nicolas Fumeaux), Kew (Aaron P. Davis, Nina M. Davies and Sally E. Dawson) for help to access herbarium collections. Finally I thank Ruth P. Clark (K) and Jacques Florence (IRD) for their corrections and useful comments on this manuscript.

#### LITERATURE CITED

- BARRABÉ L., MOULY A. & FLORENCE J. accepted. - Psychotriaceae (Rubiaceae) neocaledonicarum specierum nomenclator. *Adansonia*.
- BARRABÉ L., BUERKI S., MOULY A., DAVIS A.P., MUNZINGER J. & MAGGIA L. 2012. - Delimitation of the genus *Margaritopsis* (Rubiaceae) in the Asian, Australasian and Pacific region, based on molecular phylogenetic inference and morphology. *Taxon* 61(6): 1251-1268.
- BEAUVAIS M.-L., COLÉNO A. & JOURDAN H. 2006. - *Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien*. Expertise collégiale, Nouméa, 579 p.
- DAGOSTINI G., VEILLON J.-M. & JAFFRÉ T. 1997. - Inventaire et caractérisation de la flore et des

- groupements végétaux du massif de la Tiébaghi.  
convention ORSTOM / SLN, Nouméa.
- JAFFRÉ T., BOUCHET P. & VEILLON J.-M. 1998a. -  
Threatened plants of New Caledonia : is the  
system of protected areas adequate ?  
*Biodiversity and Conservation* 7: 109-135.
- JAFFRÉ T., RIGAULT F. & DAGOSTINI G. 1998b. - Impact  
des feux de brousse sur les maquis ligno-  
herbacés des roches ultramafiques de Nouvelle-  
Calédonie. *Adansonia, ser. 3* 20(1): 173-189.
- L'HUILLIER L., JAFFRÉ T. & WULFF A. 2010. - *Mines et  
environnement en Nouvelle-Calédonie: les  
milieux sur substrats ultramafiques et leur  
restauration*, Institut Agronomique néo-  
Calédonien, Païta 412 p.
- MORAT P., JAFFRÉ T., TRONCHET F., MUNZINGER J.,  
PILLON Y., VEILLON J.-M. & CHALOPIN M.  
2012. - Le référentiel taxonomique Florical et  
les caractéristiques de la flore vasculaire  
indigène de la Nouvelle-Calédonie. *Adansonia*  
34(2): 179-221.
- UICN. 2001. - Catégories et critères de l'UICN pour la  
Liste Rouge - version 3.1, Gland & Cambridge.

## **Article V**

En préparation, sera soumis dans *Molecular Phylogenetics and  
Evolution*



**The assemblage of *Psychotria* (Rubiaceae) lineages reveals different evolutionary histories and the largest plant diversification of New Caledonia**

**Laure Barrabé<sup>a,b,\*</sup>, Laurent Maggia<sup>a,b</sup>, Yohan Pillon<sup>c</sup>, Frédéric Rigault<sup>d</sup>, Arnaud Mouly<sup>f</sup>, Aaron P. Davis<sup>e</sup>, Sven Buerki<sup>g,\*</sup>**

<sup>a</sup> CIRAD, UMR AGAP, 98800 Nouméa, New Caledonia, France.

<sup>b</sup> IAC, BP 18239, 98857 Nouméa sud, New Caledonia, France.

<sup>c</sup> Department of Biology, University of Hawai'i at Hilo, 200 West Kawili Street, Hilo, HI, 96720, U.S.A.

<sup>d</sup> IRD, Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie, UMR CNRS 7263 / IRD 237, 98848 Noumea, New Caledonia, France.

<sup>e</sup> Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey TW9 3AB, U.K.

<sup>f</sup> Université de Franche-Comté, UMR CNRS 6249 Chrono-Environnement, 16 route de Gray, 25030 Besançon cedex, France.

<sup>g</sup> Jodrell Laboratory, Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, U.K.

\* Corresponding author.

E-mail address: [laure.barrabe@ird.fr](mailto:laure.barrabe@ird.fr), [s.buerki@kew.org](mailto:s.buerki@kew.org)

## Abstract

New Caledonia is a remote archipelago of the South-West Pacific, and is considered to represent a distinct biogeographical entity. To date, no explosive diversification of a plant group has yet been highlighted for New Caledonia. The second richest genus of the archipelago, *Psychotria* s.l. (Rubiaceae), after *Phyllanthus* (Phyllanthaceae), constitutes an ideal study case to test the existence of such a diversification. A phylogenetic dating framework, based on a comprehensive sampling of New Caledonian *Psychotria* s.l., using two nuclear and four plastid regions, was undertaken. Four lineages were delimited, with two strictly endemic to the archipelago. Their respective colonisations were dated to the Neogene, long after the terrestrial emergence of New Caledonia from the sea. The Pacific clade of Psychotrieae, one of the largest diversifications in the Pacific Island and Indo-Pacific region, is absent from New Caledonia, which is possibly explained by the lack of niche availability during colonization. Differences between the four New Caledonian lineages (biological and ecological characteristics, species richness, net diversification rates, geographical distributions outside and inside New Caledonia), revealed different ways to colonize and diversify in the archipelago. The *Psychotria* clade NC1 possesses a potentially limited dispersal mode by barochory, which could have limited its expansion and diversification on New Caledonia. This clade could be considered as a relic within the genus *Psychotria*. The *Margaritopsis* clade may represent a lineage in transit, that diversified moderately in New Caledonia and in the whole Indo-Pacific region. The *Psychotria* clade NC2 is the largest and fastest plants diversification of the archipelago and could be the result of a non-adaptive radiation, originating from Australia.

**Key-words:** Dispersal mode, Diversification, Island colonisation, New Caledonia, Phylogenetic dating, *Psychotria* s.l.



## **Highlights**

Four lineages of *Psychotria* s.l. colonized New Caledonia simultaneously during the Neogene. It is assumed that the unevenness in diversification rates for each of the lineages is due to their dispersal and adaptation abilities. The largest and fastest angiosperms diversification of New Caledonia is highlighted, with 78 species.

## **1. Introduction**

New Caledonia is a remote archipelago in the South-West Pacific, located approximately 1300 km from Australia and 1450 km from New Zealand. Its specific flora has for many years attracted the interest of botanists conducting investigations as to its temporal and geographical origins (e.g. Grandcolas et al., 2008; Morat et al., 1986; Morat et al., 1994; Morat et al., 1984). The main island (= Grande Terre) is considered to be a small piece of the original Gondwana landmass, fragmented from Australia around 80 Ma ago (Neill and Trewick, 2008; Pelletier, 2006). During its drift, due to the opening of the Tasman Sea, it underwent a deep sub-marine immersion (Paris, 1981; Pelletier, 2006; Picard, 1999). Preceding its terrestrial emergence, estimated to 37 Ma (Cluzel et al., 1998; Cluzel et al., 2012), New Caledonia, was subducted by the Pacific plate and entirely covered by an ophiolitic layer, whose derived soils (= ultramafic soils) have constraining chemical and physical properties for plant growth (Jaffré, 1980; Jaffré et al., 1987; L'Huillier et al., 2010). Orogenesis and weathering of this ultramafic layer, allowing resurgence of old metamorphic substrates (predating the Gondwanan break-up), and sedimentary rocks deposited during immersion (Cluzel et al., 1998), led to the establishment of a soils mosaic on the territory (Jaffré et al., 1993; Paris, 1981; Schmid, 1982). Currently, ultramafic soils are fragmented in a large unit in the South and South-East of the main island and several small isolated massifs in the North-West. The uplift of the Loyalty ride in the eastern part of Grande Terre led to the recent immersion of the four coral limestone Loyalty Islands (from the Pleistocene; see Pelletier, 2006, and references therein). This complex geological history, combined with insularity, a climatic zonation, and an elevation gradient, has strongly influenced the development of numerous unique ecosystems, and many diverse ecological niches (Jaffré, 1993; Morat et al., 1981; Schmid, 1982). As a consequence of these factors the New Caledonian flora is highly diverse (3371 species occurring on 18600 km<sup>2</sup>; Morat et al., 2012),

unique (74.4% of endemic species; Morat et al., 2012), and disharmonic (i.e. some groups are over-represented, whereas others are species poor ; Jaffré, 1980; Pillon et al., 2010). Many authors consider also the archipelago as a biogeographical region well apart from the rest of the South-West Pacific and Australia (Keppel et al., 2009; Mueller-Dombois and Fosberg, 1998; Takhtajan et al., 1986; Thorne, 1963).

Based on geological evidence, the New Caledonian flora should not be older than 37 Ma (Pelletier, 2006), and therefore lineages have colonized the island by long or short distance dispersals (i.e. through stepping-stones routes; Keppel et al., 2009). In this context, the hypothesis of a Gondwanan origin for the New Caledonian flora falls progressively into disuse (Cruaud et al., 2012; Grandcolas et al., 2008; Murienne et al., 2005; Pillon, 2012). Colonization of the island by all plants lineages seems to have occurred between the start of terrestrial emergence and the present, but their times of arrival have not been judged to be synchronous and ranged over time (Cruaud et al., 2012; Pillon, 2012). Currently, no large, recent and rapid diversification of plant lineages has been highlighted for New Caledonia (Pillon, 2012). The most species-rich genera of the island could therefore constitute good candidates to test the existence of explosive plant diversifications on the island. With the exception of the genus *Pycnandra* Benth. (Sapotaceae, ca. 57 species), where a slowdown of net diversification rates has been observed through time (Espeland and Murienne, 2011), no other study has attempted to infer the diversification rates of large New Caledonian plant lineages. Most other large genera investigated so far seem to have colonised the archipelago on multiple occasions, e.g. *Diospyros* L. (Ebenaceae, 32 species in New Caledonia; Duangjai et al., 2009), *Phyllanthus* L. (Kathriarachchi et al., 2006), *Planchonella* Pierre (Sapotaceae, 36 species; Swenson et al., 2007), *Syzygium* Gaertn. (Myrtaceae, 70 species; Biffin et al., 2006) and therefore represent a collection of diversifications rather than a single (or few) large ones.

The genus *Psychotria* L. s.l. (Rubiaceae, subfamily Rubioideae) is currently considered to be the second most diverse plant genus in New Caledonia, with all 85 species present on the island being endemic to the archipelago (Barrabé et al., accepted; Guillaumin, 1948; Morat et al., 2012). This richness reflects a global trend, as *Psychotria* is the fifth most species diverse plant genus on earth (Frodin, 2004) with no less than 1800 tropical species (Davis et al., 2009). The polyphyly of the genus has been demonstrated through recent worldwide molecular phylogenetic studies (Andersson, 2001, 2002a; Barrabé et al., 2012; Nepokroeff et al., 1999). All species, currently placed under the genus *Psychotria* s.l., belong to one of the two sister-tribes, the Psychotrieae (including the type species *P. asiatica* L.; Davis et al., 2001) and the Palicoureeae (Andersson, 2002a; Barrabé et al., 2012; Bremer and Eriksson, 2009; Razafimandimbison et al., 2008). The studies of Andersson (2001, 2002a) and Barrabé et al. (2012), based on very limited sampling (i.e. seven species) of New Caledonian taxa, suggested the existence of at least four distinct colonisation events of the tribes Psychotrieae-Palicoureeae for the archipelago. No other attempt has been undertaken to include in a molecular phylogenetic study all the remaining New Caledonian *Psychotria* (i.e. 78 species), which have been suggested to belong to Psychotrieae according to morpho-taxonomic investigation (Barrabé et al., accepted). Their phylogenetic placement and their monophyly remain to be investigated. As a consequence, no assumptions about the geographical origin and the time of arrival in the archipelago have yet been issued for a substantial part of New Caledonian *Psychotria*. Here we propose to investigate the diversification and colonization (number and timing) of the New Caledonian *Psychotria* lineages (ca. 85 species) based on an extensive taxon sampling and a Bayesian dating framework. We will then explore a number of hypotheses to explain the uneven success of these lineages on the island, including the tempo of diversification, dispersal ability and ecological limitation (niche modelling is also applied). This study will provide a solid

benchmark for the understanding of diversification processes of plants, and the establishment of the flora on the island.

## **2. Material and Methods**

### **2.1. Ingroup sampling**

A total of 148 species was included in the Psychotriaceae-Palicoureeae ingroup sampling (= 'Psy-Pal' ingroup), including 58 sequences generated from previous phylogenetic studies (Table 1). The 30 sampled species from New Caledonia were selected to encompass the complete range of morphological diversity of *Psychotria* lineages occurring in the archipelago. The Palicoureeae sampling was almost identical to Barrabé et al. (2012): 41 species on 45. To take into account of the large diversity of Psychotriaceae, as shown by Andersson (2001, 2002a) and Nepokroeff et al. (1999), the sampling was expanded to include species from the Pacific region, Asia, Africa and America (Table 1). To perform the dating analyses - requiring a comprehensive sampling to avoid inaccuracies in estimating branch lengths (Linder et al., 2004; Poux et al., 2008) - we have also added nine genera that have been proven or suggested to be allied to *Psychotria*: *Amaracarpus* Blume, *Calycosia* A.Gray, *Cremocarpon* Boiv. ex Baill., *Hedstromia* A.C.Sm., *Hydnophytum* Jack, *Myrmecodia* Jack, *Psathura* Comm. ex A.Juss., *Squamellaria* Becc., *Trigonopyren* Bremek. (Andersson, 2002a; Davis and Bridson, 2001, 2004; Nepokroeff et al., 1999; Piesschaert, 2001; Smith and Darwin, 1988).

### **2.2. Outgroup taxa and sampling strategy for the divergence time estimation**

Although a large fossil record of Rubiaceae has been recognized (Graham, 2009), only four fossils are currently widely accepted to calibrate divergence time analyses (Antonelli et al., 2009; Bremer, 2009; Manns et al., 2012; Smedmark et al., 2010). One of them belongs to the Rubioideae subfamily and is identified as a species of the genus *Faramea* Aubl. (Graham,

Taxa	Psy-Pal dataset	Rubioidae dataset	Sample	Herbarium	<i>ndhF</i>	<i>rps 16</i>	<i>trnHpsA</i>	<i>trnTF</i>	ITS	ETS	Tribe	Rubioidae intra level	Country / Area
Amaracarpus muscifer A.C.Sm.	x	x	Barrabé & Tuiwawa 1109	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Fiji
Amaracarpus nematopus (F.Muell.) P.I.Forst. 1	x	x	Barrabé & al. 1030	NOU	JX155105 <sup>19</sup>	JX155152 <sup>19</sup>	JX155192 <sup>19</sup>	JX155011 <sup>19</sup>	JX155060 <sup>19</sup>	X	PSY	PSY ALL	Australia
Amaracarpus nematopus (F.Muell.) P.I.Forst. 2	x	x	Pillon 1072	NOU	JX155119 <sup>19</sup>	JX155166 <sup>19</sup>		JX155026 <sup>19</sup>	JX155074 <sup>19</sup>	X	PSY	PSY ALL	Vanuatu
Calycosia cf. petiolata A.Gray	x	x	Buerki & al. 166	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Fiji
Carapichea ligularis (Rudge) Delprete	x	x				AF147567 <sup>8</sup>			AF149390 <sup>1</sup>		PAL	PSY ALL	America
Chassalia catatii Drake ex Bremek.	x	x	Razafimandimbison 480	UPS	AM945283 <sup>13</sup>	AM945331 <sup>13</sup>		AM945363 <sup>13</sup>	AM945218 <sup>13</sup>		PAL	PSY ALL	Madagascar
Chassalia sp. 1MADA		x	Ramandimbimana 140	K	JX155138 <sup>19</sup>	JX155181 <sup>19</sup>			JX155092 <sup>19</sup>		PAL	PSY ALL	Madagascar
Chassalia sp. 1VIET		x	HNK 610	K	JX155132 <sup>19</sup>	JX155177 <sup>19</sup>	JX155218 <sup>19</sup>	JX155039 <sup>19</sup>	JX155087 <sup>19</sup>		PAL	PSY ALL	Vietnam
Chassalia sp. 2MADA		x	Callmander 307	K	JX155147 <sup>19</sup>			JX155054 <sup>19</sup>	JX155100 <sup>19</sup>		PAL	PSY ALL	Madagascar
Chassalia sp. 2VIET		x	Briggs 114	K	JX155135 <sup>19</sup>	JX155179 <sup>19</sup>	JX155219 <sup>19</sup>	JX155042 <sup>19</sup>	JX155090 <sup>19</sup>		PAL	PSY ALL	Vietnam
Chassalia sp. SUMA		x	De Kok 1297	K	JX155133 <sup>19</sup>	JX155178 <sup>19</sup>		JX155040 <sup>19</sup>	JX155088 <sup>19</sup>		PAL	PSY ALL	Sumatra
Chazaliella abrupta (Hiern) E.M.A.Petit & Verdc. 1	x	x	Davis 2924	K	JX155134 <sup>19</sup>		JX155217 <sup>19</sup>	JX155041 <sup>19</sup>	JX155089 <sup>19</sup>		PAL	PSY ALL	Tanzania
Chazaliella abrupta (Hiern) E.M.A.Petit & Verdc. 2		x	Bremer 3081	UPS	JX155148 <sup>19</sup>		JX155227 <sup>19</sup>	JX155055 <sup>19</sup>	JX155101 <sup>19</sup>		PAL	PSY ALL	Tanzania
Coccocypselum condalia Pers.	x		Pirani & Bremer 4891	SPF	EU145420 <sup>14</sup>	EU145499 <sup>14</sup>		EU145547 <sup>14</sup>			COU	? America	
Coelosperrum monticola Baill. ex Guillaumin	x		ohansson 87	S	AM945255 <sup>13</sup>	AF001438 <sup>5</sup>		AM945334 <sup>13</sup>			MOR	PSY ALL	New Caledonia
Coprosma pumila Hook.f.	x		Forbes s.n.	S	FJ695294 <sup>17</sup>	FJ695262 <sup>17</sup>		FJ695405 <sup>17</sup>			ANT	SPE ALL	Tasmania
Coussarea hydrangeifolia (Benth.) Benth. & Hook.f. ex Müll. Arg.	x		Fuentes 5504	GB	EU145422 <sup>14</sup>	EU145501 <sup>14</sup>		EU145549 <sup>14</sup>			COU	? America	
Craterispermum sp. 2MADA		x	Razafimandimbison and Ravelonarivo 65	SPF	AM945274 <sup>13</sup>	AM945323 <sup>13</sup>		AM945354 <sup>13</sup>			CRA	PSY ALL	Madagascar
Craterispermum sp. 3MADA		x	no collector name, 24169-SF	P	AM945275 <sup>13</sup>	AM945324 <sup>13</sup>		AM945355 <sup>13</sup>			CRA	PSY ALL	Madagascar
Cremonocarpus boivinianum Baill.	x	x	Mouly 696	P	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Mayotte
Cremonocarpus lantzii Bremek.		x	McPherson 18327	MO	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Madagascar
Damnacanthus macrophyllus Siebold ex Miq.	x		Fukuoka 8792	P	AM945257 <sup>13</sup>	AM945308 <sup>13</sup>		AM945336 <sup>13</sup>			MIT	PSY ALL	Japan
Danais xanthorrhoea (K. Schum.) Bremek.	x		Bremer 3079	UPS	AJ236293 <sup>6</sup>	AM117297 <sup>16</sup>		AM117357 <sup>16</sup>			DAN	SPE ALL	Tanzania
Dunnia sinensis Tutcher	x		Yangchun 10, Ge et al. 2002	not provided	EU145442 <sup>14</sup>	EU145515 <sup>14</sup>		EU145583 <sup>14</sup>			DUN	SPE ALL	China
Faramaea crassifolia Benth.	x		Jansen-Jacobs et al. 3882	GB		HM042567 <sup>18</sup>		HM042587 <sup>18</sup>			COU		Guyana
Faramaea multiflora A.Rich.	x		Andersson 2041 / Bremer et al. 3331	S/UPS	EU145424 <sup>14</sup>	AF004048 <sup>5</sup>		AF102422 <sup>4</sup>			COU	? America	
Faramaea torquata Müll. Arg.	x		Stahl 3021	GB		HM042568 <sup>18</sup>		HM042588 <sup>18</sup>			COU		Ecuador
Faramaea trinervia K.Schum. & Donn.Sm.	x		Gomez-Lavrito 8374	CR		AM900598 <sup>15</sup>		HM042589 <sup>18</sup>			COU		Costa Rica
Gaertnera sp. MADA	x		Bremer et al. 4008	UPS	AM945260 <sup>13</sup>	AM945310 <sup>13</sup>		AM945339 <sup>13</sup>			GAE	PSY ALL	Madagascar
Galium album Mill.	x		Andersson 2201 / Bremer 3321	UPS	FJ695299 <sup>17</sup>	AF004050 <sup>5</sup>					SPE	SPE ALL	? Europa
Geophila obvallata Didr.	x	x			AM945259 <sup>13</sup>	AF369845 <sup>8</sup>		EU145569 <sup>14</sup>	AM945196 <sup>13</sup>		PAL	PSY ALL	Africa
Geophila repens (L.) J.M.Johnst.		x	Munzinger 3649	NOU	JX155124 <sup>19</sup>		JX155210 <sup>19</sup>	JX155031 <sup>19</sup>	JX155079 <sup>19</sup>		PAL	PSY ALL	Vanuatu
Gynochthodes coriacea Blume	x		Ridsdale XVII.C.103	L	AM945253 <sup>13</sup>		AM117311 <sup>16</sup>	AJ847407 <sup>12</sup>			MOR	PSY ALL	?
Hedstromia latifolia A.C.Sm.	x	x	Barrabé & al. 1090	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Fiji
Hodgkinsonia frutescens C.T.White	x	x	Baba & al. 786	NOU	JX155106 <sup>19</sup>	JX155153 <sup>19</sup>	JX155194 <sup>19</sup>	JX155012 / JX155013 <sup>19</sup>	JX155061 <sup>19</sup>	X	PAL	PSY ALL	Australia
Hydnophytum cf. longistylum Becc.	x	x	McPherson 19437	NOU	JX155123 <sup>19</sup>	JX155170 <sup>19</sup>	JX155209 <sup>19</sup>	JX155030 <sup>19</sup>	JX155078 <sup>19</sup>	X	PSY	PSY ALL	Vanuatu
Hydnophytum sp. AUST		x	Barrabé & Rigault 1041	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Australia
Hymenocoleus hirsutus (Benth.) Robbr.	x	x				AF369848 <sup>8</sup>			AF072018 <sup>7</sup>		PAL	PSY ALL	Africa
Kohautia caespitosa Schnizl.	x		Bremer et al. 42566B	UPS	FJ695303 <sup>17</sup>	AM117324 <sup>16</sup>		EU145573 <sup>14</sup>			SPE	SPE ALL	? Africa
Margaritopsis acutifolia C.Wright in Sauvalle	x	x	Ekman 10248	UPS		AF001340 <sup>5</sup>	JX155230 <sup>19</sup>	EU145568 <sup>14</sup>	AM945198 <sup>13</sup>		PAL	PSY ALL	Cuba
Margaritopsis astrellantha (Wernham) L.Andersson		x	Zappi 938	K	JX155142 <sup>19</sup>	JX155185 <sup>19</sup>	JX155225 <sup>19</sup>	JX155047 / JX155048 <sup>19</sup>	JX155096 <sup>19</sup>		PAL	PSY ALL	Brazil
Margaritopsis boliviana (Standl.) C.M.Taylor		x	Zappi 973	K	JX155143 <sup>19</sup>	JX155187 <sup>19</sup>	JX155220 <sup>19</sup>	JX155049 / JX155050 <sup>19</sup>	JX155097 <sup>19</sup>		PAL	PSY ALL	Brazil
Margaritopsis guianensis (Bremek.) C.M.Taylor		x	Zappi 980	K	JX155144 <sup>19</sup>	JX155188 <sup>19</sup>		JX155051 / JX155052 <sup>19</sup>	JX155098 <sup>19</sup>		PAL	PSY ALL	Brazil
Margaritopsis kappleri (Miq.) C.M.Taylor	x	x	Zappi 921	K	JX155141 <sup>19</sup>	JX155184 <sup>19</sup>	JX155224 <sup>19</sup>	JX155046 <sup>19</sup>	JX155095 <sup>19</sup>	X	PAL	PSY ALL	Brésil
Mouretia larsenii Tange	x		Beusekom & al. 4743	P	FJ695306 <sup>17</sup>	FJ695267 <sup>17</sup>		FJ695410 <sup>17</sup>			ARG	SPE ALL	? Asia
Myrmecodia tuberosa Jack	x	x	Andreasen 341	UPS	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Cult. Bergianska Bot. Gard.
Normandia neocaledonica Hook.f.	x		Munzinger 532	MO	FJ695315 <sup>17</sup>	AF257931 <sup>2</sup>		EU145543 <sup>14</sup>			ANT	SPE ALL	New Caledonia
Notopleura tapajozensis (Standl.) Bremek.	x	x	Zappi 869	K	JX155140 <sup>19</sup>	JX155183 <sup>19</sup>	JX155223 <sup>19</sup>	JX155045 <sup>19</sup>	JX155094 <sup>19</sup>	X	PAL	PSY ALL	Brésil
Paederia majungensis Homolle ex Puff	x		Nilsson & al. D152	UPS	FJ695319 <sup>17</sup>	DQ662209 <sup>10</sup>		DQ662155 <sup>10</sup>			PAE	SPE ALL	Madagascar
Palicourea crocea (Sw.) Schult. in J.J.Roemer & J.A.Schultes	x	x	Cordiero 2736	SP	AM945280 <sup>13</sup>	AF147510 <sup>1</sup>		AM945259 <sup>13</sup>	AF149322 <sup>1</sup>		PAL	PSY ALL	America
Pentodon pentandrus (Schumach. & Thonn.) Vatke	x		Bremer 3082	UPS	FJ695323 <sup>17</sup>	AF003612 <sup>5</sup>		FJ695419 <sup>17</sup>			SPE	SPE ALL	Zanzibar
Plocama pendula Aiton	x		Andreasen 1	UPS	FJ695329 <sup>17</sup>	FJ695276 <sup>17</sup>		DQ662162 <sup>10</sup>			PUT	SPE ALL	Canary
Prismatomeris albidiflora Thwaites	x	x	Marie 89	P	AM945270 <sup>13</sup>	AM945320 <sup>13</sup>		AM945351 <sup>13</sup>	AM945205 <sup>13</sup>		PRI	PSY ALL	Cambodge
Prismatomeris beccariana (Baill. ex K.Schum.) J.T.Johanss.	x	x	Ridsdale 2461	L	AM945271 <sup>13</sup>	AF331652 <sup>3</sup>		AM945352 <sup>13</sup>	AM945206 <sup>13</sup>		PRI	PSY ALL	?
Psathura terniflora A.Rich. ex DC.	x	x	Coode 4698	K	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Maurice



Taxa	Psy-Pal dataset	Rubioideae dataset	Sample	Herbarium	<i>ndhF</i>	<i>rps 16</i>	<i>trnHpsbA</i>	<i>trnTF</i>	ITS	ETS	Tribe	Rubioideae intra level	Country / Area
<i>Psychotria aff. tephrosantha</i> A.Gray		x	Buerki & al. 175	NOU	X	X		X	X		PSY	PSY ALL	Fiji
<i>Psychotria amboniana</i> K.Schum.		x	Luke 8344	UPS	AM945281 <sup>13</sup>	AM945328 <sup>13</sup>		AM945360 <sup>13</sup>	AM945215 <sup>13</sup>		PSY	PSY ALL	Kenya
<i>Psychotria ammericola</i> Guillaumin	x	x	Barrabé 590	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria aneityensis</i> Guillaumin		x	Pillon 1127	NOU	JX155120 <sup>19</sup>	JX155167 <sup>19</sup>	JX155207 <sup>19</sup>	JX155027 <sup>19</sup>	JX155075 <sup>19</sup>	X	PAL	PSY ALL	Vanuatu
<i>Psychotria archboldiana</i> Fosberg	x	x	Buerki & al. 170	NOU	JX155113 <sup>19</sup>	JX155160 <sup>19</sup>	JX155201 <sup>19</sup>	JX155020 <sup>19</sup>	JX155068 <sup>19</sup>	X	PAL	PSY ALL	Fiji
<i>Psychotria asiatica</i> L.	x	x	Davis s.n.	K	JX155127 <sup>19</sup>			JX155034 <sup>19</sup>	JX155082 <sup>19</sup>	X	PSY	PSY ALL	Hong Kong
<i>Psychotria baillonii</i> Schltr.		x	Barrabé 627	NOU	X	X	X	X	X		PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria baladensis</i> (Baill.) Guillaumin		x	Barrabé & al. 894	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria brachylaena</i> (Baill.) Guillaumin		x	Barrabé & al. 643	NOU	X	X	X	X	X		PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria calothyrsa</i> (Baill.) Guillaumin	x	x	Barrabé 688	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria camptopus</i> Verde.	x	x	Maurin 38	K	JX155129 <sup>19</sup>	JX155174 <sup>19</sup>	JX155214 <sup>19</sup>	JX155036 <sup>19</sup>	JX155084 <sup>19</sup>	X	PSY	PSY ALL	Cameroon
<i>Psychotria cardiochlamys</i> (Baill.) Schltr. 1	x	x	Barrabé & Rigault 579	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria cardiochlamys</i> (Baill.) Schltr. 2		x	Dagostini & al. 1439	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria carnea</i> (G.Forst.) A.C.Sm. 1		x	Barrabé & Tuiwawa 1113	NOU	JX155110 <sup>19</sup>	JX155157 <sup>19</sup>	JX155198 <sup>19</sup>	JX155017 <sup>19</sup>	JX155065 <sup>19</sup>	X	PAL	PSY ALL	Fiji
<i>Psychotria carnea</i> (G.Forst.) A.C.Sm. 2		x	Barrabé & al. 1123	NOU	JX155111 <sup>19</sup>	JX155158 <sup>19</sup>	JX155199 <sup>19</sup>	JX155018 <sup>19</sup>	JX155066 <sup>19</sup>	X	PAL	PSY ALL	Fiji
<i>Psychotria cf. araiosantha</i> A.C.Sm. & S.P.Darwin	x	x	Barrabé & al. 1135	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Fiji
<i>Psychotria cf. confertifolia</i> A.C.Sm.	x	x	Barrabé & Tuiwawa 1110	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Fiji
<i>Psychotria cf. impercepta</i> A.C.Sm. & S.P.Darwin	x	x	Barrabé & al. 1086	NOU	JX155108 <sup>19</sup>	JX155155 <sup>19</sup>	JX155196 <sup>19</sup>	JX155015 <sup>19</sup>	JX155063 <sup>19</sup>	X	PSY	PSY ALL	Fiji
<i>Psychotria cf. vaccinioides</i> Valetton	x	x	John 10072	K	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Papua New Guinea
<i>Psychotria cf. tephrosantha</i> A.Gray	x	x	Buerki & al. 171	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Fiji
<i>Psychotria cf. trichostoma</i> Merr. & L.M.Perry		x	Pillon 1057	NOU	JX155118 <sup>19</sup>	JX155165 <sup>19</sup>	JX155206 <sup>19</sup>	JX155025 <sup>19</sup>	JX155073 <sup>19</sup>	X	PAL	PSY ALL	Vanuatu
<i>Psychotria coelospermum</i> F.M.Bailey	x	x	Barrabé & Rigault 1056	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Australia
<i>Psychotria collina</i> Labill.	x	x	Barrabé & al. 698	NOU	JX155117 <sup>19</sup>	JX155164 <sup>19</sup>	JX155205 <sup>19</sup>	JX155024 <sup>19</sup>	JX155072 <sup>19</sup>	X	PAL	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria comptonii</i> S.Moore	x	x	Barrabé & Rigault 1014	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria dallachiana</i> Benth. 1		x	Barrabé & Rigault 1048	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Australia
<i>Psychotria dallachiana</i> Benth. 2	x	x	Barrabé & Rigault 1053	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Australia
<i>Psychotria daphnoides</i> A.Cunn. ex Hook. var. <i>angustifolia</i> Benth.	x	x	Barrabé & Rigault 1039	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Australia
<i>Psychotria daphnoides</i> A.Cunn. ex Hook. var. <i>daphnoides</i>		x	Baba & al. 704	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Australia
<i>Psychotria declieuxioides</i> S.Moore	x	x	Barrabé & Nigote 937	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria eminiiana</i> (Kuntze) E.M.A.Petit		x	Gereau 5795	MO	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Tanzania
<i>Psychotria exilis</i> A.C.Sm.		x	Barrabé & al. 1119	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Fiji
<i>Psychotria faguetii</i> (Baill.) Schltr.		x	Barrabé & al. 820	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria fitzalanii</i> Benth.	x	x	Barrabé & Rigault 1057	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Australia
<i>Psychotria flava</i> Oerst. ex Standl.		x	Chase 2268	K	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Mexico
<i>Psychotria forsteriana</i> A.Gray	x	x	Buerki & al. 162	NOU	JX155112 <sup>19</sup>	JX155159 <sup>19</sup>	JX155200 <sup>19</sup>	JX155019 <sup>19</sup>	JX155067 <sup>19</sup>	X	PAL	PSY ALL	Fiji
<i>Psychotria frondosa</i> S.Moore		x	Barrabé & al. 689	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria gabriellae</i> (Baill.) Guillaumin	x	x	Barrabé & Nigote 946	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria gnecissica</i> S.Moore	x	x	Poullain & Cardineau 127	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria gonioearpa</i> (Baill.) Guillaumin		x	Barrabé 586	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria grandis</i> Sw.	x	x	Taylor 11745	MO	JX155125 <sup>19</sup>	JX155171 <sup>19</sup>	JX155211 <sup>19</sup>	JX155032 <sup>19</sup>	JX155080 <sup>19</sup>	X	PSY	PSY ALL	Caribbean
<i>Psychotria hawaiiensis</i> (A.Gray) Fosberg	x	x	Pillon 1425	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Hawaii
<i>Psychotria hivaana</i> Fosberg	x	x	Meyer 3071	PAP	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	French Polynesia
<i>Psychotriaholtzii</i> (K.Schum.) E.M.A.Petit		x	Luke 8342	UPS		AM945330 <sup>13</sup>		AM945362 <sup>13</sup>	AM945217 <sup>13</sup>		PSY	PSY ALL	Kenya
<i>Psychotria insularum</i> A.Gray	x	x	Pillon 909	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Wallis & Futuna
<i>Psychotria iteophylla</i> Stapf		x	Axelius 303	S		AF410726 <sup>9</sup>		JN643465 <sup>20</sup>			PSY	PSY ALL	Borneo
<i>Psychotria kirkii</i> Hiern	x	x	Bremer 3102	UPS	AM945278 <sup>13</sup>	AM945327 <sup>13</sup>		AM945358 <sup>13</sup>	AM945214 <sup>13</sup>		PSY	PSY ALL	Cult. Uppsala Bot. Gard.
<i>Psychotria lepiniana</i> (Baill. ex Drake) Drake		x	Nadeaud 345	P	JX155104 <sup>19</sup>	JX155151 <sup>19</sup>	JX155193 <sup>19</sup>	JX155010 <sup>19</sup>	JX155059 <sup>19</sup>	X	PAL	PSY ALL	Society Islands
<i>Psychotria leptothyrsa</i> Miq.		x	Drozdz & Molem s.n	CBSF	JX155149 <sup>19</sup>	JX155190 <sup>19</sup>	JX155228 <sup>19</sup>	JX155056 <sup>19</sup>	JX155102 <sup>19</sup>	X	PAL	PSY ALL	Papua New Guinea
<i>Psychotria leratii</i> Guillaumin		x	Dagostini & al. 1567	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria loniceroides</i> Sieber ex DC.		x	Barrabé & Rigault 1042	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Australia
<i>Psychotria lorentzii</i> Valetton		x	Puradyatmika 10460	K	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Papua New Guinea
<i>Psychotria lyciflora</i> (Baill.) Guillaumin	x	x	Barrabé & Barriole 747	NOU	JX155114 <sup>19</sup>	JX155161 <sup>19</sup>	JX155202 <sup>19</sup>	JX155021 <sup>19</sup>	JX155069 <sup>19</sup>	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria macroglossa</i> (Baill.) Guillaumin		x	Barrabé & Rigault 573	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria mapouirioides</i> DC.		x	Merello 1711	MO	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Caribbean
<i>Psychotria micralabastra</i> (Lauterb. & K.Schum.) Valetton	x	x	Takeuchi 16163	K	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Papua New Guinea

Taxa	Psy-Pal dataset	Rubioideae dataset	Sample	Herbarium	ndhF	rps 16	trnHpsbA	trnTF	ITS	ETS	Tribe	Rubioideae intra level	Country / Area
<i>Psychotria microglossa</i> (Baill.) Guillaumin	x	x	Barrabé 585	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria micrococca</i> (Lauterb. & K. Schum.) Valetton		x	Droz & Molem s.n.	PSF	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Papua New Guinea
<i>Psychotria milnei</i> (A.Gray) K.Schum.	x	x	Pillon 551	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Vanuatu
<i>Psychotria monanthos</i> (Baill.) Schltr.		x	Pillon 1370	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria nacdado</i> Guillaumin		x	McPherson 19478	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Vanuatu
<i>Psychotria nummularioides</i> Baill. ex Guillaumin	x	x	Rigault & Barrabé 144	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria oleoides</i> (Baill.) Schltr.	x	x	Barrabé & Rigault 658	NOU	JX155121 <sup>19</sup>	JX155168 <sup>19</sup>	JX155208 <sup>19</sup>	JX155028 <sup>19</sup>	JX155076 <sup>19</sup>	X	PAL	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria pandurata</i> Verdc.	x	x	Davis 2915	K	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Tanzania
<i>Psychotria parkeri</i> Baker	x	x	Maurin 132	K	JX155130 <sup>19</sup>	JX155175 <sup>19</sup>	JX155215 <sup>19</sup>	JX155037 <sup>19</sup>	JX155085 <sup>19</sup>	X	PSY	PSY ALL	Madagascar
<i>Psychotria parvula</i> A.Gray		x	Tuiwawa & al. 4936	SUVA	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Fiji
<i>Psychotria poeppigiana</i> Müll.Arg.	x	x	Bremer 3330	UPS	AM945279 <sup>13</sup>	AF002748 <sup>5</sup>			AF149400 <sup>1</sup>		PAL	PSY ALL	Ecuador
<i>Psychotria poissoniana</i> (Baill.) Guillaumin ex S.Moore		x	Munzinger 5156	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria polioestemma</i> Benth.		x	Barrabé & Rigault 1058	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Australia
<i>Psychotria raivaensis</i> Fosberg	x	x	Meyer 3088	PAP	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	French Polynesia
<i>Psychotria rupicola</i> (Baill.) Schltr. 1	x	x	Barrabé & al. 547	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria rupicola</i> (Baill.) Schltr. 2	x	x	Barrabé & Rigault 662	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria rupicola</i> (Baill.) Schltr. 3	x	x	Barrabé & Rigault 655	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria samoana</i> K.Schum.		x	Bristol 2128	K	JX155136/ JX155137 <sup>19</sup>	JX155180 <sup>19</sup>	JX155221 <sup>19</sup>	JX155043 <sup>19</sup>	JX155091 <sup>19</sup>	X	PAL	PSY ALL	Samoa
<i>Psychotria sarmentosa</i> Blume 1		x	Jacobs	C		AF410751 <sup>9</sup>		JN643530 <sup>20</sup>			PSY	PSY ALL	Sumatra
<i>Psychotria sarmentosa</i> Blume 2		x	Boeca 6609	S		AF410739 <sup>9</sup>		JN643506 <sup>20</sup>			PSY	PSY ALL	Borneo
<i>Psychotria schlechteriana</i> K.Krause	x	x	Barrabé & al. 712	NOU	JX155115 <sup>19</sup>	JX155162 <sup>19</sup>	JX155203 <sup>19</sup>	JX155022 <sup>19</sup>	JX155070 <sup>19</sup>	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria schliebenii</i> E.M.A.Petit		x	Luke 8348	UPS	AM945282 <sup>13</sup>	AM945329 <sup>13</sup>		AM945361 <sup>13</sup>	AM945216 <sup>13</sup>		PSY	PSY ALL	Kenya
<i>Psychotria serpens</i> L.		x	Xuejun s.n.	K	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	China
<i>Psychotria</i> sp. 1AUST		x	Weston 888	d. Bot. Gard. 8629	JX155131 <sup>19</sup>	JX155176 <sup>19</sup>	JX155216 <sup>19</sup>	JX155038 <sup>19</sup>	JX155086 <sup>19</sup>	X	PAL	PSY ALL	Australia
<i>Psychotria</i> sp. 1FIJI		x	Barrabé 1060	NOU	JX155107 <sup>19</sup>	JX155154 <sup>19</sup>	JX155195 <sup>19</sup>	JX155014 <sup>19</sup>	JX155062 <sup>19</sup>	X	PAL	PSY ALL	Fiji
<i>Psychotria</i> sp. 1NC	x	x	Munzinger 4963	NOU	JX155116 <sup>19</sup>	JX155163 <sup>19</sup>	JX155204 <sup>19</sup>	JX155023 <sup>19</sup>	JX155071 <sup>19</sup>	X	PAL	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria</i> sp. 1PNG		x	De Kok 1157	K	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Papua New Guinea
<i>Psychotria</i> sp. 1THAI	x	x	Larsen & al. 43366	P	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Thailand
<i>Psychotria</i> sp. 1VANU	x	x	McPherson 19425	NOU	JX155122 <sup>19</sup>	JX155169 <sup>19</sup>		JX155029 <sup>19</sup>	JX155077 <sup>19</sup>	X	PAL	PSY ALL	Vanuatu
<i>Psychotria</i> sp. 1VIET	x	x	Davis 4031	K	JX155126 <sup>19</sup>	JX155172 <sup>19</sup>	JX155212 <sup>19</sup>	JX155033 <sup>19</sup>	JX155081 <sup>19</sup>	X	PAL	PSY ALL	Vietnam
<i>Psychotria</i> sp. 2AUST	x	x	Barrabé & al. 1032	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Australia
<i>Psychotria</i> sp. 2FIJI	x	x	Barrabé & al. 1100	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Fiji
<i>Psychotria</i> sp. 2NC	x	x	Munzinger 4174	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria</i> sp. 2PNG	x	x	De Kok 1159	K	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Papua New Guinea
<i>Psychotria</i> sp. 2THAI	x	x	Larsen & al. 43407	P	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Thailand
<i>Psychotria</i> sp. 2VANU	x	x	Pillon 563	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Vanuatu
<i>Psychotria</i> sp. 2VIET		x	HNK 614	K	JX155128 <sup>19</sup>	JX155173 <sup>19</sup>	JX155213 <sup>19</sup>	JX155035 <sup>19</sup>	JX155083 <sup>19</sup>	X	PAL	PSY ALL	Vietnam
<i>Psychotria</i> sp. 3AUST		x	Barrabé & Rigault 1035	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Australia
<i>Psychotria</i> sp. 3FIJI	x	x	Buerki & al. 161	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Fiji
<i>Psychotria</i> sp. 3NC	x	x	Barrabé & al. 922	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria</i> sp. 3PNG	x	x	De Kok 1179	K	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Papua New Guinea
<i>Psychotria</i> sp. 3VANU	x	x	Pillon 1117	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Vanuatu
<i>Psychotria</i> sp. 3VIET		x	Briggs 98	K	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Vietnam
<i>Psychotria</i> sp. 4AUST	x	x	Barrabé & Rigault 1034	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Australia
<i>Psychotria</i> sp. 4NC		x	Munzinger 2237	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria</i> sp. 4PNG		x	Bau LAE 88424	K	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Papua New Guinea
<i>Psychotria</i> sp. 4VIET	x	x	HNK 2274	K	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Vietnam
<i>Psychotria</i> sp. 5PNG		x	Sands 7317	K	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Papua New Guinea
<i>Psychotria</i> sp. 5VIET		x	HNK 2625	K	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Vietnam
<i>Psychotria</i> sp. 6PNG		x	Johns 10343	K	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Papua New Guinea
<i>Psychotria</i> sp. 7PNG		x	Edwards 4052	K	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Papua New Guinea
<i>Psychotria</i> sp. 8PNG	x	x	Johns 8721	K	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Papua New Guinea
<i>Psychotria</i> sp. BRAZ		x	Zappi 978	K	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Brazil
<i>Psychotria submontana</i> Domin		x	Barrabé & al. 1044	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Australia
<i>Psychotria temehaniensis</i> J.W.Moore	x	x	Mouly 403	P	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	French Polynesia
<i>Psychotria trisulcata</i> (Baill.) Guillaumin	x	x	Barrabé & al. 902	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia



Taxa	Psy-Pal dataset	Rubioideae dataset	Sample	Herbarium	ndhF	rps 16	trnHpsbA	trnTF	ITS	ETS	Tribe	Rubioideae intra level	Country / Area
<i>Psychotria wagapensis</i> Guillaumin	x	x	Barrabé & al. 833	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	New Caledonia
<i>Psychotria pritchardii</i> Seem.	x	x	Barrabé & al. 1124	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Fiji
<i>Readea membranacea</i> Gillespie	x	x	Barrabé & al. 1093	NOU	JX155109 <sup>19</sup>	JX155156 <sup>19</sup>	JX155197 <sup>19</sup>	JX155016 <sup>19</sup>	JX155064 <sup>19</sup>		PAL	PSY ALL	Fiji
<i>Rudgea stipulacea</i> (DC.) Steyern.		x	Zappi 986	K	JX155145 / JX155146 <sup>19</sup>	JX155189 <sup>19</sup>	JX155226 <sup>19</sup>	JX155053 <sup>19</sup>	JX155099 <sup>19</sup>	X	PAL	PSY ALL	Brazil
<i>Schizocolea linderi</i> (Hutch. & Dalziel) Bremek.	x		Adam 789	P	FJ695335 <sup>17</sup>	AM945309 <sup>13</sup>		AM945338 <sup>13</sup>			SCHI	PSY ALL	Liberia
<i>Schradera subandina</i> K.Krause	x		Clark & Watt 878	QCNE	AM945264 <sup>13</sup>	AM945313 <sup>13</sup>		AM945343 <sup>13</sup>			SCHR	PSY ALL	?
<i>Sherardia arvensis</i> L.	x		K. Andreassen 345 / Wallander 51	SBT	FJ695337 <sup>17</sup>	AF004082 <sup>5</sup>		EU145571 <sup>14</sup>			RUB	SPE ALL	? / Italy
<i>Squamellaria imberbis</i> (A.Gray) Becc.	x	x	Barrabé & al. 1099	NOU	X	X	X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Fiji
<i>Theligonum cynocrambe</i> L.	x		Reutersward & Forsslund 2	S	FJ695340 <sup>17</sup>	FJ695281 <sup>17</sup>		FJ695427 <sup>17</sup>			THE	SPE ALL	?
<i>Triainolepis mandraensis</i> Homolle ex Bremek.	x		Razafimandimbison 521	UPS	FJ695341 <sup>17</sup>	AM266899 <sup>11</sup>		AM266985 <sup>11</sup>			KNO	SPE ALL	Madagascar
<i>Trigonopyren</i> sp. MADA		x	Razanajatovo 146	K	X		X	X	X	X	PSY	PSY ALL	Madagascar

**Table 1:** List of taxa investigated in this study, voucher information, dataset, country origins, and accession numbers (the letter X indicates a newly sequence generated in this study). The superscript numbers refer to the publication where sequences were first published: <sup>1</sup>Andersson and Taylor (unpublished); <sup>2</sup>Andersson et al. (unpublished); <sup>3</sup>Andersson (unpublished); <sup>4</sup>Struwe et al. (1998); <sup>5</sup>Andersson and Rova (1999); <sup>6</sup>Bremer et al. (1999); <sup>7</sup>Nepokroeff et al. (1999); <sup>8</sup>Andersson (2001); <sup>9</sup>Andersson (2002a); <sup>10</sup>Backlund et al. (2007); <sup>11</sup>Karehed and Bremer (2007); <sup>12</sup>Khan et al. (2008); <sup>13</sup>Razafimandimbison et al. (2008); <sup>14</sup>Rydin et al. (2008); <sup>15</sup>Smedmark et al. (2008); <sup>16</sup>Bremer and Eriksson (2009); <sup>17</sup>Rydin et al. (2009); <sup>18</sup>Smedmark et al. (2010); <sup>19</sup>Barrabé et al. (2012); <sup>20</sup>Lemaire et al. (2012). Abbreviations used : *Rubioideae intra level*: PSY ALL = Psychotriaceae alliance, SPE ALL = Spermaceae alliance; *Tribes*: ANT = Anthospermeae, ARG = Argostemmatae, COU = Coussareae, CRA = Craterispermeae, DAN = Danaideae, DUN = Dunnieae, GAR = Gaertnereae, KNO = Knoxieae, MIT = Mitchelleae, MOR = Morindeae, PAE = Paederieae, PAL = Palicoureeae, PRI = Prismatomerideae, PSY = Psychotriaceae, PUT = Putorieae, RUB = Rubieae, SCHI = Schizocoleae, SCHR = Schradereae, SPE = Spermaceae, THE = Theligoneae.

1985). To use this fossil in dating analyses, the sampling was extending to all major lineages that are phylogenetically placed between the Psychotriaceae-Palicoureeae and *Faramea*. According to the most recent molecular phylogenies of Rubioideae (Bremer and Eriksson, 2009; Razafimandimbison et al., 2008; Rydin et al., 2009), *Faramea* belongs to the Coussareeae tribe, which is sister to the union of the Spermaceae Alliance and the Psychotriaceae Alliance (this latter includes the Psychotriaceae-Palicoureeae). Then one or two species for each tribe of both Alliances were sampled, together with six species of Coussareeae, whose four *Faramea* species (Table 1) to constitute the ‘Rubioideae’ outgroup. A total of 29 species were included as outgroup (with *Cococypselum condalia* Pers. as the most external outgroup species), and the sequences were downloaded from GenBank (Table 1).

A two-step approach was adopted to estimate molecular divergence times within New Caledonian lineages, following (Renner, 2005). In the first stage (‘Rubioideae dataset’) three plastid regions (the non-coding *rps16* intron, the *trnT-F* region, and the coding *ndhF*) were used for 111 taxa including representatives of the ‘Psy-Pal’ ingroup (i.e. 82 species, Table 1) and the whole ‘Rubioideae’ outgroup (i.e. 29 species). This stage allowed integrating age estimate based on the *Faramea* fossil as a calibration point. In the second stage (‘core Psy-Pal dataset’) four plastid and two nuclear ribosomal DNA regions were used for 150 species (*rps16*, *trnT-F*, *ndhF*, the inter-genic spacer *trnH-psbA*, and the internal and external transcribed spacers ITS and ETS), including all species of the ‘Psy-Pal’ ingroup (148 species) and only two species of the ‘Rubioideae’ outgroup belonging to the genus *Prismatomeris* Thwaites. The estimate of the split time between the Psychotriaceae-Palicoureeae and *Prismatomeris* species found in first stage was used as a secondary calibration point.

### 2.3. Preparation of datasets

All sequences were generated by using the DNA extraction, amplification and sequencing protocols for ITS and the four plastid regions (*ndhF*, *rps16*, *trnT-F* and *trnH-psbA*) as described in Barrabé et al. (2012). The ETS region was sequenced using the primers ETS Psy1 / 18S-ETS (Baldwin and Markos, 1998; Nepokroeff et al., 2003), and following the same protocols as for ITS. The program Sequencher v.10.1 (Gene Codes Corp., Ann Arbor, Michigan, USA) was used to assemble complementary sequencing strands and verify software base-calling. Each DNA region was initially aligned automatically (MUSCLE; [www.ebi.ac.uk/tools/msa/muscle](http://www.ebi.ac.uk/tools/msa/muscle)), and subsequently manually adjusted with MEGA5 (Tamura et al., 2011). Inversions, found in plastid regions, were removed and coded as missing data. Ambiguous regions were removed from all DNA alignments by using the BMGE software (Criscuolo and Gribaldo, 2010), following and setting as in Barrabé et al. (2012 ; Table 2). Even after this latter step, large poly A/T regions in the *rps16* sequences still remained and were manually removed.

### 2.4. Preliminary phylogenetic analyses

Preliminary single-locus and combined phylogenetic inferences were carried out using Maximum Likelihood (ML) and Bayesian Markov Chain Monte Carlo (MCMC) analyses for both datasets ('Rubioideae dataset' and 'core Psy-Pal dataset'). Best-fit models for each DNA regions were identified using jModelTest (Posada, 2008) based on the Akaike criterion (Table 2). Each dataset was partitioned to allow each locus to have its specific model parameters (Nylander et al., 2004; Ronquist and Huelsenbeck, 2003). The ML analyses were performed in RAxML (Stamatakis, 2006). To evaluate node supports a bootstrap analysis (BS; Felsenstein, 1985) was performed using 100 replicates. A clade with a BS value superior to

	'Rubioidae dataset'				'core Psy-Pal dataset'						
	<i>trnTF</i>	<i>rps16</i>	<i>ndhF</i>	<b>Total</b>	<i>trnTF</i>	<i>rps16</i>	<i>ndhF</i>	<i>trnHpsbA</i>	ITS	ETS	<b>Total</b>
<b>DNA region nature</b>	plastid	plastid	plastid gene		plastid	plastid	plastid gene	plastid	nuclear	nuclear	
<b>Number of taxa</b>	107	108	105	111	145	142	140	126	144	117	150
<b>Number of alignment characters</b>	2884	1312	2091	6287	2466	1160	2070	988	769	463	7916
<b>Similarity matrix</b>	PAM250	PAM250	PAM250		250	250	250	250	250	250	
<b>Sliding windows size</b>	1	1	3		1	1	3	1	1	1	
<b>GAP rate cut-off</b>	0.75	0.75	0.2		0.75	0.75	0.2	0.75	0.2	0.2	
<b>Number of included characters</b>	1600	705	2043	4348	1658	747	2043	388	690	407	5933
<b>Evolution models</b>	F81 + I + G	F81 + G	SYM + G		F81+G	SYM + I + G	GTR + G	F81 + G	GTR + G	GTR + I + G	

**Table 2:** Characteristics of the DNA partitions and BMGE software settings used in the phylogenetic and dating analyses of the 'Rubioidae dataset' and 'core Psy-Pal dataset'

0.95 was considered as well supported. The Bayesian MCMC analyses were set following Barrabé et al. (2012) and repeated two times. The burn-in period per run was set to  $5 \times 10^6$  generations for the ‘Rubioideae dataset’ and  $5 \times 10^6$  for the ‘core Psy-Pal dataset’. The remaining trees were used to construct a half-compatible consensus tree and its associated Bayesian posterior probabilities (PP). A clade with a PP value superior to 0.95 was considered as well supported. We checked the absence of supported incongruence (PP>0.95) between single locus analysis in both dataset before combining DNA regions, for ML, Bayesian MCMC and dating analyses.

## **2.5. Bayesian divergence ages estimates**

The temporal evolution of the *Psychotria* lineages was estimated using the Bayesian approach implemented in BEAST v.1.6.2 for both datasets (Drummond and Rambaut, 2007). DNA regions were combined, and partitions were set as in the preliminary Bayesian MCMC analyses (see above). An uncorrelated relaxed molecular clock model was selected to allow estimates of independent rate variations across branches following a lognormal distribution, because an evolution rate stable over time generally mislead divergence times hypothesis (Yoder and Yang, 2000). As the study was concerned with species-level, the Yule process was implemented for the tree prior as recommended in the BEAST manual, assuming a constant speciation rate per lineage. The mean of the branch rates (UCLD.mean) was set to follow a uniform distribution. Based on the results of preliminary combined Bayesian MCMC analyses, the taxon subsets were defined as follows. In the ‘Rubioideae’ dataset, four groups were enforced to be monophyletic: (1) the entire dataset (allowing root calibration); (2) the four species of *Faramea*; (3) the Coussareeae tribe (including the *Faramea* clade, and allowing for fossil calibration); and (4) the union of Spermacoceae Alliance and Psychotrieae Alliance. In the ‘core Psy-Pal dataset’, three groups were enforced to be monophyletic: (1) the

entire dataset; (2) both species of *Prismatomeris*; and (3) the union of Psychotriaceae and Palicoureae. To satisfy constraints of each taxon subsets, one all-compatible tree generated previously in preliminary Bayesian MCMC analysis under MrBayes v.3.1.2 (Ronquist and Huelsenbeck, 2003), and rendered ultrametric under TreeEdit v.1.0a10 (Rambaut and Charleston, 2002), was used as a starting tree. The MCMC was run for 25 million generations and sampled every 1000th generation. The analysis for each dataset was repeated four times. Convergence of runs and adequate MCMC sampling were checked using Tracer v.1.5 (Rambaut and Drummond, 2009). The first  $15 \times 10^6$  and  $10 \times 10^6$  generations of each run (for the ‘Rubioideae dataset’, and ‘core Psy-Pal dataset’, respectively) were discarded by hand as burn-in. The remaining trees were summarized using a Maximum Clade Credibility target tree in Treannotator v.1.6.2 (Drummond and Rambaut, 2007), as well as Bayesian posterior probability (PP), median height (= age estimate) and the 95% highest posterior density heights interval (95% HPD) of each node.

## **2.6. Fossil constraints and secondary calibration**

### **The ‘Rubioideae dataset’**

Two constraints were used for the ‘Rubioideae dataset’, one consisting of a fossil calibration and the other of a secondary calibration point. It has been pointed out that a multi-fossil dating approach allows better ages estimates (Renner, 2005; Sauquet et al., 2012). But in our case the incorporation of unreliable fossils could involve poor priors (Near et al., 2005; Parham et al., 2012), and so the single-fossil approach was maintained, by selecting the pollen fossil of *Faramea* (see above). Considering uncertainties of evaluating an accurate age for it, the boundary between Middle and Upper Eocene was used (37.2 Ma as according to Geological Time Scale; Gradstein and Ogg, 2004; Walker and Geissman, 2009). It was

calibrated to the *Faramaea* crown node, to avoid underestimation of nodes age estimates (Smedmark et al., 2010), and following a lognormal prior distribution.

The second calibration point was the split time between Coussareeae and the clade composed by Spermaceae and Psychotrieae Alliances, estimated from a previous study (= stem age of Coussareae; Bremer and Eriksson, 2009) and was attributed to the root to prevent unrealistic values of its age estimates (Sanders and Lee, 2007). A uniform prior distribution was calibrated by using a lower bound of 54.3 Ma and an upper bound of 76.6 Ma, that correspond to the 95 % HPD of Bremer and Eriksson (2009) with a mean value of 65.4 Ma.

### **The ‘core Psy-Pal dataset’**

The use of a secondary calibration point can led to the underestimation of divergence times (Sauquet et al., 2012) and to the accumulation of estimated error (Renner, 2005); but in absence of a reliable fossil, it is the only way to assess age estimates (Hedges and Kumar, 2004; Ho, 2007). The split time between the genus *Prismatommeris* and the Psychotrieae-Palicoureeae, estimated in the analyses of the ‘Rubioideae dataset’ was assigned to the root of this dataset, following a uniform distribution with a lower bound of 35.6 Ma and an upper bound of 58.4 Ma, corresponding to the 95% HPD with a median value estimated at 46.8 Ma (Appendices 3 & 4).

### **2.7. Net diversification rates**

To obtain an overall and conservative idea on the diversification of New Caledonian Psychotrieae-Palicoureeae lineages, net diversification rates were estimated following Magallón and Sanderson (2001). This approach allows comparing values with other New Caledonian groups of plants whose rates were provided in Pillon (2012). As New Caledonian sampling was representative of the morphological diversity across Psychotrieae-Palicoureeae,



all New Caledonian lineages were certainly delimited in this study and their first basal split assessed. The species richness of each New Caledonian lineage was assessed according to Morat et al. (2012), Barrabé et al. (accepted), and a current phylogenetic study based on a sampling that includes almost all Psychotriaceae-Palicoureeae species of the archipelago (Barrabé, unpublished data).

Equation 7 of Magallón and Sanderson (2001) was chosen to calculate net diversification rates using the median crown ages previously estimated in the BEAST analyses (for further justifications see Pillon, 2012), and using their 95% HPD to take uncertainty into account. These rates were then calculated at two extreme values of relative extinction (extinction assumed to be null, and then assumed to be drastically high, equal to 0.9) using the R packages, LASER (Rabosky, 2006) and GEIGER (Harmon et al., 2008). Net diversification rates were likewise estimated at a per-unit-area and a per-unit-log(area) following Knope et al. (2012) to allow comparisons with rapid plant diversifications from other remote islands (by using a total area of 18600 km<sup>2</sup> for lineages occurring on the whole New Caledonian archipelago or 16600 km<sup>2</sup> for those occurring only on Grande Terre).

To test if species richness varies significantly from random among the different lineages present in New Caledonia we compared the number of species in each lineage with a broken stick distribution (MacArthur, 1957) using the biodiversity calculator of Danoff-Burg. We also tested the difference in species richness between New Caledonian lineages and their sister groups using equation 3 of Slowinsky and Guyer (1993), and conservative estimates of species richness of the sister groups, assessed in Barrabé et al. (2012) and in this study.

## **2.8. Geographical distributions and ecological data**

The geographical distribution of each species of the ingroup sampling was provided at a large scale (world and centred on the Pacific region) and a fine scale (New Caledonia). The

world distribution of each species was scored from the World Checklist of Rubiaceae (Govearts et al., 2012) and plotted on the BEAST topology obtained from the ‘core Psy-Pal dataset’. The geographical range of New Caledonian species was retrieved from the databases held at the herbaria of Noumea (IRD, VIROT) and the Museum national d’Histoire naturelle, Paris (MNHN, SONNERAT). Herbarium specimen accessions were then used and their geographical coordinates were databased, error-corrected for distribution, and then incorporated into a geographical information system (GIS; ArcGis, v. 10). Three ecological GIS layers were selected and combined allowing visualization of putative ecological specializations for New Caledonian lineages, as delimited in the phylogenetic analyses. The three ecological parameters selected are generally considered to have the most influence on the geographical distribution of plants across New Caledonia (Jaffré, 1993; Morat, 1993; Pintaud and Jaffré, 2001; Veillon, 1993). They include: (1) the main types of geological substrates (three classes: volcano-sedimentary and metamorphic rocks, ultramafic, and coral limestone, as provided by the DIMENC, New Caledonia); (2) elevation (three classes: 0-300 m, 300-800 m, and > 800 m, provided by the DITTT, New Caledonia); and (3) rainfall rates (three classes: 0-1250 mm, 1250-2000 mm, and > 2000 mm, provided by Météo France, New Caledonia, mean values between 1999-2010).

## **2.9. Species distribution modelling**

Some New Caledonian Psychotriaceae-Palicoceae lineages appeared to be specialized to specific ecosystems (see results section). To confirm these observations, additional analyses of niche modelling were carried out using the presence-only MaxEnt Species Distribution Modelling (Phillips et al., 2006) to assess their bioclimatic requirements and give an estimate of their realized ecological niche. The three GIS ecological layers (see above) were used to set the modelling analyses. These layers were represented with a 500 m

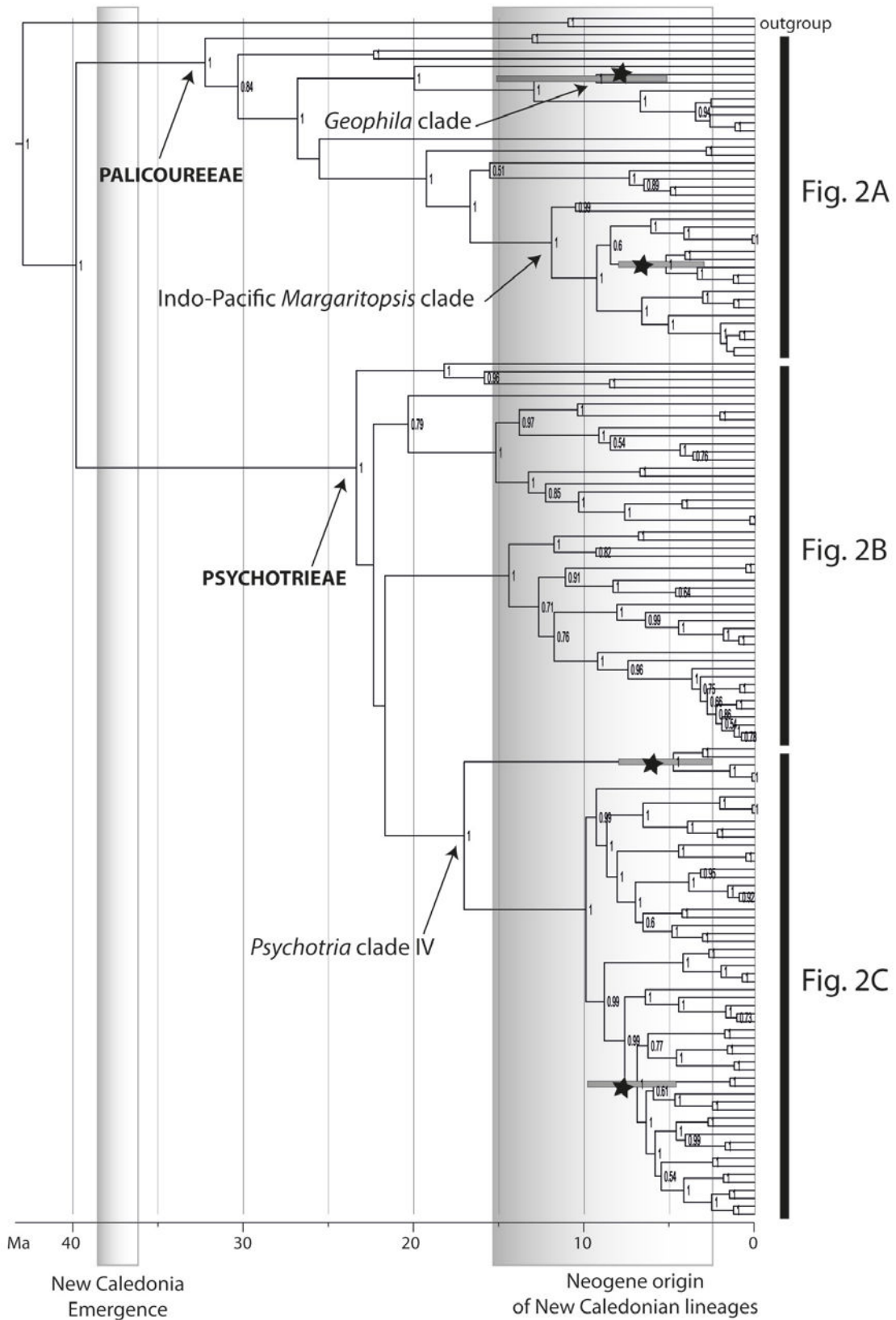
resolution. The dataset, composed of coordinates for all species of each New Caledonian lineage, was set as occurrence data to calibrate the corresponding modelling. All the features available were included in the model and 10 000 random background points were used for statistical analyses of the predictive power. We used 25% randomly selected occurrence data as a testing dataset. Suitable regularization values, included to reduce overfitting, were selected automatically by the program. Fifty iterations were performed. To evaluate the relative contribution of each variable to the model we ran the jackknife test of variable importance.

### 3. Results

The BEAST analyses of both datasets yield no supported incongruence in the phylogenetic topologies for the non-constrained nodes, and are congruent with those of ML and Bayesian MCMC combined analyses (Appendices 1, 2, 3; Fig. 1). Only the phylogenetic results of the ‘core Psy-Pal dataset’ will be presented and discussed hereafter (Figs. 1, 2A, 2B, 2C). These analyses reveal the existence of four New Caledonian Psychotriaceae-Palicooureaceae lineages, of which three are supported as monophyletic (PP=1; Fig. 1). Two lineages belong to Palicooureaceae. The first is composed of a single non-endemic species, *Geophila repens* (L.) I.M.Johnst., which has a pantropical distribution (Fig. 2A). The second, the *Margaritopsis* clade NC, includes four New Caledonian species and a Vanuatu species (*Psychotria* sp. [V]; Fig. 2A). Two lineages belong to Psychotriaceae (*Psychotria* s.s.) and are endemic to New Caledonia (*Psychotria* clade NC1 and *Psychotria* clade NC2, Fig. 2C).

#### 3.1. Phylogeny of Psychotriaceae-Palicooureaceae and clades geographical distributions

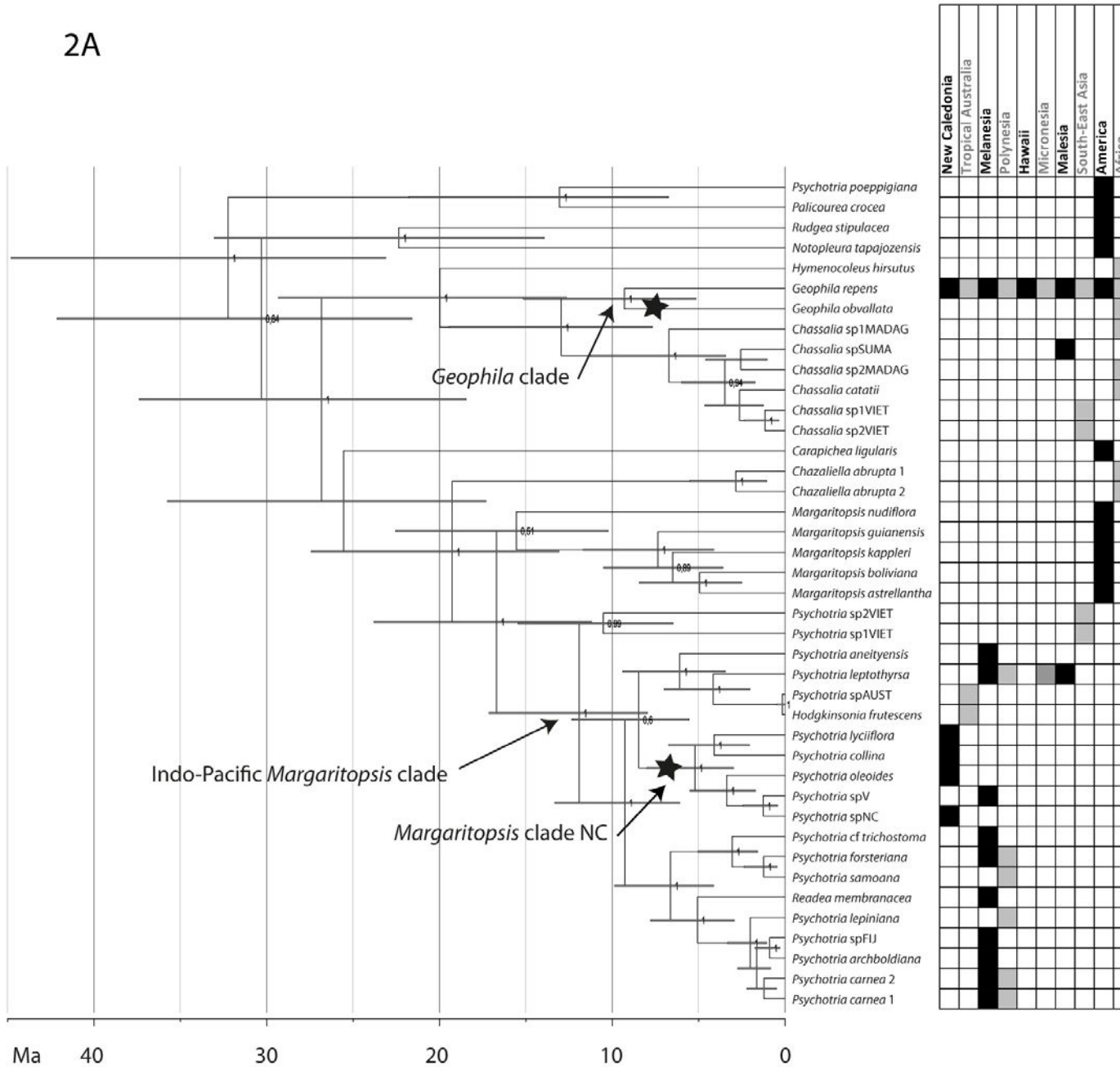
Within Palicooureaceae, the phylogenetic analyses retrieve the seven well-supported major lineages of Barrabé et al. (2012; PP > 0.95; Fig. 2A). Among them, the *Geophila* clade



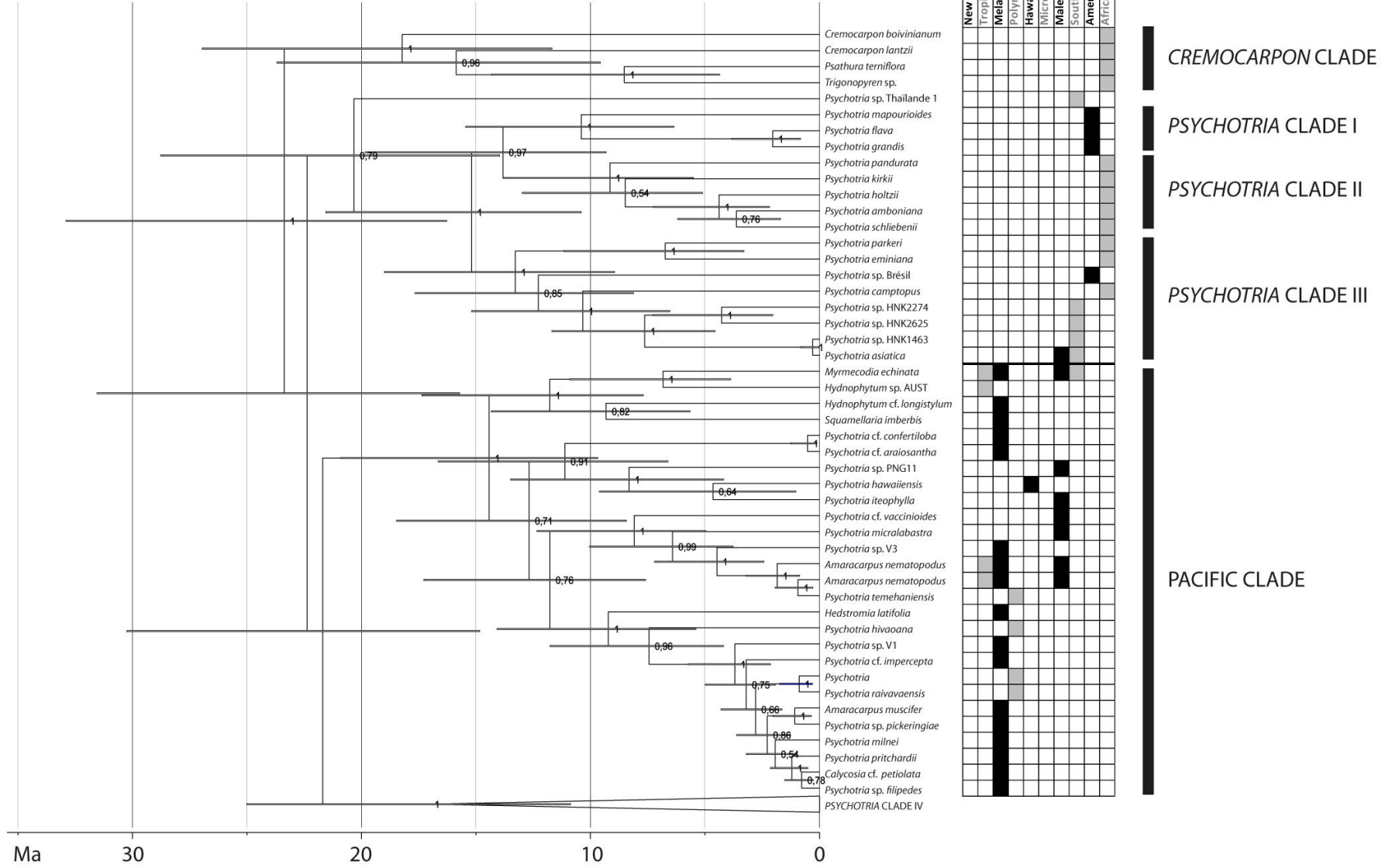
**Figure 1:** Maximum credibility clade chronogram of tribes Palicoureeae and Psychotrieae resulting from the BEAST dating analysis of the ‘core Psy-Pal dataset’. Bayesian posterior probabilities (PP) are indicated for each node when superior to 0.5. Stars indicate New Caledonian lineages. Grey node bars correspond to the 95% HPD and are only provided for clades that include New Caledonian species.

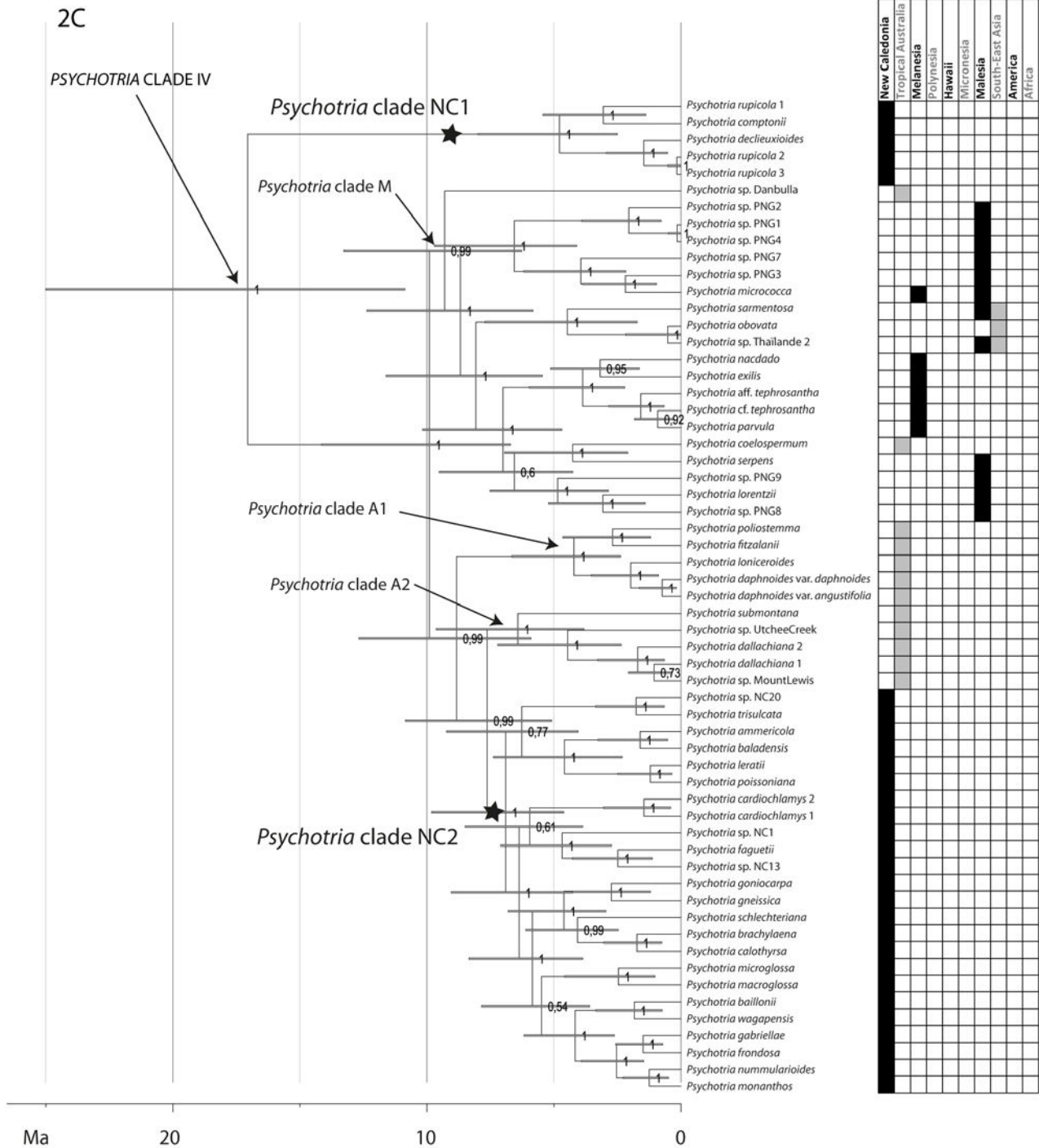
is composed of *G. obvallata* Didr., sampled in Africa, and *G. repens*, sampled in Vanuatu but occurring also in New Caledonia (PP=1; Fig. 2A). The Indo-Pacific *Margaritopsis* clade includes, with a high support value, the *Margaritopsis* clade NC (PP=1). Within Psychotriaceae six major lineages are highly supported: *Cremocarpon* clade, Pacific clade, *Psychotria* clades I, II, III and IV sensu Andersson (PP=1; Figs. 2B, 2C; Andersson, 2002a). The *Cremocarpon* clade includes species of the genera *Cremocarpon* (including the type species *C. boivinianum* Baill.), *Psathura* and *Trigonopyren* (PP=1; Fig. 2B) from Madagascar and neighbouring islands. *Psychotria* clades I, II and III form a well supported monophyletic group (PP=1), which includes species from the Neotropics, Africa and South-East Asia. The Pacific clade encompasses species from South-East Asia, Malesia and the Pacific Islands, which are currently assigned to the genera *Amaracarpus*, *Calycosia*, *Hedstromia*, *Hydnophytum*, *Myrmecodia*, *Psychotria*, and *Squamellaria* (PP=1; Fig. 2B). No members of the Pacific clade are found in New Caledonia. *Psychotria* clade IV, well-supported (PP = 1), groups species that extend from South-East Asia, Malesia and South-West Pacific, and especially from New Caledonia (Fig. 2C). *Psychotria* clade NC1 is composed of three New Caledonian species, *P. comptonii* S.Moore, *P. declieuxioides* S.Moore and *P. rupicola* (Baill.) Schltr. (PP=1), and is placed as sister to all other species of *Psychotria* clade IV (PP=1). *Psychotria* clade NC2 (PP=1) includes all the other New Caledonian species of the sampling, i.e. 23 species. Based on the preliminary results of a phylogenetic study focusing on all species of Psychotriaceae-Palicoureeae in the archipelago (Barrabé, unpublished data), this clade should encompass all the remaining New Caledonian species (described and undescribed) currently placed under the genus *Psychotria*, and consequently would include ca. 78 species. *Psychotria* clade NC2 is well-supported as sister to the Australian *Psychotria* clade A2 (Fig. 2C; PP=0.99). These two latter clades are placed as sister to the Australian *Psychotria* clade A1 (PP=0.99).

2A



2B





**Figure 2:** Details of the maximum clade credibility chronogram of tribes Palicoureeae and Psychotrieae resulting from the BEAST dating analysis of the ‘core Psy-Pal dataset’. Bayesian posterior probabilities (PP) are indicated for each node when superior to 0.5. Stars indicate New Caledonian lineages. Grey node bars correspond to the 95% HPD. The geographical distribution of each taxa of the sampling is provided and follows the biogeographical units of Mueller-Dombois & Fosberg (1998) and Keppel & al. (2009). 2A: chronogram of Palicoureeae. 2B: chronogram of Psychotrieae, part I (*Cremocarpon* clade, Pacific clade, *Psychotria* clade I, II and III). 2C: chronogram of Psychotrieae, part II (*Psychotria* clade IV).



### 3.2. Divergence time estimations and net diversification rates

The median divergence time estimates are 12.96, 8.47, 17.06 and 7.63 Ma for the stem nodes of *Geophila* clade, *Margaritopsis* clade NC, *Psychotria* clade NC1 and *Psychotria* clade NC2, respectively; and for the crown nodes 9.3, 5.21, 4.78 and 6.69 Ma, respectively (Figure 1, Table 3 Appendix 3 & 4).

Net diversification rates estimated from median crown ages are 0.133, 0.145 and 0.55 species / Ma for *Margaritopsis* clade NC, *Psychotria* clade NC1 and *Psychotria* clade NC2, respectively for a null extinction, and 0.039, 0.04, and 0.32 species / Ma, respectively for a high extinction (Table 4). No rate is provided for New Caledonian *Geophila* lineage because it includes only one non-endemic species. With respect to per-unit-area, diversification rates are estimated to be between  $1.36 \times 10^{-6}$  -  $1.25 \times 10^{-5}$ ,  $1.49 \times 10^{-6}$  -  $1.25 \times 10^{-5}$ ,  $1.16 \times 10^{-5}$  -  $4.27 \times 10^{-5}$  species / Ma / km<sup>2</sup>, respectively (Table 4). At a per-unit-log(area), diversification rates are estimated to be between  $0.26 \times 10^{-2}$  and  $0.23 \times 10^{-1}$ ,  $0.26 \times 10^{-2}$  and  $0.28 \times 10^{-1}$ ,  $0.22 \times 10^{-1}$  and  $0.81 \times 10^{-1}$  species / Ma / (log)km<sup>2</sup>, respectively (Table 4).

The species distribution among the four lineages differs significantly from a broken stick distribution ( $p=0.0009$ ). Only the clade NC2 has significantly more species than its sister group A2 ( $p=0.049^*-0.105$ ; Table 4; test of Slowinsky and Guyer, 1993), which comprises four (Fig. 2C) to nine species (i.e. all non-climbing Australian *Psychotria* less the four species of clade A1; Cooper and Cooper, 2004). The sister-clade of the *Margaritopsis* clade NC is composed of four to 34 species, depending on its phylogenetic placement: its recovery was ambiguous within the Indo-Pacific *Margaritopsis*, including four if sister to *leptothyrsa* group, and 34 if sister to all remainder species from the area (Barrabé et al., 2012). In all cases *Margaritopsis* clade NC has therefore no more species than its sister-group ( $p=0.57-0.91$ ; Table 4). As the sister-group of clade NC1, composed of all remainder species of *Psychotria* clade IV, has more species (i.e. at least 136), the test was assessed for the

	Stem age (Ma)	95 % HPD stem age (Ma)	Crown age (Ma)	95 % HPD crown age (Ma)
<b>Palicoureeae</b>	39.81	30.55-54.43	32.24	23.1-44.8
<b><i>Geophila</i> clade</b>	12.96	7.67-19.44	9.3	5.15-15.15
<b>Indo-Pacific <i>Margaritopsis</i> clade</b>	11.92	7.96-17.14	9.27	6.09-13.33
<b><i>Margaritopsis</i> clade NC</b>	8.47	5.56-12.33	5.21	2.97-7.99
<b>Psychotrieae</b>	39.81	30.55-54.43	23.37	16.27-32.9
<b><i>Cremocarpon</i> clade</b>	23.37	16.27-32.9	18.22	11.67-26.96
<b>Pacific clade</b>	21.69	14.84-30.24	14.43	9.67-20.9
<b><i>Psychotria</i> clade I</b>	13.82	9.31-19.84	10.4	6.35-15.46
<b><i>Psychotria</i> clade II</b>	13.82	9.3-19.84	9.15	5.5-13.82
<b><i>Psychotria</i> clade III</b>	15.19	10.4-21.57	13.28	8.94-19
<b><i>Psychotria</i> clade IV</b>	21.69	14.84-30.24	17.06	10.86-25.01
<b><i>Psychotria</i> clade NC1</b>	17.06	10.86-25.01	4.78	2.5-7.99
<b><i>Psychotria</i> clade A1</b>	8.84	5.9-12.68	4.21	2.37-6.66
<b><i>Psychotria</i> clade A2</b>	7.63	5.09-10.85	6.42	3.82-9.64
<b><i>Psychotria</i> clade NC2</b>	7.63	5.09-10.85	6.69	4.62-9.82

**Table 3:** Divergence age estimates resulting from BEAST dating analysis of the ‘core Psy-Pal dataset’.

	<i>Geophila repens</i>	<i>Margaritopsis</i> clade NC	<i>Psychotria</i> clade NC1	<i>Psychotria</i> clade NC2
<b>Number of species</b>	1	4	4	78
<b>Phylogenetic status</b>	N/A	paraphyletic (1 Vanuatu species)	monophyletic	monophyletic
<b>Life mode</b>	creeping herbs with stolons	shrubs to small trees	shrubs to small trees	shrubs to small trees
<b>Fruits type</b>	drupe	drupe	dry, schizocarps	drupe
<b>Dispersal mode</b>	endozoochory	endozoochory	barochory	endozoochory
<b>Substrates</b>	ultramafic, sedimentary, volcanic	ultramafic, sedimentary, volcanic, limestone, etc.	ultramafic	ultramafic, sedimentary, volcanic, limestone, etc.
<b>Vegetation types</b>	rainforest	rainforest, dry forest, maquis, etc.	maquis	rainforest, dry forest, maquis, etc.
<b>Stem age (Ts, Ma)</b>	9.3	8.47	17.06	7.63
<b>95% HPD stem age (Ma)</b>	[5.15-15.15]	[5.56-12.33]	[10.86-25.01]	[5.09-10.85]
<b>Crown age (Tc, Ma)</b>	N/A	5.21	4.78	6.69
<b>95% HPD crown age (Ma)</b>	N/A	[2.97-7.99]	[2.5-7.99]	[4.62-9.82]
<b>Ts-Tc (Ma)</b>	N/A	3.26	12.28	0.94
<b><u>Net diversification rates</u></b>				
<b>median crown age, extinction=0 (species / Ma)</b>	N/A	0.133	0.145	0.55
<b>median crown age, extinction=0.9 (species / Ma)</b>	N/A	0.039	0.04	0.32
<b>95% HPD crown age, extinction=0 (species / Ma)</b>	N/A	[0.087-0.23]	[0.087-0.28]	[0.37-0.79]

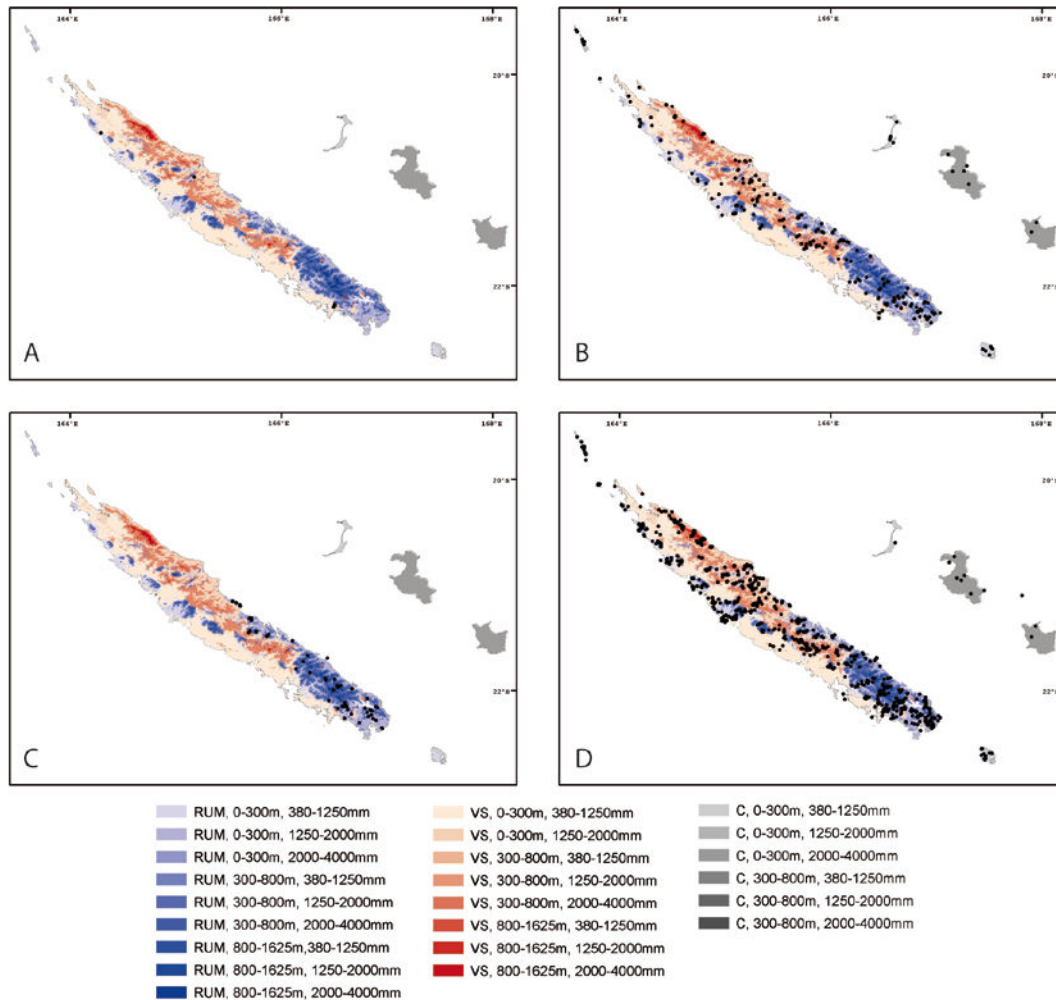
<b>95% HPD crown age, extinction=0.9 (species / Ma)</b>	N/A	0.025-0.068	0.025-0.081	0.215-0.46
<b>per-unit-area (species / Ma / km<sup>2</sup>)</b>	N/A	$1.36 \times 10^{-6} - 1.25 \times 10^{-5}$	$1.49 \times 10^{-6} - 1.25 \times 10^{-5}$	$1.16 \times 10^{-5} - 4.27 \times 10^{-5}$
<b>per-unit-log(area) (species / Ma / (log)km<sup>2</sup>)</b>	N/A	$0.26 \times 10^{-2} - 0.23 \times 10^{-1}$	$0.26 \times 10^{-2} - 0.28 \times 10^{-1}$	$0.22 \times 10^{-1} - 0.81 \times 10^{-1}$
<b><u>Test of Slowinsky &amp; Guyer</u></b>				
<b>richness of sister-clade</b>	N/A	4 or 34	at least 136	4 or 9
<b>p-value</b>	N/A	0.57-0.91	0.98 (reverse p-value of the sister-clade = 0.027*)	0.049*-0.105

**Table 4:** Biological, ecological and diversification characteristics of the four New Caledonian lineages.

former clade ( $p=0.027^*$ ; Table 4). The clade NC1 therefore has significantly fewer species than its sister-group.

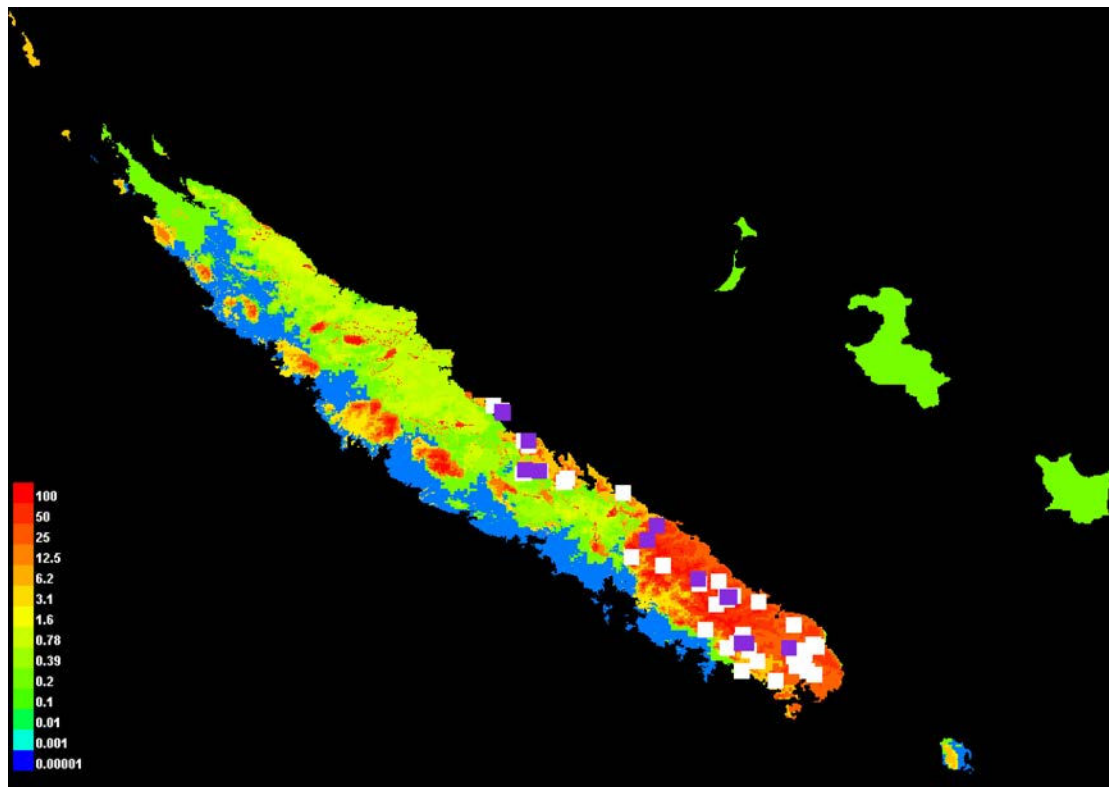
### **3.3. Distribution, ecology of New Caledonian clades and niche modelling**

The geographical range of New Caledonian species is shown in Figure 3. Species of both *Margaritopsis* clade NC and *Psychotria* clade NC2 are widely distributed over the whole New Caledonian archipelago (i.e. Grande Terre, and also Loyalty Islands in the former clade) and occupy a large range of ecological niches. They extend from sea level to high elevations, in localities with low to high rainfall rates, and on all kinds of soils (Fig. 3). The four species of *Psychotria* clade NC1 are strictly restricted to ultramafic soils of the southeastern part of Grande Terre (Fig. 3C). They are further specialized to a specific shrubby vegetation type (called maquis miniers; obs. pers. of the first author). The unique species of *Geophila* occurring in New Caledonia (i.e. *G. repens*) is only recorded from four locations in southeastern, northwestern and northeastern parts of Grande Terre, on both ultramafic and volcano-sedimentary soils (Fig. 3).



**Figure 3:** Geographical range of the four Psychotriaceae-Palicoureae lineages in New Caledonia. Each rectangle indicates a special ecological niche and register from left to right: rocks (RUM: ultramafic, in blue; VS: volcano-sedimentary, in red; C: coral limestone, in grey), elevation range, rainfall rates range. A: *Geophila* clade; B: *Margaritopsis* clade NC; C: *Psychotria* clade NC1; D: *Psychotria* clade NC2.

Analyses of niche modelling using MaxEnt were only computed for *Psychotria* clade NC1, as it is the only lineage (of the four studied here) that is specialized to a specific ecosystem. The results reveal that its fundamental ecological niche is not restricted to the southeastern part of Grande Terre and extends to the ultramafic isolated massifs of the northwestern coast (Fig 4).



**Figure 4:** Realized ecological niche of *Psychotria* clade NC1, resulting from modelling analysis in the Maxent software. White and purple squares indicate occurrences of species of the clade (purple squares are those used to test the modelling). The color code shown on the left corresponds to the probability distribution.

## 4. Discussion

### 4.1. Multiple and simultaneous Neogene colonisations of New Caledonia by Psychotrieae-Palicoureeae lineages

Four major clades of Psychotrieae-Palicoureeae are retrieved within the Indo-Pacific region (Figs. 2A, 2B, 2C): *Geophila* clade (ca. 10 species; Govearts et al., 2012; Piesschaert, 2001), Indo-Pacific *Margaritopsis* clade (ca. 50 species; Barrabé et al., 2012), *Psychotria* clade IV (> 140 species; this study) and Pacific clade (> 340 species; Andersson, 2002a; Davis and Bridson, 2001, 2004; Govearts et al., 2012; Huxley and Jebb, 1991). The first three clades have successfully colonized and settled

in New Caledonia (in the case of *Psychotria* clade IV two independent New Caledonian lineages were recovered), whereas the Pacific clade has colonized the whole region with the exception of New Caledonia (Fig. 2B).

Psychotriaceae-Palicoceae have colonized the archipelago several times, as observed for *Diospyros* (Duangjai et al., 2009), *Phyllanthus* (Kathriarachchi et al., 2006), *Syzygium* (Biffin et al., 2006) and *Planchonella* (Swenson et al., 2007). The four colonizations of the Psychotriaceae-Palicoceae were simultaneous (see estimates of crown ages; Table 4) and occurred between the Late Miocene and Pliocene, long after the marine-emergence of the Grande Terre (Fig. 1). This tempo of colonization is in agreement with recent studies (Cruaud et al., 2012; Pillon, 2012), but is relatively recent compared to other groups, e.g. *Pycnantha* whose origins were estimated contemporary to the New Caledonian terrestrial emergence (Bartish et al., 2011). The simultaneity of their arrivals and settlements in the archipelago could be the result of an intense environmental change that occurred during the Neogene. This would have implied the replacement of plant species still established by the newly competitive colonizers from the Psychotriaceae-Palicoceae (Pillon, 2012).

## **4.2. Colonisations and establishment in New Caledonia**

### **4.2.1. Differential successes in colonisation**

New Caledonia is considered as a remote island and therefore its colonisation implies several plants adaptations favouring e.g. long-distance dispersals (Carlquist, 1967). The *Geophila*, Indo-Pacific *Margaritopsis* and *Psychotria* NC2 clades have drupaceous fruits, suggesting a dispersal by endozoochory (Bremer and Eriksson, 2009). This dispersal mode is generally considered as more successful for tropical



islands (Carlquist, 1967; Givnish, 2010; Howe and Smallwood, 1982), and therefore could have conferred high dispersal abilities to these lineages to spread massively into the Indo-Pacific region (except in the case of the *Psychotria* clade NC2; Figs. 2A, 2C). The size of their fruits does not exceed 2 cm long (Barrabé, unpublished data), assuming that the dispersal of these taxa is not associated with large birds (Carpenter et al., 2003), and not conditioned by the size of their biotic vectors, explaining their success to colonize the archipelago. Otherwise *Psychotria* clade NC2 originated certainly from Australia (as suggested by the basal Australian grades of clades A1 and A2; Fig. 2C), as recorded for several New Caledonian families: Ebenaceae (Duangjai et al., 2009), Ericaceae (Wagstaff et al., 2010), Sapindaceae (Buerki et al., 2012a) and Sapotaceae (Bartish et al., 2005; Swenson et al., 2008; Swenson et al., 2007).

The success of the arrival of *Psychotria* clade NC1 in New Caledonia is more difficult to explain than the three other lineages given the schizocarpic nature of its fruits. These dried fruits are certainly dispersed by barochory (Bremekamp, 1958) with known limitations if no association with a second dispersal mode is recorded (Castro et al., 2010). These convergent fruits are only recorded in this lineage and in *Cremocarpon* clade for the whole Psychotrieae-Palicooureeae and could explain their limited range distributions to New Caledonia and the West Indian Ocean, respectively (Bremekamp, 1958; Piesschaert, 2001). However the previous hypothesis suggesting a close relationship between the Malagasy/Comoran *Cremocarpon* and New Caledonian species of *Psychotria* can be confidently ruled out based on our results (Figs. 2B, 2C; Bremekamp, 1958; Piesschaert, 2001). The fruits of *Psychotria* clade NC1 could have lost their dispersibility after successfully colonizing New Caledonia and further investigations of retracing the evolution of morphological characters will have to be conducted (i.e. evolution from ancestral drupes to extant schizocarps;

Carlquist, 1967). Otherwise this colonization could have been then implied by hazardous or punctual events, such as transport via air currents and / or tropical depressions (Gillespie et al., 2012).



**Figures 5:** Examples of fruits types encountered in the four New Caledonian lineages and the Pacific clade. A: *Geophila* clade. - B, C: *Margaritopsis* clade NC. - D, E, F: *Psychotria* clade NC1. - G, H: *Psychotria* clade NC2. - I: Pacific clade.

#### 4.2.2. The Pacific clade, failure to disperse or settle in New Caledonia?

The Pacific clade successfully dispersed all over the Indo-Pacific region implying endozoochory (Andersson, 2002a; Piesschaert, 2001), but is absent from New Caledonia (Fig. 2B). The Pacific clade represents one of the most species-rich lineages of Psychotriaceae-Palicoureeae in this area (Andersson, 2002a; Nepokroeff et

al., 1999) and could have diversified rapidly and massively as shown in the genus *Cyrtandra* J.R.Forst. & G.Forst. (Clark et al., 2009; Cronk et al., 2005). Interestingly, this pattern is also recovered in several other lineages of angiosperms: e.g. *Begonia* L. (Begoniaceae; Thomas et al., 2012), *Cyrtandra* (Gesneriaceae; Clark et al., 2009; Cronk et al., 2005), Zingiberaceae (Kress et al., 2002), *Mussaenda* L. and *Neonauclea* Merr. - *Myrmeconuclea* Merr. clades (Rubiaceae; Alejandro et al., 2005; Razafimandimbison et al., 2005). However, its diversification, which started around ca. 14.4 Ma, could have been promoted by the abrupt warming of Mid-Miocene Climatic Optimum (Böhme, 2003), as observed for several plant lineages (Buerki et al., 2012b; Tolley et al., 2008; Zhou et al., 2012), or by the recent emergence of numerous Pacific islands (Neill and Trewick, 2008; Clark et al., 2009).

The failure of establishment of this clade in New Caledonia is probably more linked to environmental and local specificities than a defective dispersal. Its species are shrubs and small trees or epiphytes, mostly recorded from rainforests understories (e.g. Lorence and Wagner, 2005; Smith and Darwin, 1988; Sohmer, 1988; Sohmer and Davis, 2007). Even if older than the four New Caledonian Psychotriaceae-Palicooureae, the unsuccessful settlement of this clade on the island could be explained by ecological niche competition (Silvertown, 2004; Silvertown et al., 2005). The understory niche may have been occupied by the other lineages of *Psychotria*, which colonized New Caledonia before the Pacific clade, thus preventing its establishment when it reached the archipelago. This situation is paralleled in Gesneriaceae, where the shrubby genus *Coronanthera* Vieill. ex C.B.Clarke successfully settled in the whole archipelago, and the widely distributed *Cyrtandra* failed to colonize except a single species restricted to the Loyalty islands (Morat et al., 2012). More than 140 species of Pacific clade are epiphytes (e.g. subtribe

Hydnophytinae; Govearts et al., 2012; Huxley and Jebb, 1991) whose growth requires high rainfall rates. The weather in New Caledonia is drier than in neighbouring islands (Jaffré, 1993; Morat et al., 1981) and may not be favourable to ligneous epiphytes. An example outside Rubiaceae would be *Medinilla* Gaudich. ex DC. (Melastomataceae), which is also well represented in Vanuatu and Fiji, but absent in New Caledonia (Clausing and Renner, 2001; Thorne, 1969).

### **4.3. Diversifications in New Caledonia**

Species are not evenly or randomly distributed between the four Psychotriaceae-Palicooureae lineages that settled in New Caledonia as indicated by the significant deviation from the broken stick distribution. Dissimilarities observed between net diversification rates, rates per-unit-area and species richness depict different evolutionary processes that we attempt to unveil here. This will be done by assessing the importance of biotic and abiotic factors in shaping the current New Caledonian diversity.

#### **4.3.1. The *Geophila* lineage, failure to diversify or result of clonality?**

*Geophila* has a sparse distribution according to herbarium records, which may be partly explained by undercollection of this discrete low understory herbaceous plant. Nevertheless it seems indifferent to soil type and rainfall (Fig. 3). All species of the genus *Geophila* are creeping herbs growing on the forest floor layer, and develop stolons suggesting the importance of vegetative reproduction (Piesschaert, 2001; Robbrecht, 1975). Despite some previous studies at a large scale (Piesschaert et al., 1999; Piesschaert et al., 2001), the taxonomy of the group remains unclear, especially for New Caledonia. However the New Caledonian richness of the lineage is in

harmony with all other Pacific islands, as only *G. repens* has been recorded in these areas. This low diversity reflects a global trend since the world extent of *Geophila* is no more than 30 species (Govearts et al., 2012; Piesschaert, 2001), suggesting a low diversification of the genus under all tropics. It seems that the *Geophila* lineage is unable to diversify in New Caledonia and the Pacific islands, due to unknown constraints to us at the present time, but that could imply local factors or clonality and high dispersal ability.

#### **4.3.2. The *Margaritopsis* clade NC, a lineage in transit, moderately diversified**

The species richness of *Margaritopsis* clade NC is low but similar and harmonic to that of each archipelago of the Indo-Pacific region, especially the Pacific islands (e.g. three species in Vanuatu, eight in Fiji, and eight in Samoa; Barrabé et al., 2012). Furthermore the group possesses a high ecological plasticity and high dispersal abilities inside New Caledonia (all species widespread, frequently encountered, with no micro-endemics recorded; Fig. 3; Barrabé, unpublished), and likewise outside (e.g. Vanuatu; Fig. 2A). However, this lineage shows a low rate of diversification in New Caledonia (ca. 0.13 species / Ma, for a null extinction) similar to those inferred for *Pycnandra* and *Dacrydium* (Espeland and Murienne, 2011; Pillon, 2012). The ability of this clade to disperse is higher than that to diversify massively and locally, despite a propensity to occupy a wide range of ecological niches. This pattern could be the signature of an opportunist lineage in transit that has the ability to be rapidly reactive to environmental shifts. When the lineage reaches an island, it settles *in situ*, followed by a moderate diversification but with high area occupancy, and then disperses to new archipelagos (Barrabé et al., 2012).

#### 4.3.3. The *Psychotria* clade NC1, a relictual lineage

The stem age of *Psychotria* clade NC1 is older than the three other New Caledonian lineages (Middle Miocene vs. Late Miocene; Fig. 2C). Its sister-group has a wide geographical distribution (i.e. the whole Indo-Pacific region). These phylogenetic characteristics argue to designate it as a ‘relictual lineage’ within *Psychotria* clade IV (‘broom and handle’ clade; Crisp and Cook, 2009), as it does not possess close parent in the region. This group could have been sister to an Australian lineage, now extinct. The number of species of clade NC1 is significantly less rich than its sister-group (i.e. a high disharmony), indicating a deceleration of its speciation rate. Further its low species richness, slow net diversification rate (ca. 0.14 species / Ma, for a null extinction, and similar to that estimated for *Margaritopsis* clade NC) and young crown age invokes the question of whether this lineage was going extinct and its diversification has only recently been initiated, after a phase of equilibrium.

The narrow distribution of this clade is surprising (i.e. restricted to the southeastern part of the Grande Terre on ultramafic soils; Fig. 3) since ecological niche modelling analyses inferred a larger favourable distribution range, which extended to the northwestern part of the island (Fig. 4). The narrow distribution of this lineage is therefore more probably linked with a defective and unusual dispersal mode than with a restrictive ecological specialization (Fig. 4). In any case this clade is not ecologically diverse and is not able to disperse, which greatly reduces its chances of diversification.

#### 4.3.4. The *Psychotria* clade NC2, an explosive diversification

The diversification of *Psychotria* clade NC2 has been explosive in the archipelago (i.e. 78 species), but this is not the case for other Pacific islands. It reflects a high disharmony in species richness. Furthermore, the lineage is remarkably present in ecosystems on ultramafic substrates (60% of the species, and 30% which are exclusive to them; Barrabé, unpublished) and contains one nickel hyperaccumulating species (Jaffré and Schmid, 1974). Species would have been pre-adapted to these soils when they colonized the island from Australia (Pillon et al., 2010), as observed for *Codia* Forst. (14 species vs. the single species of *Callicoma* Andrews; Bradford and Barnes, 2001) or *Dracophyllum* Labill. (nine species vs. four; Wagstaff et al., 2010). Besides, the number of species of *Psychotria* clade NC2 is significantly richer than its sister-group, indicating an acceleration of its speciation rate. The intense aridification of Australia during the Neogene, resulting in the contraction of the aseasonal-wet biomes (Bowman et al., 2010; Byrne et al., 2011; Byrne et al., 2008), would have led to massive plants extinction on the continental island, and range contraction for certain species as Australian *Psychotria* (Crisp et al., 2004), whereas others would have diversified in other islands where ecological niches were more favourable.

The pace of diversification of *Psychotria* clade NC2 is otherwise ca. four times higher than in the other New Caledonian Psychotrieae-Palicooureeae lineages (even more for a drastic extinction) and represents the highest rates for plants on the island (diversification rate of 0.55, for a null extinction; Table 4; Pillon, 2012). It is similar to other insular rapid plant diversifications, because its per-unit-area and per-unit-log(area) rates are similar to those inferred for Hawaiian *Bidens* L. and Macaronesian *Echium* L. (Knopé et al., 2012). Based on a novel dating from Baker

and Couvreur (2012), the net diversification rates of New Caledonian Palms, previously suggested as the fastest plant diversification of the archipelago (Pillon, 2012), are now lower: 0.11 species / Ma for *Clinosperma* Becc. - *Cyphokentia* Brongn. (crown age of ca. 9.6 Ma), 0.22 species / Ma for *Burretiokentia* Pichi Sermolli - *Cyphophoenix* H. Wendl. ex Hook. f. (ca. 6.7 Ma), 0.29 species / Ma for *Chambeyronia* Vieill. ex Brongn. & Gris - *Kentiopsis* Brongn. (3.8 Ma). To our knowledge, *Psychotria* NC2 clade is therefore the most recent, rapid and largest diversification of any group of plants in New Caledonia. It could be the result of a 'non-adaptive radiation' (Sanderson, 1998), as there is not a high rate of morphological specialization associated with specific ecological adaptations is observed.

#### **4.4. *Psychotria*, the largest plant diversification in New Caledonia**

Even considering only the 78 species of the clade NC2, *Psychotria* is still the second largest plant genus in New Caledonia. Even with the inclusion of *Piliocalyx* Brongn. & Gris (eight species) in *Syzygium* (69 species), this genus is still smaller and colonised New Caledonia at least four times: twice for the group I, once for the group II and once for group IV (Biffin et al., 2006). Therefore, there is probably no endemic clade of *Syzygium* comparable in size to clade NC2. The next largest genera are *Eugenia* L. (54 species), *Pycnandra* (52 species) and *Pittosporum* Banks ex Gaertn. (45 species; Morat et al., 2012). There are very few confirmed cases of clades composed of several endemic genera, as they all belong to palms (Pintaud and Baker, 2008) except *Morierina* Vieill. - *Thiollierea* Montrouz. (Barrabé et al., 2011; Motley et al., 2005) and *Gongrodiscus* Radlk. - *Storthocalyx* Radlk. (Buerki et al., 2012a), in both cases with significantly fewer species.



The only other possible larger plant diversification in New Caledonia is *Phyllanthus* (Phyllanthaceae). Schmid (1991) distinguished seven groups among New Caledonian species and the phylogenetic studies of Kathriarachchi et al. (2006) included members of all groups except group 3 (two species). They recovered four apparently monophyletic and distinct New Caledonian lineages: group 1 (two species, *P. chrystanthus* Baill. & *P. virgatus* G.Forst.), group 2 (one species, *P. urinaria* L.), group 5 (47 species, *P. pancherianus* Baill. and allies) and group 6+7 (58 species, *P. kanalensis* Baill., *P. favieri* M.Schmid and allies). ITS data placed the latter two groups far apart whereas they are sister groups in the matK analysis. Species of group 5 have twice as many chromosomes as species from group 7 (Mangenot et al., 1977), which along with phylogenetic data, suggest an allopolyploid origin of group 5, one parent being close to group 7 and the other one an unidentified and unrelated lineages, and therefore two colonizations events of New Caledonia. *Psychotria* clade NC2 is larger than either of those groups and maybe considered as the largest plant diversification in New Caledonia.

## 5. Conclusions and Perspectives

The Psychotrieae-Palicooureeae clade constitutes an interesting study model to test differential evolutionary scenarios of plants that took place in New Caledonia since its water-emergence. This study highlighted the largest plants diversification of the archipelago, and probably one of the largest on Pacific islands, surpassed only by Hawaiian Lobeliads (126 species; Givnish et al., 2009) and New Zealand *Veronica* L. (formerly *Hebe* Comm. ex Juss., 100 species; Wagstaff et al., 2002). The arrival of *Psychotria* clade NC2 in New Caledonia was rapidly followed by its diversification, and would have required unoccupied ecological niches for its large expansion on the

archipelago in such a relatively short time frame. The environmental requirements that have promoted triggered and punctuated its diversification need to be investigated to attempt explaining its evolution since the Late Miocene.

## **Acknowledgments**

We are grateful to the members of the Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Végétale Appliquées and the herbarium at IRD Nouméa (NOU), especially Gilles Dagostini, Williams Nigote, Tanguy Jaffré, Jacqueline Fambart-Tinel, Michèle Magat, Céline Grignon, Hervé Vandrot, Philippe Birnbaum, Céline Chambrey and Vanessa Hequet. We thank Yumiko Baba and Darren Crayn (Tropical Australian Herbarium of Cairns, James Cook University), Marika V. Tuiwawa, Alifereti Naikatini and Fiona Tuiwawa (South Pacific Regional Herbarium, University of the South Pacific of Suva), Isaac A. Rounds (Conservation International, Fiji), Jérôme Munzinger (IRD, Montpellier, UMR AMAP), Christopher Davidson and Sharon Christoph, Daniel and Irène Létocart, Martin Callmander and Pete Lowry (Missouri Botanical Garden, Saint Louis) for their unconditional assistance with Australian and Fijian field. We thank Clarisse Majorel and Laure Hannibal (Laboratoire des Symbioses Tropicales Méditerranéennes, IRD Nouméa) for their help in laboratory procedures; Edith Kapinos and Laszlo Csiba (Royal Botanic Gardens, Kew), Jean-Yves Meyer (Ministère de l'Education, de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche, Gouvernement de Polynésie Française, Papeete), Alyse Rothrock Kuhlman (Missouri Botanical Garden, Saint Louis), Sylvain Razafimandimbison and Birgitta Bremer (Bergius Foundation, Stockholm), Jean-Noël Labat † and Myriam Gaudeul (Museum National d'Histoire Naturelle, Paris) for assisting us with access to DNA samples. We

are grateful to Céline Gomez (IRD Noumea, UMR ESPACE) for providing help in Maxent analysis. For permission to conduct fieldworks, collect and export specimens we thank the Direction de l'Environnement of the Province Sud and the Direction du Développement économique et de l'Environnement of the Province Nord in New Caledonia, the Department of Environment and Resource Management of the Queensland Government in Australia, and the Department of Environment of the Government of Fiji. Material from Santo (Vanuatu) was collected during the Santo2006 expedition. Part of work was funded through the BIONEOCAL and ULTRABIO projects supported by a grant from the French Agence Nationale de la Recherche.

## Literature cited

Alejandro, G.D., Razafimandimbison, S.G., Liede-Schumann, S., 2005. Polyphyly of *Mussaenda* inferred from ITS and trnT-F data and its implication for generic limits in Mussaendeae (Rubiaceae). *American Journal of Botany* 92, 544-557.

Andersson, L., 2001. *Margaritopsis* (Rubiaceae, Psychotrieae) is a pantropical genus. *Systematic and Geography of Plants* 71, 73-85.

Andersson, L., 2002a. Relationship and generic circumscriptions in the *Psychotria* complex (Rubiaceae, Psychotrieae). *Systematic and Geography of Plants* 72, 167-202.

Antonelli, A., Nylander, J.A.A., Persson, C., Sanmartín, I., 2009. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106, 9749-9754.

Baker, W.J., Couvreur, T.L.P., 2012. Global biogeography and diversification of palms sheds light on the evolution of tropical lineages. II. Diversification history and origin of regional assemblages. *Journal of Biogeography* DOI: 10.1111/j.1365-2699.2012.02794.x.

Baldwin, B.G., Markos, S., 1998. Phylogenetic utility of the external transcribed spacer (ETS) of 18S-26S rDNA: congruence of ETS and ITS trees of *Calycadenia* (Compositae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 10, 449-463.

Barrabé, L., Buerki, S., Mouly, A., Davis, A.P., Munzinger, J., Maggia, L., 2012. Delimitation of the genus *Margaritopsis* (Rubiaceae) in the Asian, Australasian and Pacific region, based on molecular phylogenetic inference and morphology. *Taxon* 61, 1251-1268.

- Barrabé, L., Mouly, A., Florence, J., accepted. Psychotriae (Rubiaceae) neocaledonicarum specierum nomenclator. Adansonia.
- Barrabé, L., Mouly, A., Lowry II, P.P., Munzinger, J., 2011. A morphological phylogenetic study of *Bikkia* (Rubiaceae): polyphyly necessitates reinstatement of the endemic New Caledonian genus *Thiollierea*. Adansonia, ser. 3 33, 115-134.
- Bartish, I.V., Antonelli, A., Richardson, J.E., Swenson, U., 2011. Vicariance or long-distance dispersal: historical biogeography of the pantropical subfamily Chrysophylloideae (Sapotaceae). Journal of Biogeography 38, 177-190.
- Bartish, I.V., Swenson, U., Munzinger, J., Anderberg, A.A., 2005. Phylogenetic relationships among New Caledonian Sapotaceae (Ericales): Molecular evidence for generic polyphyly and repeated dispersal. American Journal of Botany 92, 667-673.
- Biffin, E., Craven, L.A., Crisp, M.D., Gadek, P.A., 2006. Molecular systematics of *Syzygium* and allied genera (Myrtaceae): evidence from the chloroplast genome. Taxon 55, 79-94.
- Böhme, M., 2003. The miocene climatic optimum: evidence from ectothermic vertebrates of Central Europe. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology 195, 389-401.
- Bowman, D.M.J.S., Brown, G.K., Braby, M.F., Brown, J.R., Cook, L.G., Crisp, M.D., Ford, F., Haberle, S., Hughes, J., Isagi, Y., Joseph, L., McBride, J., Nelson, G., Ladiges, P.Y., 2010. Biogeography of the Australian monsoon tropics. Journal of Biogeography 37, 201-216.
- Bradford, J.C., Barnes, R.W., 2001. Phylogenetics and classification of Cunoniaceae (Oxalidales) using chloroplast DNA sequences and morphology. Systematic Botany 26.
- Bremekamp, C.E.B., 1958. Monographie des genres *Cremocarpon* Boiv. ex Baill. et *Pyragra* Brem. (Rubiaceae). Candollea 16, 147-177.
- Bremer, B., 2009. A review of molecular phylogenetic studies of Rubiaceae. Annals of the Missouri Botanical Garden 96, 4-26.
- Bremer, B., Eriksson, T., 2009. Time tree of Rubiaceae: phylogeny and dating the family, subfamilies, and tribes. International Journal of Plant Sciences 170, 766-793.
- Buerki, S., Forest, F., Callmänder, M.W., Devey, D.S., Munzinger, J., 2012a. Phylogenetic inference of New Caledonian lineages of Sapindaceae: molecular evidence requires a reassessment of generic circumscriptions. Taxon 61, 109-119.
- Buerki, S., Jose, S., Yadav, S.R., Goldblatt, P., Manning, J.C., Forest, F., 2012b. Contrasting biogeographic and diversification patterns in two mediterranean-type ecosystems. PLoS ONE 7, e39377.
- Byrne, M., Steane, D.A., Joseph, L., Yeates, D.K., Jordan, G.J., Crayn, D., Aplin, K., Cantrill, D.J., Cook, L.G., Crisp, M.D., Keogh, J.S., Melville, J., Moritz, C., Porch, N., Sniderman, J.M.K., Sunnucks, P., Weston, P.H., 2011. Decline of a biome: evolution, contraction, fragmentation, extinction and invasion of the Australian mesic zone biota. Journal of Biogeography 38, 1635-1656.
- Byrne, M., Yeates, D.K., Joseph, L., Kearney, M., Bowler, J., Williams, M.A.J., Cooper, S., Donnellan, C., Keogh, J.S., Leys, R., Melville, J., Murphy, D.J., Porch, N., Wyrwoll, K.-H., 2008. Birth of a biome: insights into the assembly and maintenance of the Australian arid zone biota. Molecular Ecology 17, 4398-4417.
- Carlquist, S., 1967. The biota of long-distance dispersal. V. Plant dispersal to Pacific islands. Bulletin of the Torrey Botanical Club 94, 129-162.

- Carpenter, R.J., Read, J., Jaffré, T., 2003. Reproductive traits of tropical rain-forest trees in New Caledonia. *Journal of Tropical Ecology* 19, 351-365.
- Castro, S., Ferrero, V., Loureiro, J., Espadaler, X., Silveira, P., Navarro, L., 2010. Dispersal mechanisms of the narrow endemic *Polygala vayredae*: dispersal syndromes and spatio-temporal variations in ant dispersal assemblages *Plant Ecology* 207, 359-372.
- Clark, J.R., Wagner, W.L., Roalson, E.H., 2009. Patterns of diversification and ancestral range reconstruction in the southeast Asian-Pacific angiosperm lineage *Cyrtandra* (Gesneriaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53, 982-994.
- Clausing, G., Renner, S., 2001. Evolution of growth form in epiphytic Dissochaeteae (Melastomataceae). *Organisms, Diversity & Evolution* 1, 45-60.
- Cluzel, D., Chiron, D., Courme, M.-D., 1998. Discordance de l'Eocène supérieur et événements pré-obduction en Nouvelle-Calédonie. *Comptes Rendus de l'Académie des sciences de Paris. Série 2, Sciences de la Terre et des Planètes* 327, 485-491.
- Cluzel, D., Maurizot, P., Collot, J., Sevin, B., 2012. An outline of the geology of New Caledonia; from Permian-Mesozoic Southeast Gondwanaland active margin to Cenozoic obduction and supergene evolution. *Episodes-Newsmagazine of the International Union of Geological Sciences* 35, 72-86.
- Cooper, W., Cooper, W.T., 2004. *Fruits of the Australian tropical rainforest*, Melbourne.
- Criscuolo, A., Gribaldo, S., 2010. BMGE (Block Mapping and Gathering with Entropy): a new software for selection of phylogenetic informative regions from multiple sequence alignments. *BMC Evolutionary Biology* 10, 210.
- Crisp, M.D., Cook, L.G., 2009. Explosive radiation or cryptic mass extinction? Interpreting signatures in molecular phylogenies. *Evolution* 63, 2257-2265.
- Crisp, M.D., Cook, L.G., Steane, D., 2004. Radiation of the Australian flora: what can comparisons of molecular phylogenies across multiple taxa tell us about the evolution of diversity in present-day communities? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 359, 1551-1571.
- Cronk, Q.C.B., Kiehn, M., Wagner, W.L., Smith, J.E., 2005. Evolution of *Cyrtandra* (Gesneriaceae) in the Pacific Ocean: The origin of a supertramp clade. *American Journal of Botany* 92, 1017-1024.
- Cruaud, A., Jabbour-Zahab, R., Genson, G., Ungricht, S., Rasplus, J.-Y., 2012. Testing the emergence of New Caledonia: fig wasp mutualism as a case study and a review of evidence. *PloS one* 7, e30941.
- Davis, A.P., Bridson, D.M., 2001. A taxonomic revision of the genus *Dolianthus* (Rubiaceae). *Blumea* 46, 421-446.
- Davis, A.P., Bridson, D.M., 2004. A taxonomic revision of the genus *Amaracarpus* (Rubiaceae, Psychotriaceae). *Blumea* 49, 25-68.
- Davis, A.P., Bridson, D.M., Jarvis, C., Govaerts, R., 2001. The typification and characterization of the genus *Psychotria* L. (Rubiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 135, 35-42.
- Davis, A.P., Govaerts, R., Bridson, D.M., Ruhsam, R., Moat, J., Brummitt, N., 2009. A global assessment of distribution, diversity, endemism and taxonomic effort in the Rubiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96, 68-78.
- Drummond, A.J., Rambaut, A., 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* 7, 214.

- Duangjai, S., Samuel, R., Munzinger, J., Forest, F., Wallnofer, B., Barfuss, M.H.J., Fischer, G., Chase, M.W., 2009. A multi-locus plastid phylogenetic analysis of the pantropical genus *Diospyros* (Ebenaceae), with an emphasis on the radiation and biogeographic origins of the New Caledonian endemic species. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 52, 602-620.
- Espeland, M., Murienne, J., 2011. Diversity dynamics in New Caledonia: towards the end of the museum model? *BMC Evolutionary Biology* 11, 254.
- Felsenstein, J., 1985. Confidence-limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39, 783-791.
- Frodin, D., 2004. History and concepts of big plant genera. *Taxon* 53, 741-752.
- Gillespie, R.G., Baldwin, B.G., Waters, J.M., Fraser, C.I., Nikula, R., Roderick, G.K., 2012. Long-distance dispersal: a framework for hypothesis testing. *Trends in Ecology and Evolution* 27, 47-56.
- Givnish, T.J., 2010. Ecology of plant speciation. *Taxon* 23, 1-41.
- Givnish, T.J., Millam, K.C., Mast, A.R., Patterson, T.B., Theim, T.J., Hipp, A.L., Henss, J.M., Smith, J.F., Wood, K.R., Sytsma, K.J., 2009. Origin, adaptive radiation and diversification of the Hawaiian lobeliads (Asterales: Campanulaceae). *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 276-416.
- Govearts, R., Ruhsam, M., Andersson, L., Robbrecht, E., Bridson, D., Davis, A.P., Schanzer, I., Sonké, B., 2012. World Checklist of Rubiaceae. Published on the Internet; <http://apps.keew.org/wcsp/home.do>. Retrieved 2012-08-01. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew, Kew.
- Gradstein, F., Ogg, J., 2004. Geologic Time Scale 2004 - why, how, and where next!. *Lethaia* 37, 175-181.
- Graham, A., 1985. Studies in Neotropical paleobotany. IV. The Eocene communities of Panama. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72, 504-534.
- Graham, A., 2009. Fossil record of the Rubiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96, 90-108.
- Grandcolas, P., Murienne, J., Robillard, T., Desutter-Grandcolas, L., Jourdan, H., Guilbert, E., Deharveng, L., 2008. New Caledonia: a very old Darwinian island? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 363, 3309-3317.
- Guillaumin, A., 1948. Flore analytique et synoptique de la Nouvelle-Calédonie, phanérogames. Office de la Recherche Scientifique Coloniale, Paris.
- Harmon, L.J., Weir, J.T., Brock, C.D., Glor, R.E., Challenger, W., 2008. GEIGER: investigating evolutionary radiations. *Bioinformatics* 24, 129-131.
- Hedges, S.B., Kumar, S., 2004. Precision of molecular time estimates. *Trends in Genetics* 20, 242-247.
- Ho, S.Y.W., 2007. Calibrating molecular estimates of substitution rates and divergence times in birds. *Journal of Avian Biology* 38, 409-414.
- Howe, H.F., Smallwood, J., 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13, 201-228.
- Huxley, C.R., Jebb, M.H.P., 1991. The tuberous epiphytes of the Rubiaceae 1: a new subtribe - the Hydnohytinae. *Blumea* 36, 1-20.

- Jaffré, T., 1980. Etude écologique du peuplement végétal des sols dérivés de roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie. ORSTOM, Paris.
- Jaffré, T., 1993. The relationship between ecological diversity and floristic diversity in New Caledonia. *Biodiversity Letters* 1, 82-87.
- Jaffré, T., Morat, P., Veillon, J.-M., 1993. Etude floristique et phytogéographique de la forêt sclérophylle de Nouvelle-Calédonie. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, B, Adansonia*, ser. 4 15, 107-146.
- Jaffré, T., Morat, P., Veillon, J.M., MacKee, H.S., 1987. Changements dans la végétation de la Nouvelle-Calédonie au cours du tertiaire : la végétation et la flore des roches ultrabasiques. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, B, Adansonia*, ser. 4 9, 365-391.
- Jaffré, T., Schmid, M., 1974. Accumulation du nickel par une Rubiaceae de Nouvelle-Calédonie, *Psychotria douarrei* (G. Beauvisage) Däniker. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, D* 278, 1727-1730.
- Kathriarachchi, H., Samuel, R., Hoffmann, P., Mlinarec, J., Wurdack, K.J., Ralimanana, H.N., Stuessy, T.F., Chase, M.W., 2006. Phylogenetics of tribe Phyllantheae (Phyllanthaceae; Euphorbiaceae sensu lato) based on nrITS and plastid matK DNA sequence data. *American Journal of Botany* 93, 637-655.
- Keppel, G., Lowe, A.J., Possingham, H.P., 2009. Changing perspectives on the biogeography of the tropical South Pacific: influences of dispersal, vicariance and extinction. *Journal of Biogeography* 36, 1035-1054.
- Knope, M.L., Morden, C.W., Funk, V.A., Fukami, T., 2012. Area and the rapid radiation of Hawaiian *Bidens* (Asteraceae). *Journal of Biogeography* 39, 1206-1216.
- Kress, W.J., Prince, L.M., Williams, K.J., 2002. The phylogeny and a new classification of the gingers (Zingiberaceae): evidence from molecular data. *American Journal of Botany* 89, 1682-1696.
- L'Huillier, L., Jaffré, T., Wulff, A., 2010. Mines et environnement en Nouvelle-Calédonie: les milieux sur substrats ultramafiques et leur restauration, Païta.
- Linder, H.P., Hardy, C.R., Rutschmann, F., 2004. Taxon sampling effects in molecular clock dating: an example from the African Restionaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35, 569-582.
- Lorence, D.H., Wagner, W.L., 2005. A revision of *Psychotria* (Rubiaceae) in the Marquesas Islands (French Polynesia). *Allertonia* 9, 1-37.
- MacArthur, R.H., 1957. On the relative abundance of birds species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 43, 293-295.
- Magallón, S., Sanderson, M.J., 2001. Absolute diversification rates in angiosperm clades. *Evolution* 55, 1762-1780.
- Mangenot, G., Bancilhon, L., Mangenot, S., 1977. Caryologie du genre *Phyllanthus* (Euphorbiaceae, Phyllanthoideae) *Annales des Sciences Naturelles, Botanique* 18, 71-1116.
- Manns, U., Wikström, N., Taylor, C.M., Bremer, B., 2012. Historical Biogeography of the Predominantly Neotropical Subfamily Cinchonoideae (Rubiaceae): Into or Out of America. *International Journal of Plant Sciences* 173, 261-286.
- Morat, P., 1993. Our knowledge of the flora of New Caledonia: endemism and diversity in relation to vegetation types and substrates. *Biodiversity Letters* 1, 72-81.

- Morat, P., Jaffré, T., Tronchet, F., Munzinger, J., Pillon, Y., Veillon, J.-M., Chalopin, M., 2012. Le référentiel taxonomique Florical et les caractéristiques de la flore vasculaire indigène de la Nouvelle-Calédonie. *Adansonia* 34, 179-221.
- Morat, P., Jaffré, T., veillon, J.-M., 1981. Végétation. Atlas de la Nouvelle-Calédonie et dépendances, Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, Paris, p. planche 15.
- Morat, P., Jaffré, T., Veillon, J.-M., Mackee, H.S., 1986. Affinités floristiques et considérations sur l'origine des maquis miniers de la Nouvelle-Calédonie. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, B, *Adansonia*, ser. 4 22, 133-182.
- Morat, P., Jansen, R.K., Veillon, J.-M., 1994. Richesse et affinités floristiques de la Nouvelle-Calédonie : conséquence directe de son histoire géologique. *Mémoires de la Société de Biogéographie* 4, 111-123.
- Morat, P., Veillon, J.-M., Mackee, H.S., 1984. Floristic relationships of New Caledonian rainforest phanerogams. *Telopea* 2, 631-679.
- Motley, T.J., Wurdack, K.J., Delprete, P.G., 2005. Molecular systematics of the Catesbaeeae-Chiococceae complex (Rubiaceae): flower and fruit evolution and biogeographic implications. *American Journal of Botany* 92, 316-329.
- Mueller-Dombois, D., Fosberg, F.R., 1998. *Vegetation of the tropical Pacific islands*. Springer-Verlag, New York.
- Murienne, J., Grandcolas, P., Piulachs, M.D., Bellés, X., D'Haese, C., Legendre, F., Pellens, R., Guilbert, E., 2005. Evolution on a shaky piece of Gondwana: is local endemism recent in New Caledonia? *Cladistics* 21, 2-7.
- Neall, V.E., Treweek, S.A., 2008. The age and origin of the pacific islands: a geological review. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Serie B* 363, 3293-3308.
- Near, T.J., Meylan, P.A., Shaffer, H.B., 2005. Assessing concordance of fossil calibration points in molecular clock studies: An example using turtles. *The American Naturalist* 165, 137-146.
- Nepokroeff, M., Bremer, B., Systma, K.J., 1999. Reorganization of the genus *Psychotria* and tribe Psychotrieae (Rubiaceae) inferred from ITS and rbcL sequence data. *Systematic Botany* 24, 5-27.
- Nepokroeff, M., Systma, K.J., Wagner, W.L., Zimmer, E.A., 2003. Reconstructing ancestral patterns of colonization and dispersal in the hawaiian understory tree genus *Psychotria* (Rubiaceae): a comparison of parsimony and likelihood approaches. *Systematic Biology* 52, 820-838.
- Nylander, J.A.A., Ronquist, F., Huelsenbeck, J.P., Nieves-Aldrey, J.L., 2004. Bayesian phylogenetic analysis of combined data. *Systematic Biology* 53, 47-67.
- Parham, J.F., Donoghue, P.C.J., Bell, C.J., Calway, T.D., Head, J.J., Holroyd, P.A., Inoue, J.G., Irmis, R.B., Joyce, W.G., Ksepka, D.T., Patane, J.S.L., Smith, N.D., Tarver, J.E., van Tuinen, M., Yang, Z.H., Angielczyk, K.D., Greenwood, J.M., Hipsley, C.A., Jacobs, L., Makovicky, P.J., Muller, J., Smith, K.T., Theodor, J.M., Warnock, R.C.M., Benton, M.J., 2012. Best practices for justifying fossil calibrations. *Systematic Biology* 61, 346-359.
- Paris, J.-P., 1981. *Géologie de la Nouvelle-Calédonie : un essai de synthèse*, Orléans.
- Pelletier, B., 2006. Geology of the New Caledonia region and its implications for study of the New Caledonian biodiversity. In: Payri, C., Richer de Forges, B. (Eds.), *Compendium of marines species from New Caledonia*, Forum Biodiversité des Ecosystèmes Coralliens, 30 octobre–4 novembre 2006. Institut de Recherche pour le Développement, Nouméa, Nouvelle-Calédonie, pp. 17-30.

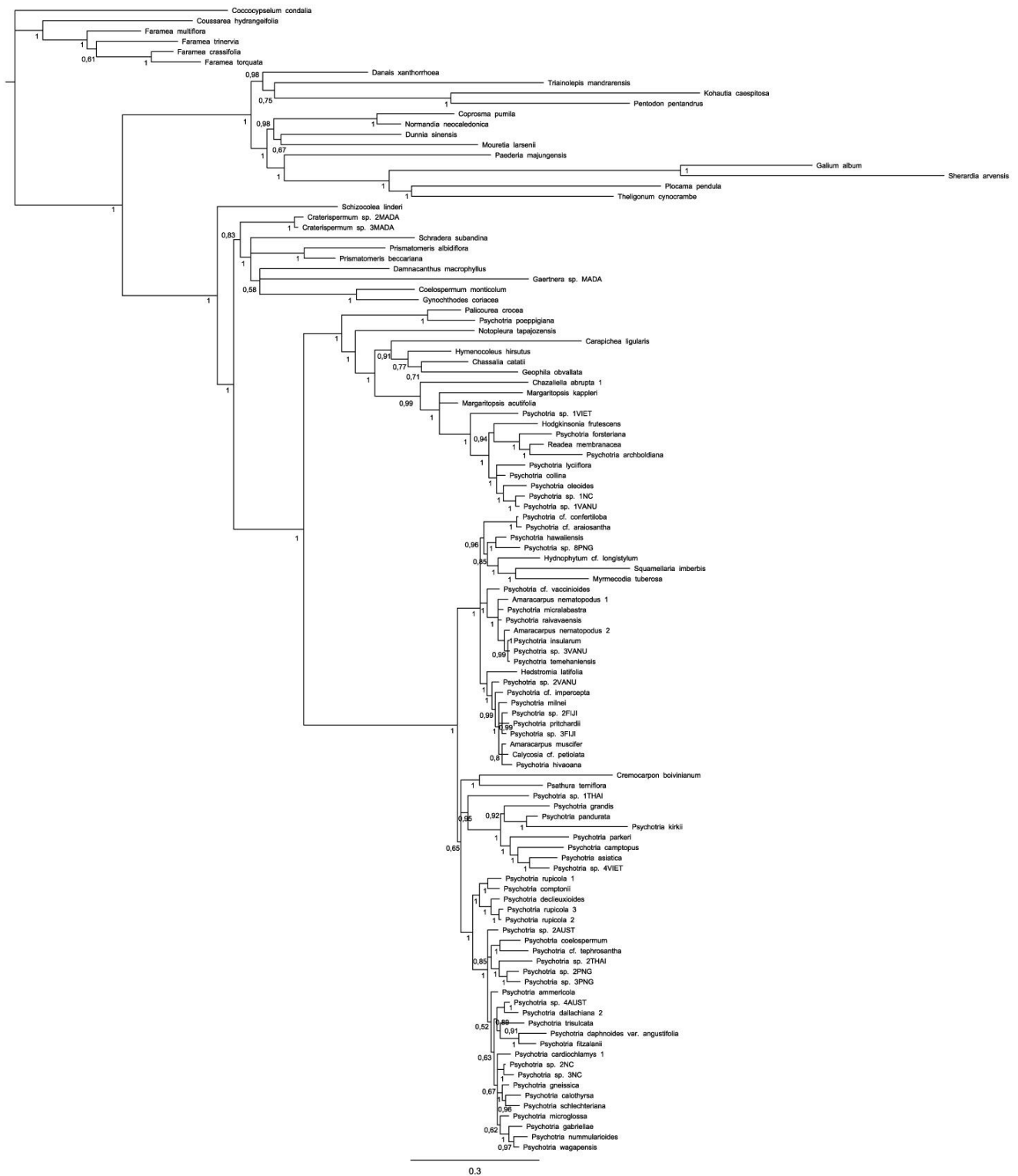


- Phillips, S.J., Anderson, R.P., Schapire, R.E., 2006. Maximum entropy modelling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190, 231-259.
- Picard, M., 1999. L'archipel neo-caledonien : 300 millions d'annees pour assembler les pieces d'un puzzle geologique. Centre de Documentation Pedagogique de Nouvelle-Calédonie, Noumea.
- Piesschaert, F., 2001. Carpology and pollen morphology of the Psychotrieae (Rubiaceae-Rubioideae). Towards a new tribal and generic delimitation. Katholieke Universiteit Leuven, Leuven, p. 495.
- Piesschaert, F., Robbrecht, E., Poulsen, A.D., Smets, E., 1999. Pyrene and pollen observations in the pantropical genus *Geophila* (Rubiaceae-Psychotrieae). *Nordic Journal of Botany* 19, 93-100.
- Piesschaert, F., Robbrecht, E., Smets, E., 2001. Patterns in pyrenes: the systematic significance of pyrene morphology in *Chassalia* (Rubiaceae-Psychotrieae) and related genera. *Flora* 196, 121-131.
- Pillon, Y., 2012. Time and tempo of diversification in the flora of New Caledonia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 170, 288-298.
- Pillon, Y., Munzinger, J., Amir, H., Lebrun, M., 2010. Ultramafic soils and species sorting in the flora of New Caledonia *Journal of Ecology* 98, 1108-1116.
- Pintaud, J.-C., Baker, W.J., 2008. A revision of the palm genera (Arecaceae) of New Caledonia. *Kew Bulletin* 63, 61-73.
- Pintaud, J.-C., Jaffré, T., 2001. Patterns of diversity endemism in palms on ultramafic rocks in New Caledonia. *South African Journal of Science* 97.
- Posada, D., 2008. jModelTest: phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution*, 1253-1256.
- Poux, C., Madsen, O., Glos, J., de Jong, W.W., Vences, M., 2008. Molecular phylogeny and divergences times of Malagasy tenrecs: influence of data partitioning and sampling on dating analysis. *BMC Evolutionary Biology* 8, 102.
- Rabosky, D.L., 2006. Likelihood methods for detecting temporal shifts in diversification rates. *Evolution* 60, 1152-1164.
- Rambaut, A., Charleston, M., 2002. TreeEdit v.1.0a10. In: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/treededit/> (Ed.).
- Rambaut, A., Drummond, A.J., 2009. Tracer v.1.5. In: <http://beast.bio.ed.ac.uk/tracer/> (Ed.).
- Razafimandimbison, S.G., Moog, J., Lantz, H., Maschwitz, U., Bremer, B., 2005. Re-assessment of monophyly, evolution of myrmecophytism, and rapid radiation in *Neonauclea* s.s. (Rubiaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34, 334-354.
- Razafimandimbison, S.G., Rydin, C., Bremer, B., 2008. Evolution and trends in the Psychotrieae alliance (Rubiaceae) - a rarely reported evolutionary change of many-seeded carpels from one-seeded carpels. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48, 207-223.
- Renner, S.S., 2005. Relaxed molecular clocks for dating historical plant dispersal events. *Trends in Plant Science* 10, 550-558.
- Robbrecht, E., 1975. *Hymenocoleus*, a new genus of Psychotrieae (Rubiaceae) from Tropical Africa. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 45, 273-300.

- Ronquist, F., Huelsenbeck, J.P., 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19, 1572-1574.
- Rydin, C., Razafimandimbison, S.G., Khodabandeh, A., Bremer, B., 2009. Evolutionary relationships in the Spermaceae alliance (Rubiaceae) using information from six loci: insights into systematic affinities of *Neohymenopogon* and *Mouretia*. *Taxon* 58, 793-810.
- Sanders, K.L., Lee, M.S.Y., 2007. Evaluating molecular clock calibrations using Bayesian analyses with soft and hard bounds. *Biology letters* 3, 275-279.
- Sanderson, M.J., 1998. Reappraising adaptive radiation. *American Journal of Botany* 85, 1650-1655.
- Sauquet, H., Ho, S.Y.W., Gandolfo, M.A., Jordan, G.J., Wilf, P., Cantrill, D.J., Bayly, M.J., Bromham, L., Brown, G.K., Carpenter, R.J., Lee, D.M., Murphy, D.J., Sniderman, J.M.K., Udovicic, F., 2012. Testing the impact of calibration on molecular divergence times using a fossil-rich group: the case of *Nothofagus* (Fagales). *Systematic Biology* 61, 289-313.
- Schmid, M., 1982. Endémisme et spéciation en Nouvelle-Calédonie. *Compte Rendu des Séances de la Société de Biogéographie* 48, 52-60.
- Schmid, M., 1991. *Phyllanthus*. In: Morat, P., MacKee, H.S. (Eds.), *Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, pp. 31-329.
- Silvertown, J., 2004. The ghost of competition past in the phylogeny of island endemic plants. *Journal of Ecology* 92, 768-173.
- Silvertown, J., Francisco-Ortega, J., Carine, M., 2005. The monophyly of island radiations: an evaluation of niche pre-emption and some alternative explanations. *Journal of Ecology* 93, 653-657.
- Slowinsky, J.B., Guyer, C., 1993. Testing whether certain traits have caused amplified diversification - an improved method based on a model random speciation and extinction. *American Naturalist* 142, 1019-1024.
- Smedmark, J.E.E., Eriksson, T., Bremer, B., 2010. Divergence time uncertainty and historical biogeography reconstruction - an example from Urophyllaeae (Rubiaceae). *Journal of Biogeography* 37, 2260-2274.
- Smith, A.C., Darwin, S.P., 1988. Rubiaceae. In: Smith, A.C. (Ed.), *Flora vitiensis nova*, Vol. 4. Pacific Tropical Botanical Garden, Lawai, Kauai, pp. 143-376.
- Sohmer, S.H., 1988. The nonclimbing species of the genus *Psychotria* (Rubiaceae) in New Guinea and the Bismarck Archipelago. *Bishop Museum Bulletins in Botany* 1, 1-339.
- Sohmer, S.H., Davis, A.P., 2007. The genus *Psychotria* (Rubiaceae) in the Philippine archipelago. *Sida, Botanical Miscellany* 27, 1-247.
- Stamatakis, A., 2006. RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* 22, 2688-2690.
- Swenson, U., Lowry II, P.P., Munzinger, J., Rydin, C., Bartish, I.V., 2008. Phylogeny and generic limits in the *Niemeyera* complex of New Caledonian Sapotaceae: evidence of multiple origins of the anisomerous flower. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49, 909-929.
- Swenson, U., Munzinger, J., Bartish, I.V., 2007. Molecular phylogeny of *Planchonella* (Sapotaceae) and eight new species from New Caledonia. *Taxon* 56, 329-354.

- Takhtajan, A., Crovello, T.J., Cronquist, A., 1986. Floristics regions of the world. University of California Press, United States of America.
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M., Kumar, S., 2011. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution* 28, 2731-2739.
- Thomas, D.C., Hughes, M., Phutthai, T., Ardi, W.H., Rajbhandary, S., Rubite, R., Twyford, A.D., Richardson, J.E., 2012. West to east dispersal and subsequent rapid diversification of the mega-diverse genus *Begonia* (Begoniaceae) in the Malesian archipelago. *Journal of Biogeography* 39, 98-113.
- Thorne, R.F., 1963. Biotic distribution patterns in the tropical Pacific. In: (ed.), J.L.G. (Ed.), *Pacific Basin Biogeography*. Bishop Museum Press, Honolulu, pp. 311-350.
- Thorne, R.F., 1969. Floristic relationships between New Caledonia and the Solomon Islands. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 255, 595-602.
- Tolley, K.A., Chase, B.M., Forest, F., 2008. Speciation and radiations track climate transitions since the Miocene Climatic Optimum: a case study of southern African chameleons. *Journal of Biogeography* 35, 1402-1414.
- Veillon, J.-M., 1993. Protection of floristic diversity in New Caledonia. *Biodiversity Letters* 1, 88-91.
- Wagstaff, S.J., Bayly, M.J., Garnock-Jones, P.J., Albach, D.C., 2002. Classification, origin, and diversification of the New Zealand hebes (Scrophulariaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89, 38-63.
- Wagstaff, S.J., Dawson, M.I., Venter, S., Munzinger, J., Crayn, D.M., Steane, D.A., Lemson, K.L., 2010. Origin, diversification, and classification of the Australasian genus *Dracophyllum* (Richeae, Ericaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 97, 235-258.
- Walker, J.D., Geissman, J.W., 2009. Geological Time Scale. Geological society of America, <http://www.geosociety.org/science/timescale/timescl.pdf>.
- Yoder, A.D., Yang, Z., 2000. Estimation of Primate Speciation Dates Using Local Molecular Clocks. *Molecular Biology and Evolution* 17, 1081-1090.
- Zhou, L., Su, Y.C.F., Thomas, D.C., Saunders, R.M.K., 2012. 'Out-of-Africa' dispersal of tropical floras during the Miocene climatic optimum: evidence from *Uvaria* (Annonaceae). *Journal of Biogeography* 39, 322-335.

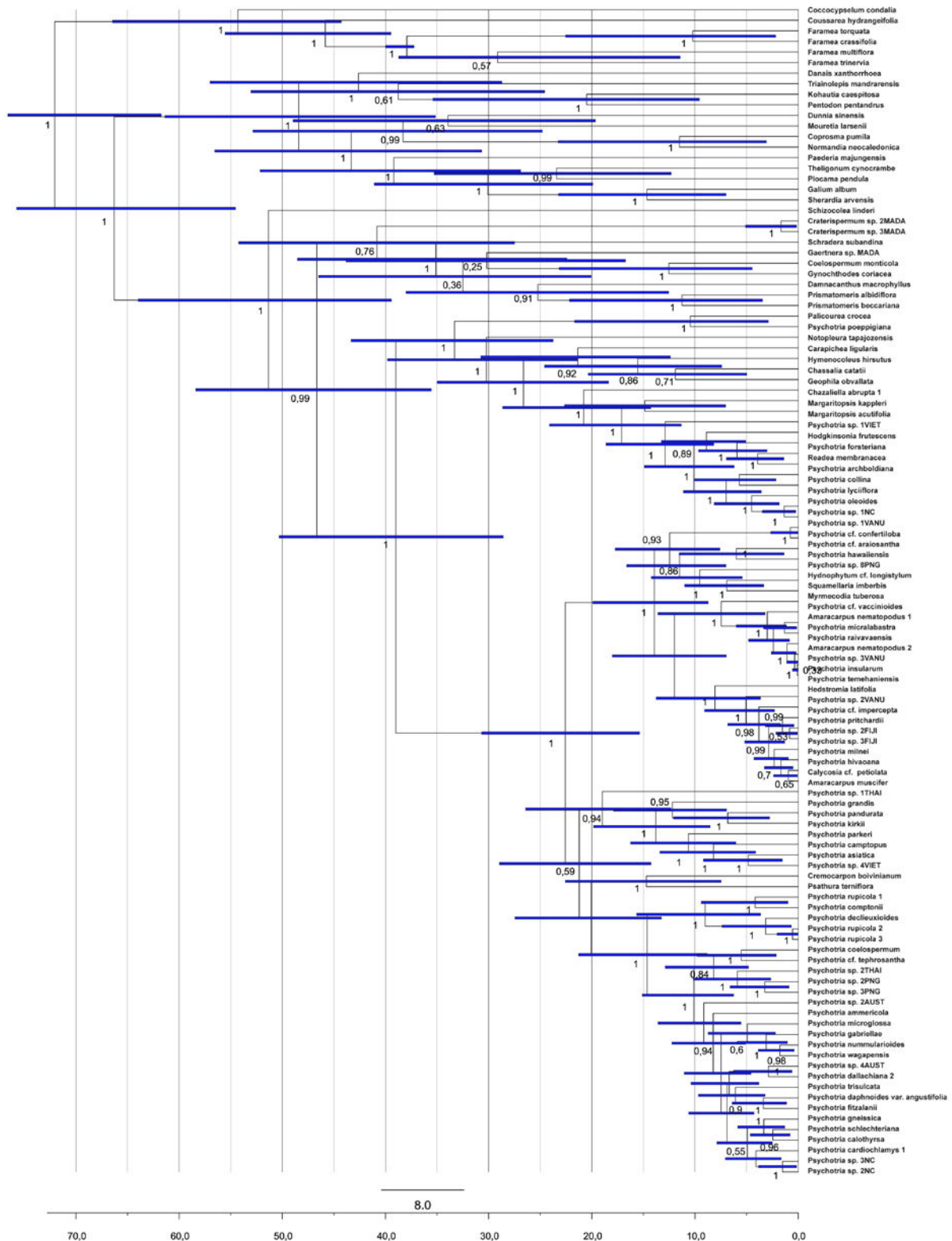
# Appendices



**Appendix 1:** Half-compatible consensus tree resulting from Bayesian MCMC combined phylogenetic analysis of the ‘Rubioideae dataset’. Bayesian posterior probabilities (PP) are indicated for each node when superior to 0.5.



**Appendix 2:** Half-compatible consensus tree resulting from Bayesian MCMC combined phylogenetic analysis of the ‘core Psy-Pal dataset’. Bayesian posterior probabilities (PP) are indicated for each node when superior to 0.5.



**Appendix 3:** Maximum clade credibility chronogram resulting from BEAST dating analysis of the ‘Rubioideae dataset’. Bayesian posterior probabilities (PP) are indicated for each node when superior to 0.5. Blue node bars correspond to the 95% HPD

	<b>Stem age (Ma)</b>	<b>95 % HPD stem age (Ma)</b>	<b>Crown age (Ma)</b>	<b>95 % HPD crown age (Ma)</b>
<b>Psychotriace-Palicoceae</b>	46.65	35.56-58.39	38.99	28.59-50.31
<b>Palicoceae</b>	38.99	28.59-50.31	33.31	23.74-43.34
<b>Psychotriace</b>	38.99	28.59-50.31	22.57	15.38-30.69

**Appendix 4:** Divergence age estimates resulting from BEAST dating analysis of the ‘Rubioidae dataset’.