

Faculté des bioingénieurs

**Analyse des traits foliaires de
Combretum sp. à partir d'herbiers, sur
un gradient climatique couvrant
l'Afrique de l'Ouest et l'Afrique
centrale**

Auteur : Alexia Bennert

Promoteurs : Prof. Caroline Vincke et Dr. Morgane Dendoncker

Lecteurs : Prof. Xavier Draye et Dr. Frederik Leliaert

Appui scientifique : Dr. Simon Taugourdeau et Ir. Samantha Bazan
(CIRAD)

Année académique 2023-2024

Mémoire de fin d'études présenté en vue de l'obtention du diplôme de
Bioingénieur : sciences et technologies de l'environnement

UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN
Faculté des bioingénieurs

Croix du Sud, 2 bte L7.05.01, 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique | www.uclouvain.be/agro

Remerciements

Je tiens à exprimer ma gratitude envers toutes les personnes qui ont rendu ce projet possible. Mes remerciements les plus sincères vont à Morgane Dendoncker, dont l'engagement continu et la rigueur dans mon encadrement m'ont permis de donner le meilleur de moi-même. Je remercie également Caroline Vincke pour son intelligence émotionnelle et son suivi attentif durant les étapes cruciales de ce travail. Un grand merci à l'équipe du CIRAD, avec qui j'ai eu le plaisir de collaborer. Je n'oublie pas mes proches, dont le soutien indéfectible m'a été précieux tout au long de cette aventure. Merci à Jeremy Happé pour ses conseils en matière de code et à Raphaël Jacquerye pour sa relecture minutieuse.

Table des matières

Remerciements.....	3
Table des matières	4
Table des figures.....	7
Table des tableaux.....	11
Acronymes.....	12
1. Introduction et objectifs	1
2. État de l'art.....	4
2.1. Végétation et écosystèmes d'Afrique centrale et d'Afrique de l'Ouest	4
2.1.1. Gradient climatique et végétal en Afrique de l'Ouest	4
L'Afrique de l'ouest face aux changements climatiques.....	5
2.1.2. Gradient climatique et végétal en Afrique centrale	5
L'Afrique centrale face aux changements climatiques.....	6
2.2. Le genre <i>Combretum</i> Loefl.....	7
2.3. L'écologie fonctionnelle.....	10
2.3.1. Traits fonctionnels	10
Variabilité des traits	11
Lien entre traits fonctionnels et spectre d'économie foliaire	12
Base de données de traits	14
Exemples de traits fonctionnels les plus présents sur la plateforme TRY (Kattge et al., 2020) :.....	14
2.4. Spectrométrie proche infrarouge	15
2.4.1. Principes et fonctionnement.....	15
2.4.2. Atouts de la SPIR	16
2.4.3. Utilisation de la SPIR sur herbiers.....	16
2.5. Les herbiers : bases de données et outils pour l'écologie	17
2.5.1. Qu'est-ce qu'un herbier ?.....	17
2.5.2. L'herbier au fil du temps	17
3. Matériel et méthodes	18
3.1. Collections valorisées, espèces étudiées, et sélection des planches	18
3.1.1. Collections et herbiers valorisés	18

3.1.2.	Sélection des espèces.....	19
3.1.3.	Sélection des planches étudiées.....	22
3.2.	Mesure des traits fonctionnels foliaires.....	24
3.2.1.	Surface foliaire spécifique (SLA).....	24
3.2.2.	Épaisseur foliaire.....	25
3.2.3.	Traits spectraux.....	25
	Prise des spectres.....	25
	Pré-traitement des spectres	26
3.3.	Données climatiques	27
3.4.	Analyses statistiques	27
3.4.1.	Variations intra et interspécifiques de la SLA et de l'épaisseur foliaire	27
3.4.2.	Relations entre traits	28
3.4.3.	Influence du gradient climatique sur le SLA et l'épaisseur foliaire.....	28
3.4.4.	Analyse de composantes principales sur les spectres proche infra-rouge	29
4.	Résultats	30
4.1.	Paramètres climatiques des lieux de collectes des planches étudiées	30
4.2.	Variabilité des traits morphologiques foliaires	30
4.2.1.	Toutes espèces confondues.....	30
4.2.2.	Traits relatifs à chaque espèce	31
	Masse foliaire sèche	31
	Surface foliaire	32
	SLA	32
	Épaisseur foliaire	34
4.3.	Analyse des traits spectraux foliaires	35
4.3.1.	Spectre moyen des feuilles échantillonnées	35
4.3.2.	Impact intraspécifique sur les composantes principales	36
4.4.	Relations entre traits morphologiques	39
4.4.1.	Relations entre masse foliaire sèche et surface foliaire	39
	Toutes espèces confondues	39
	Espèce par espèce.....	41
4.4.2.	Corrélations multiples entre traits morphologiques et spectraux	43
4.5.	Influence du gradient de pluviométrie et de température sur :	44
4.5.1.	La SLA	44
	Toutes espèces confondues	44

Espèce par espèce.....	46
4.5.2. L'épaisseur foliaire.....	48
Toutes espèces confondues	48
Relation intraspécifique	50
4.6. Corrélations entre traits morphologiques foliaires et variables climatiques	52
4.6.1. Traits spectraux	53
Toutes espèces confondues	53
5. Discussion	56
5.1. Variabilité des traits foliaires	56
5.1.1. Traits morphologiques	56
5.1.2. Traits spectraux	57
5.2. Intérêts et limites du travail sur herbier	58
5.2.1. Impact du temps – relation avec le changement climatique et l'état de conservation	59
5.2.2. Influence des conditions de conservation sur les traits	60
5.3. Relations entre traits	61
5.4. Influence du gradient climatique.....	62
5.4.1. Impact des pluies et de la température sur la SLA	63
5.4.2. Impact interspécifique des pluies et de la température sur la SLA.....	64
5.4.3. Impact des pluies et de la température sur l'épaisseur foliaire	64
5.4.4. Impact interspécifique des pluies et de la température sur l'épaisseur foliaire.....	65
6. Conclusion	65
7. Bibliographie.....	68
8. Annexe	81
Annexe A : Données brutes	81
Annexe B : Retranscription de l'ensemble des informations des planches	
échantillonnées	82
Annexe C : Récapitulatif des conditions environnementales de récolte.	86
Distribution temporelle de l'année de récolte	86
Visualisation de l'entièreté des longueurs d'onde du spectre de chaque espèce.	87
Annexe D : Résultats de l'ACP des données spectrales.....	88
Annexe E : Tableau récapitulatif des masses et surfaces foliaires espèce par espèce	90

Annexe F : Résultats des comparaisons par paires des traits morphologiques.....	91
Annexe G : Figures complémentaires	92
Résumé : Analyse des traits foliaires de <i>Combretum</i> sp. à partir d’herbiers, sur un gradient climatique couvrant l’Afrique de l’Ouest et l’Afrique centrale.....	94

Table des figures

Figure 1 - Précipitations annuelles et régions climatiques en Afrique de l'Ouest (Vintrou, 2012).	4
Figure 2 - À gauche, paysage dans la région de Diffa, au sud du Niger (Wikipedia). Au centre, savane sahélo-soudanienne intensivement cultivée en Pays dogon (Mali) (Ballouche, 2019). À droite, forêt tropicale de Côte d'Ivoire (Gendre, 2022).	5
Figure 3 - À gauche, forêt tropicale humide (CIRAD, 2021). À droite, savane boisée du Miombo (WWF, s. d.)	7
Figure 4 - À gauche, occupation des sols en Afrique (Paugy et al., 2011). À droite, carte d'Afrique avec mise en évidence de l'Afrique de l'Ouest en vert et l'Afrique centrale en rose. Les pays sont indiqués (Wikipedia).	7
Figure 5 - Distribution géographique <i>Combretum</i> Loefl. Précision si natif (vert) et introduit (rose) (powo.science.kew.org)	9
Figure 6 - Lien possible entre changements globaux, structures des communautés et fonctionnement des écosystèmes via les traits de réponse et d'effet des espèces. D'après (Lavorel & Garnier 2002) (Turcati, 2011).	11
Figure 7 - Exemple de planche regroupant l'ensemble des informations valorisables et l'enveloppe (point orange) pouvant contenir des feuilles détachées.	22
Figure 8 - Répartition des planches échantillonnées pour chaque espèce.	24
Figure 9 - Micromètre Mitutoyo Digimatic (fishersci.fr)	25
Figure 10 – Prise de mesure spectrale – À gauche de l’ASD LabSpec®. À droite la sonde (1), le papier noir metal Spectral™ (2) et Spectralon® (3).	26
Figure 11 – Boxplot de la masse foliaire (g) sur lequel les médianes sont représentées par une ligne noire, la moyenne sous la forme d’une croix, les boîtes indiquent l’intervalle interquartile et les lignes s’étendent jusqu’à 1.5 fois l’intervalle interquartile. Les points correspondent aux valeurs aberrantes.	31
Figure 12 - Boxplot de la masse surface foliaire (cm ²) sur lequel les médianes sont représentées par une ligne noire, la moyenne sous la forme d’une croix, les boîtes indiquent l’intervalle	

interquartile et les lignes s'étendent jusqu'à 1.5 fois l'intervalle interquartile. Les points correspondent aux valeurs aberrantes.	32
Figure 13 -Boxplot de la SLA (cm ² /g) sur lequel les médianes sont représentées par une ligne noire, les moyennes sont indiquées par une croix, les boîtes indiquent l'intervalle interquartile et les lignes s'étendent jusqu'à 1.5 fois l'intervalle interquartile. Les points correspondent aux valeurs aberrantes. Les résultats au test de comparaisons multiples exécuté avec les valeurs logarithmiques de SLA sont présentés sur cette figure via un code lettré.	33
Figure 14 - Boxplot de l'épaisseur foliaire (µm) sur lequel les médianes sont représentées au travers d'une ligne noire, les boîtes indiquent l'intervalle interquartile et les lignes s'étendent jusqu'à 1.5 fois l'intervalle interquartile. Les points correspondent aux valeurs aberrantes. Les résultats au test de comparaisons multiples exécuté avec les valeurs logarithmiques d'épaisseur foliaire sont présentés sur cette figure via un code lettré.	34
Figure 15 - Spectre moyen de l'ensemble des planches échantillonnées.	35
Figure 16 - Représentation de l'ensemble des valeurs spectrales représentées espèce par espèce.	36
Figure 17 - Matrice de dissociabilité. Deux espèces se dissocient par leurs cinq composantes principales si celles-ci sont reliées par 1 (vert) dans cette matrice. Dans le cas contraire, ces deux espèces non dissociables seront reliées par un 0 (orange).	39
Figure 18 – À gauche, diagramme de dispersion montrant la relation entre la surface foliaire (cm ²) et la masse (g). La régression linéaire est représentée par une ligne rouge et l'intervalle de confiance est représenté en gris. À droite, planche numérisée contenant un spécimen (<i>C. paniculatum</i> Vent) qui n'a jamais été monté étant donné la taille de ces feuilles.	40
Figure 19 - Diagramme de dispersion montrant la relation entre la SLA (cm ² /g) et la masse (g). La régression linéaire est représentée par une ligne rouge et l'intervalle de confiance est représenté en gris.	40
Figure 20 - Diagramme de dispersion montrant la relation entre la SLA (cm ² /g) et la surface foliaire (cm ²). La régression linéaire est représentée par une ligne rouge et l'intervalle de confiance est représenté en gris.	41
Figure 21 - Diagramme de dispersion montrant la relation entre la SLA (cm ² /g) et l'épaisseur foliaire (µm). La régression linéaire est représentée par une ligne rouge et l'intervalle de confiance est représenté en gris.	41
Figure 22 – Pour chaque espèce, régression linéaire multiple entre la SLA (cm ² /g) et l'épaisseur foliaire (µm). En pointillés noirs, la régression linéaire toutes espèces confondues.	42

Figure 23 - Matrice des corrélations de Pearson des traits morphologiques foliaires (la surface foliaire (leaf_area_cm2), la masse foliaire (poids_sec_g), l'épaisseur foliaire (leaf_thickness_μm) et la surface spécifique (SLA_dry_cm2_g)) et des traits spectraux exportés par l'ACP (composante principale 1 (Dim.1), composante principale 2 (Dim.2), composante principale 3 (Dim.3), composante principale 4 (Dim.4) et composante principale 5 (Dim.5)).	43
Figure 24 - Diagramme de dispersion montrant la relation entre la SLA (cm ² /g) et la pluviométrie moyenne annuelle (mm). La régression linéaire est représentée par une ligne rouge et l'intervalle de confiance est représenté en gris.	44
Figure 25 - Diagramme de dispersion montrant la relation entre la SLA (cm ² /g) et la température moyenne annuelle (°C). La régression linéaire est représentée par une ligne rouge et l'intervalle de confiance est représenté en gris.	45
Figure 26 - Diagramme de dispersion montrant la relation entre la SLA (cm ² /g) et la pluviométrie moyenne annuelle (mm). La régression linéaire est représentée par une ligne bleue et l'intervalle de confiance est représenté en gris. Les températures sont représentées sous la forme d'un code couleur de bleu (17.5°C) à rouge (30°C).	46
Figure 27 – Pour chaque espèce, diagramme de dispersion montrant la relation entre la SLA (cm ² /g) et la pluviométrie moyenne annuelle (mm). La régression linéaire est représentée en pointillés noirs et bleus.	47
Figure 28 - Diagramme de dispersion montrant la relation entre l'épaisseur foliaire (μm) et la pluviométrie moyenne annuelle (mm). La régression linéaire est représentée par une ligne rouge et l'intervalle de confiance est représenté en gris.	48
Figure 29 - Diagramme de dispersion montrant la relation entre l'épaisseur foliaire (μm) et la pluviométrie moyenne annuelle (mm). La régression linéaire est représentée par une ligne rouge et l'intervalle de confiance est représenté en gris.	49
Figure 30 – Pour chaque espèce, régression linéaire multiple entre l'épaisseur foliaire (μm) et la pluviométrie moyenne annuelle (mm). En pointillés noirs la régression linéaire toutes espèces.	51
Figure 31 - Matrice des corrélations de Pearson des traits étudiés et des variables climatiques (la surface foliaire (leaf_area_cm2), la masse foliaire (poids_sec_g), l'épaisseur foliaire (leaf_thickness_μm) et la surface spécifique (SLA_dry_cm2_g)), la latitude en degrés décimaux (Y_dec), la somme des précipitations moyennes mensuelles (Prec_moy_annuelle), la moyenne des températures mensuelles (Tavg_moy_annuelle).	52
Figure 32 - Matrice des corrélations de Pearson entre les traits spectraux (Dim1, Dim2, Dim3, Dim4, Dim5) et les variables climatiques et géographiques (latitude en degrés décimaux [Y_dec],	

précipitations moyennes annuelles [Prec_moy_annuelle], températures moyennes annuelles [Tavg_moy_annuelle]).....	54
Figure 33 - Diagrammes de dispersion montrant la relation entre les dimensions spectrales exportées de l'ACP nommées composantes principales (PC) et de pluviométrie moyenne annuelle (mm). La régression linéaire est représentée par une ligne rouge et l'intervalle de confiance est représenté en gris.	55
Figure 34 - Spectre moyen de l'ensemble des planches échantillonnées avec la mise en évidence des valeurs spectrales reliées à la cellulose (vert) et celles reliées aux protéines (rose).	58
Figure 35 - Table de données initiale incluant le code de la planche, la collection (Origine), le genre, l'espèce, l'auteur, la date de collection, le pays de récolte, la localisation de récolte, la latitude et la longitude annotées sur la planche, le récolteur, le déterminavit, le poids sec (g), la surface foliaire (cm ²), la SLA (cm ² /g), la présence des pétioles (« non » signifie qu'il manque au moins un pétiole dans les échantillons récoltés), le nombre de feuilles échantillonnées, la latitude et la longitude en DMS, de même en degrés décimaux (Y_dec, X_dec), l'écorégion (WWF) (ECO_NAME), l'année de récolte, le mois de récolte, la précipitation moyenne annuelle (somme des précipitations moyennes mensuelles provenant de WorldClim), la température moyenne annuelle (ces valeurs sont des moyennes de valeurs mensuelles issues de WorldClim), précipitation du mois de récolte et température du mois de récolte.	81
Figure 36 - Distribution temporelle de l'année de récolte des planches échantillonnées.	86
Figure 37 - Spectre entier (350µm – 2150 µm) propre à chaque espèce.	87
Figure 38 - Résultats des valeurs de composantes principales planche par planche.	88
Figure 39 - Résultat des valeurs de composantes principales longueur d'onde par longueur d'onde.	88
Figure 40 - Résultat cumulatif du pourcentage de variance explicatif composante par composante.	89

Table des tableaux

Tableau 1 - Tableau illustrant les spécificités du genre Combretum Loeft. incluant différentes de ses formes (arbres, lianes, arbuste), des exemples de fleurs et de fruits (samares).	8
Tableau 2 - Description des 13 espèces étudiées de Combretum Loeft. comprenant leur répartition géographique issue de africanplantdatabase ((Irvine, 1961) (1) (BERHAUT, 1974)(2) (L. Liben, 1983) (3) (Lebrun & Stork, s. d.) (4) (Arbonnier, 2019)(5) (Troupin, 1982)(6)).	20
Tableau 3 - Pour chaque espèce et pour chacun des 5 herbiers consultés (ALF : CIRAD ; MPU : Montpellier ; P : Paris, BR : Meise, Louv : UCLouvain), nombre de planches (et de feuilles entre parenthèses).	23
Tableau 4 - Statistiques descriptives (moyenne, minimum, maximum, médiane) des 4 traits foliaires (poids sec, surface foliaire, surface foliaire spécifique et épaisseur foliaire) pour les 13 espèces confondues.....	31
Tableau 5 - Statistiques descriptives (moyenne, minimum, maximum) de la SLA (cm ² /g) pour chacune des 13 espèces.	33
Tableau 6 - Statistiques descriptives relatif à la Figure 12 (moyenne, minimum, maximum) des valeurs d'épaisseur foliaire (µm) pour chacune des 13 espèces.	35
Tableau 7 - Récapitulatif des résultats ANOVA des composantes principales spectrales (PC) en fonction des espèces : F-valeurs et p-valeurs.	37
Tableau 8 - Compact Letter Display des Comparaisons Pairwise entre les espèces pour les traits de composantes principales spectrales.....	38
Tableau 9 - Valeurs extraites des régressions linéaires de de la SLA (cm ² /g) sur l'épaisseur foliaire (µm) espèce par espèce comprenant la pente, le R ² multiple et la p-valeur.	42
Tableau 10 - Récapitulatif des paramètres des régressions linéaires de la surface spécifique (SLA) en fonction des variables climatiques et géographiques.	45
Tableau 11 - Récapitulatif des résultats de F-valeur et de p-valeur obtenus avec le test ANOVA.	48
Tableau 12 - Récapitulatif des régressions linéaires de l'épaisseur foliaire (µm) fonction des variables climatiques et géographiques.	49
Tableau 13 - Récapitulatif des résultats de F-valeur et de p-valeur obtenus avec le test ANOVA.	50
Tableau 14 - Récapitulatif des valeurs extraites des régressions linéaires (Figure 26) de l'impact de la pluviométrie sur l'épaisseur foliaire (µm) espèce par espèce.	51

Tableau 15 - Récapitulatif des résultats de F-valeur et de p-valeur obtenus avec le test ANOVA pour les 5 composantes principales selon 4 variables (la précipitation moyenne annuelle (mm), la température moyenne annuelle (°C), l'année de récolte, la collection (ALF, BR, LOUV, MPU, P).	53
Tableau 16 - Retranscription de l'ensemble des étiquettes des planches échantillonnées.	82
Tableau 17 - Récapitulatif de la répartition latitudinale en degrés décimaux des conditions climatiques (précipitations moyennes annuelles et températures moyennes annuelles), de l'année de récolte et du type de végétation espèce par espèce des espèces échantillonnées. .	86
Tableau 18 - Récapitulatif des valeurs massiques sèches espèce par espèce.	90
Tableau 19 - Récapitulatif des valeurs de surfaces foliaires espèce par espèce.	90
Tableau 20 - Compact Letter Display des Comparaisons Pairwise entre les Espèces pour les Variables Log(SLA) et Log(Épaisseur Foliaire). Les lettres différentes indique des différences significatives.	91

Acronymes

ALF : désigne l'herbier du CIRAD (edited by J. Lanjouw, 1954).

ANOVA : analyse statistique de la variance.

BR : désigne l'herbier du jardin botanique de Meise (edited by J. Lanjouw, 1954).

LOUV : désigne l'herbier de l'UCLouvain.

MPU : désigne l'herbier de l'université de Montpellier (edited by J. Lanjouw, 1954).

P : désigne les collections du musée des sciences naturelles de Paris (edited by J. Lanjouw, 1954).

PC : composante principale.

SLA : surface spécifique foliaire (cm²/g).

SPIR : spectrométrie proche infrarouge.

1. Introduction et objectifs

Le continent africain subit fortement les effets du changement climatique. Depuis les années 1970, les températures de surface annuelles et saisonnières en Afrique de l'Ouest ont augmenté de 1 à 3°C, avec une augmentation des phénomènes extrêmes (Simpson *et al.*, 2022). En Afrique centrale, les températures annuelles moyennes à la surface ont augmenté de 0.75 à 1.2°C depuis 1960. Les régimes pluviométriques changent, augmentant l'aridité (Trisos *et al.*, 2022). Combinés à une pression anthropique croissante, ces changements menacent la résilience des écosystèmes forestiers.

Dans ce contexte, il est essentiel de renforcer nos connaissances sur l'impact de ces changements climatiques sur la vulnérabilité et la résilience des écosystèmes forestiers. La résilience peut se définir comme la capacité d'un système à persister face à une perturbation (Delettre, 2021). L'écologie fonctionnelle, qui examine les interactions entre les plantes et leur environnement à travers les traits fonctionnels, joue un rôle clé dans cette compréhension.

Les traits fonctionnels désignent l'ensemble des caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques d'un organisme (Violle *et al.*, 2007). Ces traits conditionnent la capacité des organismes à s'adapter à divers facteurs environnementaux, comme la disponibilité en eau (traits de réponse) (Nock *et al.*, 2016).

Par exemple, la profondeur d'enracinement permet d'accéder à l'eau et aux nutriments. L'épaisseur de l'écorce offre une résistance mécanique et une isolation thermique. La densité stomatique est liée à l'assimilation du carbone et à l'évapotranspiration. La surface foliaire impacte les capacités photosynthétiques. Les traits chimiques reflètent l'utilisation des ressources azotées, carbonées, phosphatées. Les valeurs de ces traits pris par chaque plante déterminent sa stratégie adoptée afin de grandir, de survivre et de se reproduire dans un environnement donné. Ces stratégies se basent sur des compromis que la plante doit réaliser dans l'investissement de ces ressources. Les valeurs de traits covarient donc souvent entre elles et certains traits, comme les traits foliaires, sont des clés pour comprendre ces stratégies. Par exemple, Maynard *et al.*, (2022) ont analysé 18 traits fonctionnels sur des ligneux, incluant des traits sur les feuilles, les graines, l'écorce, le bois, la couronne et les racines, pour comprendre leurs relations multidimensionnelles. Cette étude révèle que près de la moitié de la variation des traits est expliquée par deux axes principaux : l'un lié à l'économie foliaire et l'autre à la taille des arbres et à la compétition pour la lumière. Dans cette même étude, l'analyse des traits foliaires

tels que la surface spécifique et l'épaisseur foliaire ont permis d'établir la relation de compromis entre photosynthèse et tolérance abiotique, alors que d'autres traits liés à la hauteur de l'arbre relèvent d'une compétition pour la lumière.

L'ensemble des valeurs des traits prises par les individus d'une communauté constitue la diversité fonctionnelle. Des études suggèrent qu'une plus grande diversité fonctionnelle augmente la résistance et la résilience des écosystèmes face aux perturbations (Garnier & Navas, 2013). Néanmoins, mesurer des traits sur le terrain est fastidieux. Cela demande des fonds, du temps et de l'énergie pour travailler à grande échelle, comme c'est le cas dans ce projet couvrant l'Afrique centrale et l'Afrique de l'Ouest. Les herbiers, des collections de plantes séchées, offrent une alternative intéressante et constituent des sources historiques fiables pour mesurer certains traits fonctionnels (Heberling, 2022).

Dans ce projet, nous caractérisons des traits foliaires du genre *Combretum* Loefl, le long d'un gradient climatique en Afrique de l'Ouest et en Afrique centrale, mesurés sur des planches d'herbiers. Nous considérons les traits suivants :

- La surface spécifique foliaire (SLA) en cm^2/g qui correspond au rapport entre la surface foliaire déployée pour intercepter la lumière et son investissement en masse sèche de la feuille.
- L'épaisseur foliaire (μm) qui peut refléter la méthode d'allocation des ressources.
- Les traits spectraux du proche infrarouge (780nm – 2150nm) qui peuvent être interprétés comme un indicateur de la composition chimique et révéler l'identité spécifique de l'individu échantillonné.

Le genre *Combretum* présente d'une part une large distribution géographique en Afrique, des régions aux climats arides aux régions aux climats tropicaux humides, d'autre part une diversité de forme de vie : arbre, arbuste ou plante grimpante. En raison de la diversité morphologique foliaire, il est à juste titre considéré comme particulièrement difficile à discriminer (Arbonnier, 2019), ce qui justifie notre intérêt pour l'étude de ses traits spectraux.

Deux sous-objectifs peuvent être distingués.

- Premièrement, nous cherchons à évaluer la diversité intra- et interspécifique des traits foliaires de treize espèces du genre *Combretum*. Nous posons l'hypothèse que la variabilité intraspécifique est négligeable par rapport à leur variabilité interspécifique ; et qu'en conséquence les espèces se distinguent par leurs traits foliaires (morphologiques et spectraux).
- Deuxièmement, nous cherchons à étudier l'influence de la température moyenne annuelle, de la pluviométrie moyenne annuelle et du gradient latitudinal sur les traits foliaires. Nous émettons l'hypothèse que l'investissement dans l'expansion des organes foliaires, plutôt que dans leur résistance, augmentera en se rapprochant de l'équateur avec l'augmentation des précipitations. L'étude se fait en coordonnées décimales, suggérant que la surface foliaire et la surface spécifique augmenteraient avec la diminution de la latitude, allant du climat sahélien au climat tropical. Ainsi, la surface spécifique et la surface foliaire tendraient à augmenter avec une hausse des précipitations et une baisse des températures, tandis que l'épaisseur foliaire diminuerait en raison des stratégies d'allocation.

Ce mémoire a été réalisé en collaboration étroite avec le CIRAD de Montpellier, qui possède un herbier contenant des échantillons principalement issus d'Afrique tropicale sèche et humide, ainsi que le matériel et l'expertise nécessaires pour ces expérimentations. Pour compléter cette collection, d'autres échantillons seront prélevés dans diverses collections, notamment celles du Musée national d'Histoire naturelle de Paris, du Jardin botanique de Meise, de l'Institut botanique de Montpellier et de l'Herbier de l'UCLouvain.

Le présent document commence par la description de concepts fondamentaux nécessaires à sa compréhension, notamment le climat des zones étudiées, les spécificités du genre *Combretum* Loefl., les concepts écologiques, les traits étudiés ainsi que les herbiers. Le matériel et la méthode abordera la façon de réaliser les mesures, de les analyser et d'appréhender une base de données conséquente comme la base de données spectrales. La discussion permettra d'interpréter les résultats, en mettant en lumière les stratégies adaptatives développées par les feuilles, ainsi que l'impact du temps sur les collections.

2. État de l'art

2.1. Végétation et écosystèmes d'Afrique centrale et d'Afrique de l'Ouest

2.1.1. Gradient climatique et végétal en Afrique de l'Ouest

L'Afrique de l'Ouest, s'étend de 0° à 20° N et de 10° à 20° O et présente une diversité climatique remarquable (Figure 1). Cette région couvre un large spectre de précipitations, allant de la zone sahélienne au nord avec une moyenne annuelle de 300 mm de pluie et une saison des pluies de 2-3 mois, à la zone soudanienne et à la zone de transition soudano-guinéo-congolienne au sud, où la pluviométrie moyenne annuelle dépasse 1200 mm (Vintrou, 2012) et la saison des pluies dure 5-6 mois. Les températures annuelles moyennes montrent un gradient inverse, avec des températures plus élevées dans le nord, variant de 24°C à 29,5°C (Schneider *et al.*, 2018).

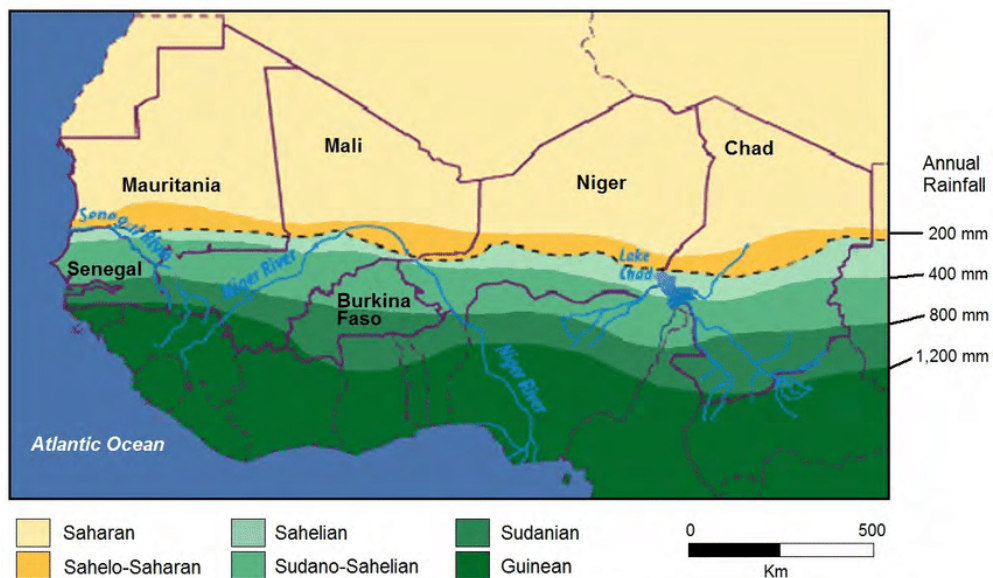


Figure 1 - Précipitations annuelles et régions climatiques en Afrique de l'Ouest (Vintrou, 2012).

Ces variations climatiques se manifestent sur la végétation (Figure 2): dans les zones sahariennes, on trouve des sols nus avec une végétation éparse ; des prairies boisées d'acacias et de la brousse ; au centre, des forêts soudanaises et des savanes boisées ; des mosaïques de forêts pluviales de basse altitude, avec des forêts plus denses et humides (Brice *et al.*, 2010).



Figure 2 - À gauche, paysage dans la région de Diffa, au sud du Niger (Wikipedia). Au centre, savane sahélo-soudanienne intensivement cultivée en Pays dogon (Mali) (Ballouche, 2019). À droite, forêt tropicale de Côte d'Ivoire (Gendre, 2022).

L'Afrique de l'ouest face aux changements climatiques

L'Afrique de l'Ouest est l'une des régions comprenant le plus d'incertitudes climatiques. Dans les scénarios modélisés par Thierno Gaye & Hourdin (2015), il a été démontré que les précipitations diminueront dans le Sahel ouest et augmenteront dans le Sahel est avec un réchauffement 10 à 60% supérieur au réchauffement climatique moyen sur terre. Cette tendance se confirme. En effet, selon le rapport de Simpson *et al.*, (2022), l'Afrique de l'Ouest est déjà confrontée à une augmentation de la température moyenne de surface 1 à 3°C depuis 1970 avec une intensification plus marquée au Sahel. Concernant la pluviométrie, une augmentation de la fréquence des événements extrêmes a également été relevée.

2.1.2. Gradient climatique et végétal en Afrique centrale

L'Afrique centrale s'étend de 20° N à 15° S et de 10° à 30° E. De même que pour l'Afrique de l'Ouest, cette zone couvre un large spectre de précipitations comprises entre 300 mm et 10 000 mm exceptionnellement. Le climat se caractérise par un climat tropical à deux ou quatre saisons et par un climat équatorial.

Le climat équatorial à 2 saisons est présent sous différents types selon la géographie : les types soudanien, soudano-sahélien et sahélien couvrent le nord du Cameroun, le sud du Tchad, le centre et le nord de la République Centrafricaine. Le sud de la République démocratique du Congo possède un climat plus tempéré en raison de son altitude moyenne élevée. La pluviométrie moyenne annuelle y est comprise entre 300 et 1 500 mm. Les types sahélo-sahariens et sahariens dans le nord du Tchad présentent une pluviométrie annuelle moyenne inférieure à 300 mm. Leurs températures maximales sont de 50°C (Figure 1)(Godard & Tabeaud, 2009).

Le climat équatorial à 4 saisons est localisé au sud du Cameroun et de la République Centrafricaine, au centre de la République Démocratique du Congo, au Congo, au Gabon, en

Guinée Équatoriale et à Sao Tomé-et-Principe (Figure 4) (Mpounza & Samba-Kimbata, 1990). Ce climat est chaud et humide. Les températures oscillent entre 22°C et 30°C. La pluviométrie moyenne annuelle y est de l'ordre de 1 500 à 1 800 mm, mais peut être nettement supérieure avec des maxima à 10 000 mm (Tsalefac *et al.*, 2015).

Les climats équatoriaux et tropicaux de l'hémisphère Nord présentent une saison principale très sèche et ensoleillée (décembre à février) alors que ceux de l'hémisphère Sud bénéficient d'une saison sèche nuageuse préservant des taux d'humidité atmosphérique très élevés (juin à août).

Les variabilités climatiques tropicales interannuelle et intra-saisonnière sont modérées. Elles sont assez indépendantes du phénomène climatique « el niño », ce qui n'est pas le cas de la façade occidentale de ce continent qui subit des années plus sèches en avril-juin de l'année du phénomène. La pluviométrie d'Afrique centrale répond de manière un peu plus marquée aux températures de surface marine de l'océan Atlantique, mais cette réponse est considérablement inférieure à celle de l'Afrique de l'ouest (Camberlin, 2007). La persistance d'une couverture nuageuse qui s'étend sur une grande partie de l'Afrique centrale durant la saison sèche (de juin à septembre) permet une diminution des températures et un maintien d'une forte humidité atmosphérique d'environ 80% (Maley, 2003).

L'Afrique centrale face aux changements climatiques

Les températures annuelles de surface en Afrique centrale ont augmenté de 0,75 à 1,2°C depuis 1960, et ce n'est que le début selon les experts. Cette hausse des températures entraîne une augmentation de la fréquence des précipitations extrêmes. Cependant, les changements dans la fréquence des sécheresses en Afrique centrale restent incertains (Trisos *et al.*, 2022).

La végétation en Afrique centrale peut se résumer en forêt dense humide et en savane boisée, intégrant une certaine diversité (forêts sempervirentes, caducifoliées, hygrophiles, forêt semi-caducifoliées, mangroves, formations montagnardes, savanes etc.)



Figure 3 - À gauche, forêt tropicale humide (CIRAD, 2021). À droite, savane boisée du Miombo (WWF, s. d.)

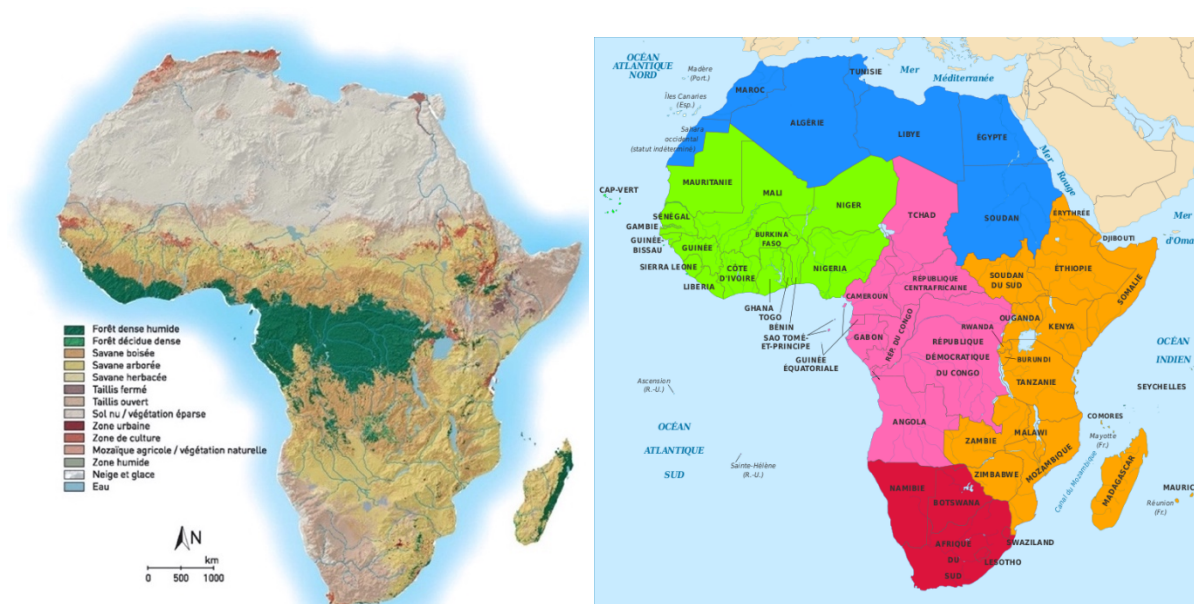


Figure 4 - À gauche, occupation des sols en Afrique (Paugy et al., 2011). À droite, carte d'Afrique avec mise en évidence de l'Afrique de l'Ouest en vert et l'Afrique centrale en rose. Les pays sont indiqués (Wikipedia).

2.2. Le genre *Combretum* Loefl.

Pour évaluer l'impact du climat africain sur les organes foliaires d'un genre, il est nécessaire de choisir un genre largement réparti géographiquement et suffisamment représenté pour obtenir les échantillons nécessaires à l'étude. Le genre *Combretum* répond à ces critères.

Le genre *Combretum* appartient à la famille des *Combretaceae* R. Br. du clade des angiospermes dicotylédones. Cette famille comprend 20 genres et environ 600 espèces (Krachai & Pornpongrungrueng, 2015; Tan et al., 2002). Le genre *Combretum* est principalement originaire d'Afrique (Gere et al., 2015), même si certaines espèces sont présentes dans le monde entier, ce qui fait que ce genre est l'un des plus importants de sa famille. Il est largement répandu en Afrique

et dans la zone équatoriale (POWO, 2024). Ce sont des arbres, arbustes ou lianes qui poussent dans une vaste gamme de climats : depuis les climats semi-arides aux climats tropicaux et équatoriaux et ce, grâce à sa diversité de formation végétale et grâce à sa capacité d'adaptation (Figure 5).

Les feuilles des *Combretum* Loebl. sont généralement opposées ou verticillées, plus rarement alternes. Les fleurs, bisexuées, sont composées de quatre à cinq parties et disposées en épis ou en panicules. Les fruits présentent quatre à cinq ailes ou à angle (Tableau 1)(POWO, 2024).

Tableau 1 - Tableau illustrant les spécificités du genre Combretum Loebl. incluant différentes de ses formes (arbres, lianes, arbuste), des exemples de fleurs et de fruits (samares).

		
(tropical.theferns.info)	(eastafricanplants.de)	(jircas.go.jp)
<i>C. adenogonium</i> Steud. ex A. Rich.	<i>C. paniculatum</i> Vent.	<i>Combretum nigricans</i> Lepr. ex Guill. et Perr.
Petit arbre ou buisson décidu atteignant parfois les 10 mètres de haut.	Arbuste grimpant ou lianescent.	Petit arbre étalé.
		
(altheaprovence.com)	(Wikipedia)	(westafricanplants.de)
<i>C. micranthum</i> G. Don	<i>C. glutinosum</i> Perr. ex DC.	<i>C. platypterum</i> (Welw.) Hutch. & Dalziel
Arbre ou arbuste <i>cultivé</i> pour ses tisanes, reconnues pour leurs nombreuses vertus.	Fruits, samares à 4 ailes et feuilles opposées.	Fleurs en épis.

Les lianes sont particulièrement présentes dans les régions tropicales. En effet, elles constituent 25 % des espèces ligneuses en forêt tropicale. En général, elles sont héliophiles et prospèrent dans les milieux perturbés (Hegarty & Cabelle, 1991; Schnitzer & Bongers, 2002), comme ceux connaissant une augmentation du CO₂ atmosphérique, ou ceux affectés par la fragmentation et la perturbation des habitats (Hegarty & Cabelle, 1991; Schnitzer & Bongers, 2002). Elles utilisent

des stratégies uniques pour réduire les ressources nécessaires au soutien mécanique (Isnard & Silk, 2009).

À l'exception de deux espèces de *Combretum*, l'une endémique de Madagascar (Jongkind & Callmänder, 2023) et l'autre endémique de Dakshina Kannada District of Karnataka en Inde (Marati, 2013), le genre *Combretum* ne semble pas menacé d'extinction. Les espèces suivantes *C. molle*, *C. aculeatum*, *C. collinum*, *C. glutinosum*, *C. micranthum*, *C. nigricans*, et *C. platypterum* ont été classées comme étant de "préoccupation mineure" sur la Liste rouge de l'IUCN (2018).

Le genre *Combretum* est réputé pour être particulièrement difficile à déterminer en raison de variabilités morphologiques importantes dépendantes de l'âge de la feuille, de l'état végétatif de la plante et du milieu (Arbonnier, 2019). Par exemple, la couleur ainsi que la pubescence des feuilles peuvent être altérées avec le vieillissement, tandis que celles issues de repousses après un feu de forêt ou un rejet de souche peuvent présenter des caractéristiques différentes (Arbonnier, 2019). De même, les conditions d'humidité et la disponibilité des nutriments peuvent également entraîner des variations dans la morphologie de la plante (Arbonnier, 2019).

La plupart des espèces des *Combretaceae* ont une importante valeur économique, ils sont notamment employés comme ressources en bois, cuir et industries pharmaceutiques (Srivastav, 1993).

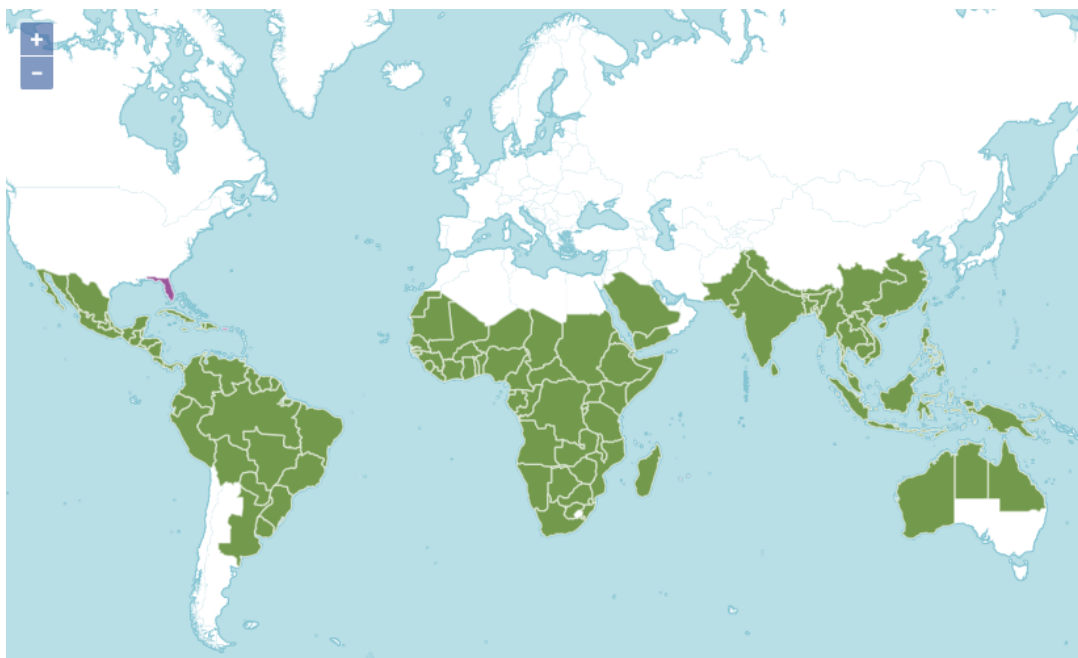


Figure 5 - Distribution géographique *Combretum* Loeffl. Précision si natif (vert) et introduit (rose)
(powo.science.kew.org).

2.3. L'écologie fonctionnelle

Les interactions entre les plantes et leur environnement sont le fondement de l'écologie fonctionnelle. Pour survivre et prospérer, les plantes doivent faire face à divers stress biotiques et s'y adapter. Chaque espèce développe ainsi des stratégies d'adaptation, de communication, de défense et de symbiose, toutes influencées par le climat et l'environnement global.

L'écologie fonctionnelle adopte une approche intégrative et systémique pour étudier les relations entre les processus écologiques, les facteurs environnementaux et les systèmes vivants (Garnier & Navas, 2013). Les fonctions écologiques, telles que la photosynthèse, sont des processus essentiels qui permettent la réalisation des services écosystémiques. Ces services écosystémiques représentent les bénéfices que la nature apporte à l'être humain, tels que le bois, l'eau, la pollinisation et la régulation du climat (Mouchet *et al.*, 2023).

La diversité fonctionnelle, et donc la diversité des traits, est un facteur clé de la résilience des écosystèmes. La stratégie adaptative se définit comme une combinaison de traits (Garnier & Navas, 2013).

2.3.1. Traits fonctionnels

L'écologie fonctionnelle se base sur le concept de traits fonctionnels qui sont l'ensemble des caractéristiques morphologiques telles que la taille de la plante, physiologiques telles que le taux photosynthétique ou phénologiques telles que la date de floraison d'un individu.

Ces traits influencent la performance individuelle d'un individu, sa réponse aux facteurs biotiques et abiotiques (traits de réponse) et son impact sur l'écosystème (traits d'effet) (Figure 6)(Violle *et al.*, 2007).

Les traits de réponse sont reliés à la capacité d'un individu à coloniser un habitat et à persister face à des changements environnementaux (Nock *et al.*, 2016). Pour identifier ces réponses, il est nécessaire d'établir la récurrence de certains traits en relation avec certains facteurs de milieu comme détecter la présence plus fréquente de plantes à croissance lente dans des milieux pauvres en nutriments (Delalandre, 2024; Garnier & Navas, 2013).

Les traits d'effet influencent les processus écosystémiques. Par exemple, le taux de décomposition d'une feuille influencera le cycle biogéochimique. Ils sont en général physiologiques et leurs mesures requièrent des expérimentations très élaborées. Le même

exemple, nécessite de multiples conditions isolées pour ne pas interférer avec d'autres processus.

La notion de trait de réponse est utilisée pour étudier les relations entre les traits et les perturbations, tandis que la notion de traits d'effet est employée pour examiner les liens entre les traits et les processus écosystémiques.

Ces concepts de traits sont principalement conceptuels, car dans la plupart des cas, un trait peut être à la fois un trait de réponse et un trait d'effet (Figure 6).

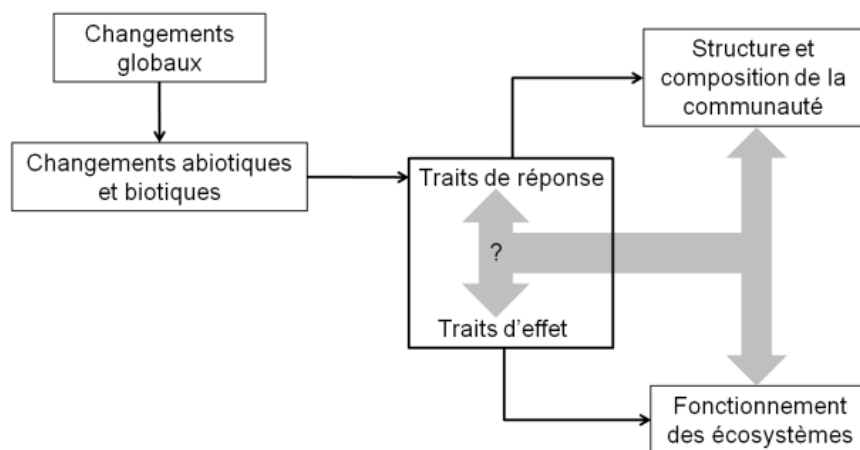


Figure 6 - Lien possible entre changements globaux, structures des communautés et fonctionnement des écosystèmes via les traits de réponse et d'effet des espèces. D'après (Lavorel & Garnier 2002) (Turcati, 2011).

Variabilité des traits

La variabilité au sein des traits est répartie entre cinq échelles écologiques à savoir la feuille, l'individu, la strate, l'espèce et le site (Messier *et al.*, 2010).

La variation intraspécifique, observée parmi les individus d'une même espèce, est analysée dans un contexte co-éolutif afin de comprendre la capacité d'adaptation d'une espèce aux changements environnementaux. Cette variabilité résulte de deux mécanismes complémentaires : la variabilité génétique et la plasticité phénotypique (Albert *et al.*, 2011). Ces variations entraînent des différences de performance au niveau de la plante dans son ensemble. Cela peut altérer la dynamique de la population ainsi que les interactions entre les espèces, affectant ainsi l'expression et la fonction des gènes sans pour autant altérer la séquence sous-jacente de l'ADN (Westerband *et al.*, 2021). Cette variation doit être prise en compte dans le contexte d'une échelle spatiale globale hétérogène, englobant plusieurs biomes, ainsi que dans le cadre de la sélection d'un nombre restreint d'espèces, comme c'était le cas dans ces

recherches (Garnier & Navas, 2013). Messier *et al.*, (2010) révèlent que la variation intraspécifique totale serait équivalente à la variation interspécifique.

Au travers d'une approche fonctionnelle, Adiko *et al.*, (2020) ont mis en évidence la restauration fonctionnelle des écosystèmes perturbés du Parc National d'Azagny en Côte d'Ivoire (forêt tropicale humide) à travers une approche fonctionnelle. Ils ont étudié deux types de traits : des traits morphologiques avec des traits foliaires et des traits de régénération avec le mode de dissémination, en comparant les forêts anciennes, les forêts secondaires et les jachères de cultures pérennes dans le Parc. Les résultats ont démontré que, malgré les perturbations, les forêts secondaires et les jachères tendent à retrouver des traits fonctionnels similaires à ceux des forêts anciennes.

Une autre étude réalisée par Tomlinson *et al.*, (2013) a examiné 18 traits morphologiques, chimiques et physiologiques de feuilles appartenant à 51 espèces ligneuses courantes de la savane, réparties dans deux types de climat (semi-aride et humide) sur trois continents (Australie, Afrique et Amérique du Sud). L'objectif était de comprendre les stratégies adoptées par ces espèces pour faire face aux stress hydriques saisonniers, en se concentrant sur deux principales approches : l'évitement et la tolérance à la sécheresse. Ces stratégies sont liées à la phénologie des feuilles, certaines espèces conservant leurs feuilles toute l'année, les sempervirents, tandis que d'autres, à feuillage caduc, les perdent durant les saisons sèches.

Lien entre traits fonctionnels et spectre d'économie foliaire

Il est possible d'établir des relations entre traits et fonctions, par exemple la surface foliaire spécifique (cfr. Surface spécifique foliaire (SLA)) et la concentration en azote sont corrélées à l'assimilation photosynthétique. Cette relation fait partie du spectre d'économie foliaire qui fait référence à la multitude de traits économiques et de compromis qui regroupent les composantes fondamentales chimiques, structurelles et physiologiques d'une espèce. Une bonne compréhension de ce spectre et de sa relation avec le climat permet de mieux comprendre les stratégies mises en place à l'échelle de la plante, de ses flux et de ses impacts sur le cycle biogéochimique (Wright *et al.*, 2004).

L'étude de Maynard *et al.*, (2022) illustre ces concepts au travers de l'analyse de 18 traits fonctionnels de plantes ligneuses à l'échelle mondiale. Les traits étudiés touchent l'entièreté de la plante, dont la hauteur de l'arbre, l'épaisseur de l'écorce, la largeur et la hauteur de la couronne,

la surface foliaire, les constituants chimiques (phosphore, azote et potassium), la profondeur racinaire, la masse sèche de la graine, le diamètre de la tige...

Bien que l'échantillonnage ait une bonne couverture spatiale, certaines régions comme l'Afrique centrale et l'Asie du Nord-Est manquent de données (Kattge *et al.*, 2020). L'analyse de ces traits fonctionnels révèle que les variables environnementales et les informations phylogénétiques expliquent respectivement 51 % et 49 % de la variation observée. Le premier axe est lié à l'utilisation des nutriments et à la capacité de photosynthèse au niveau des feuilles. Le second axe de traits montre la corrélation la plus forte avec la hauteur maximale des arbres, la hauteur du houppier et le diamètre du houppier, soulignant l'importance de la concurrence pour la lumière et la position de la canopée dans les forêts (Maracahipes *et al.*, 2018).

Les grands arbres, nécessitant des coûts massifs en carbone et en nutriments, sont moins viables dans des climats pauvres en nutriments ou plus froids, ainsi que dans les zones exposées à des vents violents ou à des événements météorologiques extrêmes (Givnish, 1995; King *et al.*, 2006; Klein *et al.*, 2015). Collectivement, ces deux axes de traits primaires reflètent deux compromis écologiques dominants : (i) maximiser l'activité photosynthétique des feuilles au détriment de la résistance, et (ii) rivaliser pour maximiser l'interception de la lumière, au prix d'une susceptibilité accrue aux dommages mécaniques.

Cette étude révèle que près de la moitié de la variation des traits est expliquée par ces deux axes principaux, qui montrent une forte convergence environnementale avec des réponses corrélées à la température, l'humidité et l'altitude.

Dans le cadre de cette recherche sur les traits foliaires, il est nécessaire d'explorer plus en profondeur ce premier axe du spectre d'économie foliaire en se concentrant sur les stratégies mises en place par les feuilles. L'investissement d'une plante dans ses organes foliaires est crucial, nécessitant un équilibre délicat entre photosynthèse et respiration. Pour prélever du carbone, la plante doit être capable de répondre à la demande évaporative provoquée par l'ouverture de ses stomates. Un haut taux photosynthétique requiert donc une densité stomatique élevée entraînant d'importantes pertes en eau. Cette densité stomatique élevée contribue à des performances optimales lorsque les conditions climatiques sont favorables, mais rend la plante plus vulnérable aux sécheresses (Sack & Scoffoni, 2013).

Base de données de traits

La plus grande base de données de traits et la plus renommée est TRY. La version cinq de TRY, publiée en mars 2019, contient 11.8 millions de valeurs traits, et presque 280 000 espèces (Kattge *et al.*, 2020). L'Europe a la plus forte densité de mesures, ce qui n'est pas absolument pas le cas pour l'Afrique centrale et l'Afrique septentrionale (Kattge *et al.*, 2011). Le *Combretum* Loeft. ne figure pas dans la liste des 30 espèces les plus représentées sur cette plateforme.

Exemples de traits fonctionnels les plus présents sur la plateforme TRY (Kattge et al., 2020) :

- Surface spécifique foliaire (SLA)

La SLA (m^2/kg ou cm^2/g ou mm^2/mg) est le rapport entre la surface foliaire déployée pour intercepter la lumière et son investissement en masse sèche. La SLA peut varier d'un facteur de plus de 100 d'une espèce à l'autre et ce, en raison de l'appartenance à différents groupes fonctionnels (35% de la variation) comme les feuilles caduques ou persistantes. Le reste de la variation se retrouve au sein des groupes ou des biomes (Poorter *et al.*, 2009). Lorsque cette valeur de SLA est faible, cela signifie que la surface foliaire est petite par rapport à la masse investie et donc que le limbe est plus dense ou plus épais (Wright *et al.*, 2004). Cette surface spécifique diminue avec l'aridité et avec la diminution de fertilité (Wright & Westoby, 2002). Cette mesure est déterminante pour une meilleure compréhension de la méthode d'allocation des ressources. Ce trait peut aussi être considéré comme étant un trait d'effet étant donné que des feuilles ayant une densité supérieure se décomposeront plus lentement. Le cycle des nutriments sera plus lent influençant donc l'environnement (Wright *et al.*, 2002). La SLA est inversement proportionnelle à la LMA, qui est un indicateur plus couramment employé. La LMA est le rapport entre la masse sèche et la surface fraîche et peut être associée à la densité foliaire (kg/m^2). La SLA est positivement corrélée à la capacité d'interception de la lumière et donc à la capacité photosynthétique, alors que la LMA est positivement corrélée à l'investissement en matière sèche (de la Riva *et al.*, 2016).

- Hauteur de la plante végétative

La hauteur de la plante est fortement liée à la stratégie d'acquisition, à la durée de vie et à la concurrence pour la lumière. L'étude de Moles *et al.*, (2009) a démontré l'impact significatif de la latitude sur ce trait, avec des disparités notables entre l'équateur et le reste du monde.

- Surface foliaire

La surface foliaire varie selon différents gradients écologiques. Elle augmente avec la disponibilité en nutriments, car moins de biomasse est allouée aux racines et plus aux feuilles, tandis que la durée de vie des feuilles diminue en raison de la moindre nécessité de conserver les

ressources. En revanche, la surface foliaire diminue avec l'augmentation de la luminosité pour maximiser la capture de lumière et minimiser les pertes de carbone par la respiration. Le long du gradient de succession, la surface foliaire augmente de précoce à avancé, reflétant la transition des plantes annuelles à des plantes pérennes et la substitution des plantes à acquisition rapide de ressources par celles à acquisition lente (Garnier & Navas, 2013).

- **Type de phénologie des feuilles**

C'est une classification catégorielle qui distingue les feuilles caduques et les feuilles persistantes (Kattge *et al.*, 2020).

- **Épaisseur des feuilles**

L'épaisseur foliaire exprimée en μm ou en mm est fortement liée à la SLA, elle-même inversement corrélée à la densité foliaire. L'épaisseur foliaire témoigne de la résistance de la feuille. Les feuilles situées dans des environnements plus ensoleillés, plus secs et moins fertiles, ou celles qui ont une durée de vie plus longue, ont tendance à être plus épaisses. C'est le cas des feuilles à l'extérieur de la canopée qui sont en général plus épaisses que celles à l'intérieur, exposées plus à l'ombre. Les feuilles plus épaisses ont tendance à avoir une teneur en azote plus faible et une durée de vie plus longue, ce qui se traduit par des taux de photosynthèse plus faibles par unité de masse foliaire. Les plantes succulentes sont connues pour leur épaisseur foliaire élevée (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).

- **Composition chimique des feuilles**

Selon le protocole de Cornelissen *et al.*, (2003), les échantillons sont séchés et broyés avant d'être placés dans un analyseur élémentaire. Plusieurs techniques peuvent être utilisées pour l'analyse, dont la méthode Kjeldahl, qui inclut la digestion par acide suivie d'une analyse colorimétrique. Une autre technique est l'analyse par combustion, qui convertit la matière organique en azote et en dioxyde de carbone suivie par des méthodes comme la spectrométrie de masse ou la chromatographie en phase gazeuse.

Enfin, il existe une autre méthode indirecte de l'estimation de la composition chimique : l'analyse spectrale dans le proche-infrarouge (Bastianelli *et al.*, 2018):

2.4. Spectrométrie proche infrarouge

2.4.1. Principes et fonctionnement

La spectrométrie dans le proche infrarouge mesure la vibration et la courbure des liaisons moléculaires telles que les liaisons carbone-hydrogène, carbone-azote et carbone-oxygène en fonction de la quantité de lumière absorbée par un échantillon. Les spectres résultant de ces

techniques de mesure des vibrations moléculaires sont hautement structurés et complexes (Workman & Weyer, 2007). Ils permettent de générer des modèles qui prédisent les composés chimiques et la structure physique d'un échantillon biologique (Machado Durgante *et al.*, 2012). Cette technologie repose sur deux méthodes, l'une est dispersive, c'est-à-dire que la source lumineuse éclaire un prisme de diffraction avant d'atteindre l'échantillon (VNIR spectroscopy), l'autre est interférométrique, pour laquelle la source lumineuse éclaire l'entrée d'un interféromètre puis l'échantillon, la figure d'interférence enregistrée étant retransformée en un signal spectral par une transformation de Fourier (spectroscopie FT-NIR) (Costa *et al.*, 2018).

2.4.2. Atouts de la SPIR

La spectrométrie a déjà fait ses preuves pour déterminer la composition chimique de feuilles (Asner *et al.*, 2014; Ramirez *et al.*, 2015; Serbin *et al.*, 2014), les caractéristiques physiologiques (Doughty *et al.*, 2011) et phénologiques (Wu, 2017). En effet, la composition des feuilles varie considérablement en termes de lipides, de protéines, d'hydrates de carbone tels que la cellulose, la lignine et les polysaccharides (Ribeiro da Luz, 2006; Zimmermann & Kohler, 2014). Ces composés sont principalement associés à la structure de la paroi cellulaire de la plante (Gorshkova *et al.*, 2010). Ces variations se repèrent sur différentes régions spectrales dans le proche infrarouge pour la discrimination des espèces (Durgante *et al.*, 2013; Lang *et al.*, 2015).

La spectrométrie est rapide, non destructive et abordable, ce sont trois arguments qui la rendent plus attrayantes que les autres technologies actuellement employées telles que le DNA barcoding. D'autant plus que, pour les analyses relatives à l'ADN, il est difficile d'extraire un ADN de haute qualité sur base de spécimens séchés. La discrimination est d'autant plus difficile lorsqu'il s'agit d'espèces monophylétiques, c'est-à-dire provenant d'une espèce ancestrale commune et donc ayant un patrimoine génétique proche (Machado Durgante *et al.*, 2012).

L'importance variable des projections (VIP) montre que les longueurs d'onde les plus importantes pour la prédiction de la SLA sont liées aux bandes où la cellulose est fortement absorbée (entre 2 300 et 2 500 nm), et aux protéines (liaisons N-H) à environ 1 000 et 2 180 nm (Costa *et al.*, 2018). Il existe un avantage considérable à travailler sur du matériel sec : cela évite les interférences provoquées par l'eau avec certaines longueurs d'ondes relatives à la composition en lignine, en azote ou en cellulose (Asner, 1998).

2.4.3. Utilisation de la SPIR sur herbiers

Des études ont déjà été réalisées afin de déterminer le potentiel de la spectrométrie proche infrarouge sur des plantes séchées (Durgante *et al.*, 2013; Paiva *et al.*, 2021). L'étude de Durgante *et al.*, (2013) a mis évidence les capacités exceptionnelles de discrimination de plusieurs espèces

tropicales étroitement liées au travers de comparaison de taux d'identification correcte des spécimens. Ces résultats de signature spectrales ont donné de meilleurs résultats que le DNA barcoding. L'étude menée par Kothari *et al.*, (2023) relève le potentiel de la réflectance spectrométrique pour estimer, de manière précise et non destructive, des valeurs de traits fonctionnels.

2.5. Les herbiers : bases de données et outils pour l'écologie

2.5.1. Qu'est-ce qu'un herbier ?

Un herbier est une collection de plantes, ou de partie de plantes, séchées, pressées et fixées sur une feuille de papier, appelée planche. Les planches recèlent des informations précieuses telles que le nom binomial de l'espèce ainsi que son déterminavit, c'est-à-dire le nom de la personne l'ayant identifié. L'étiquette présente d'autres informations telles que la date, la géolocalisation, le nom du collecteur et parfois même une description de la plante et de son environnement.

2.5.2. L'herbier au fil du temps

Les premiers herbiers suivant la définition ci-dessus remonteraient au 16^{ème} siècle avec la possibilité d'origines plus lointaines (Heberling, 2022). Le but initial des herbiers était principalement taxonomique. Les botanistes les employaient pour décrire, classer et nommer une espèce. Les herbiers sont des archives de la biodiversité, ils permettent de prouver l'existence de spécimens à un moment donné, à un endroit donné. Avec le temps d'autres valorisations ont fait leur apparition. En effet, des nouvelles technologies d'imagerie ou de séquençage génomique ont permis d'étudier certains mécanismes d'adaptation et de diversification (Besnard *et al.*, 2018) à partir des herbiers.

Ce regain d'intérêt pour les herbiers est en partie lié à l'émergence de l'écologie fonctionnelle (Heberling, 2022). En effet, ceux-ci mettent à disposition une multitude d'échantillons, issus du monde entier avec un recul historique, sur lesquels il est possible d'observer des traits morphologiques, physiologiques, et phénologiques.

Souvent, les recherches se basent sur les flores ou sur des études de terrain pour mesurer certains traits tels que la surface foliaire (Traiser *et al.*, 2005). Les études de terrain nécessitent du temps, de l'énergie et des financements importants : il est impossible d'en réaliser à grande échelle. En revanche, les flores sont accessibles et recèlent une multitude d'informations morphologiques. Le défaut de ce genre d'étude vient du fait que les flores ne témoignent en aucun cas des variations intraspécifiques (Traiser *et al.*, 2005). Les herbiers répondent à ces 2

problématiques avec l'avantage d'avoir un recul historique de plus de 200 ans (Y. Li *et al.*, 2020). (Schneider *et al.*, 2018).

De plus, certains suggèrent que les herbiers contiennent des informations sur l'impact du changement climatique, au travers par exemple de traits de surface foliaire. C'est le cas par exemple des études menées par Y. Li *et al.*, (2020) qui ont collectés plus de 6000 spécimens en Chine datant de 1910 à 2008 de manière à visualiser les effets des variations de température et de précipitation sur la surface foliaire. Concernant les mesures de SLA, celles-ci impliquent que la surface mesurée soit fraîche et que la masse soit sèche. Cependant, des études antérieures ont démontré que les mesures de SLA dérivés d'herbiers (tissus séchés) étaient étroitement corrélées avec celles obtenues sur tissus frais, ce qui signifie que la surface foliaire fraîche et la surface foliaire sèche sont assez similaires (Perez *et al.*, 2020). Une autre étude a aussi montré que le rétrécissement de la taille des échantillons foliaires provoqué par le séchage de feuilles est positivement corrélé avec la teneur en eau et l'épaisseur des feuilles et négativement corrélé avec la teneur en matière sèche des feuilles (Blonder *et al.*, 2012).

3. Matériel et méthodes

3.1. Collections valorisées, espèces étudiées, et sélection des planches

3.1.1. Collections et herbiers valorisés

Cette recherche s'appuie sur cinq collections d'herbiers : ALF, la collection du CIRAD de Montpellier où nos mesures ont été réalisées ; MPU, la collection de l'Institut Botanique de Montpellier ; P, les collections du musée des sciences naturelles de Paris, l'une des plus grandes collections au monde ; LOUV, la collection de UCLouvain ; et BR, la collection du jardin botanique de Meise, destinée à compléter les échantillons d'espèces tropicales humides équatoriales. La provenance des planches de chaque collection est étroitement liée au passé colonial des pays d'origine, notamment les zones tropicales humides en Afrique centrale pour l'herbier belge et les zones en Afrique tropicale sèche et humide francophone pour les collections françaises :

- L'herbier du CIRAD dont l'acronyme est ALF (edited by J. Lanjouw, 1954) détient 70000 spécimens, soit 5500 espèces d'Afrique tropicale sèche (*L'herbier ALF du CIRAD /*

Dispositifs expérimentaux - Unité mixte de recherche Système d'élevage méditerranéens et tropicaux (SELMET), s. d.).

- Les collections de l'herbier Montpellier université dont l'acronyme est MPU (edited by J. Lanjouw, 1954) regroupent 3 millions de spécimens dont des mousses, des algues, des champignons et des lichens. Les plus anciennes planches de la collection remontent du XVI^e siècle et les plus récentes sont contemporaines. En effet, la collection ne cesse de s'enrichir (Service du patrimoine historique, s. d.).
- Les collections du musée des sciences naturelles de Paris dont l'acronyme est P (edited by J. Lanjouw, 1954) détiennent pas moins de 8 millions de végétaux comprenant des plantes, des algues, des champignons issus du monde entier (Universalis, s. d.).
- L'herbier de l'UCLouvain dont l'acronyme est LOUV est en cours de réhabilitation. Sa collection est estimée à environ 9000 spécimens dont la majorité sont ligneux (Dendoncker, 2022).
- L'herbier du jardin botanique de Meise dont l'acronyme est BR (edited by J. Lanjouw, 1954) en référence à sa position initiale à Bruxelles possède une collection de 4 millions de spécimens. Le plus ancien spécimen de sa collection date de 1724. Il possède son propre herbier virtuel (<https://www.plantentuinmeise.be/>).

3.1.2.Sélection des espèces

Le genre *Combretum* Loefl. compte 285 espèces acceptées. Nous avons dans un premier temps exporté la liste des espèces africaines de *Combretum* encodées dans les collections ReColnat (<https://explore.recolnat.org/>). ReColnat est une plateforme de recherche française qui met à disposition des collections naturalistes numérisées provenant principalement d'institutions françaises. Elle s'inscrit dans une politique de données ouvertes et accessibles à tous et permet de valoriser les collections avec l'archivage d'objets convenablement numérisés. Actuellement, elle contient 10 812 792 spécimens botaniques, zoologiques et paléontologique (*Objectifs du programme e-ReColNat / Infrastructure e-ReColNat*, s. d.).

Nous avons exporté les 20 espèces de *Combretum* les plus abondantes dans les herbiers de Paris, MPU, et ALF. Cette sélection s'est basée sur l'hypothèse que les spécimens d'herbiers disponibles sur ReColnat sont représentatifs de l'abondance des espèces de *Combretum* dans leur milieu naturel. La nomenclature a été vérifiée pour identifier tous les synonymes, et la répartition géographique de chacune de ces espèces a été analysée sur African plant Database (<https://africanplantdatabase.ch/>). La liste finale des 13 espèces sélectionnées a été établie afin

de couvrir le gradient pluviométrique étudié, depuis les savanes sahéliennes jusqu'aux forêts équatoriales d'Afrique centrale (Tableau 2). Les espèces qui n'ont pas été retenues étaient celles insuffisamment représentées sur Recolnat et n'apportant pas de plus-value en termes de répartition géographique.

Sur ces treize espèces de *Combretum* étudiées, trois d'entre-elles sont géographiquement localisées : le *C. grandiflorum* est situé en Afrique de l'Ouest atlantique particulièrement en Gambie et au Ghana ; le *C. latialatum* est restreint à la forêt dense équatoriale en Afrique centrale. Enfin, le *C. tomentosum* est localisé dans quelques zones du Mali, de la Côte d'Ivoire et du Sénégal. Les dix autres espèces traversent une diversité pluviométrique et climatique.

Six espèces sur les treize sont lianescentes. La majorité des espèces sont sempervirentes à l'exception du *C. adenogonium* et du *C. molle*. Les espèces sont bien connues des populations locales étant donné qu'elles sont employées dans diverses utilisations dont celles comestibles, purgatives et de chauffage. Les fruits produits sont des samares (Tableau 1 et Tableau 2).

Tableau 2 - Description des 13 espèces étudiées de Combretum Loebl. comprenant leur répartition géographique issue de africanplantdatabase ((Irvine, 1961) (1) (BERHAUT, 1974)(2) (L. Liben, 1983) (3) (Lebrun & Stork, s. d.) (4) (Arbonnier, 2019)(5) (Troupin, 1982)(6)).

Espèce	Habitat	Répartition	Description	Utilisation
<i>C. aculeatum</i> Vent.	Terrains inondables ^[1] , savanes, bosquets. Tropical sec ^[5] .		Arbuste lianescent, épines, feuilles ovales/elliptiques, fleurs blanchâtres, fruits samares à 5 ailes ^[1 et 5] .	Racine purgative, plante contre la lèpre ^[1] .
<i>C. adenogonium</i> Steud. ex A.Rich.	Forêt de savane ^[1]		Arbre décidu, jeunes feuilles lisses, fleurs jaunes, fruits samares à 4 ailes ^[5] .	Gomme comestible, racine pour breuvage, bois pour construction et chauffage, fumée de bois comme parfum ^[5] .
<i>C. collinum</i> Fresen.	Savanes, forêts claires. Semi-humide ^[5] .		Arbuste, feuilles glabres à tomenteuses, fleurs jaunes, fruits samares à 4 ailes ^[1] .	Pharmacopée traditionnelle, feuilles et fruits commercialisés, fleurs mellifères ^[1] .
<i>C. glutinosum</i> Perr. ex DC.	Zones sahéliennes, savanes, forêts claires. Tropical sec ^[5] .		Petit arbre buissonnant, feuilles oblongues-elliptiques, fleurs jaune crème, fruits samares à 4 ailes ^[1] .	Bois de chauffage, cendres pour pigment indigo, résistance à la sécheresse ^[1] .

Espèce	Habitat	Répartition	Description	Utilisation
<i>C. latialatum</i> Engl. ex Engl. & Diels	Forêt secondaire, lisières de forêts. Tropical humide (équatoriale) ^[4] .		Liane de 10 à 15 mètres ^[4] .	
<i>C. grandiflorum</i> G. Don	Clairières de la forêt sempervirente ^[1] .		Arbuste grimpant, fleurs écarlates ^[1] .	Ornemental, cultivé pour ses fleurs ^[1] .
<i>C. micranthum</i> G. Don	Forêt riveraine, savanes, terres arables abandonnées ^[1] .		Arbre ou petit arbuste, écorce qui s'écaille, fleurs et fruits samares à 4 ailes ^[1] .	Vannerie, combustible, infusions fébrifuges ^[1] .
<i>C. molle</i> R. Br. ex G. Don	Forêt de savane, forêt sèche. Semi-humide ^[1] .		Arbre semi-décidu, feuilles ovales-elliptiques, fleurs brun foncé, fruits samares à 4 ailes ^[1] .	Bois pour construction, teinture noire, gomme ^[1 et 6] .
<i>C. nigricans</i> Lepr. ex Guill. & Perr.	Savane, forêts sèches. Semi-humide.		Petit arbre étalé, fleurs à pétales crème, fruits samares ovoïdes à 4 ailes.	Production de gomme, utilisée pour tannage et encre.
<i>C. paniculatum</i> Vent.	Forêt riveraine, zones inondées. Tropical humide ^[1] .		Arbuste grimpant ou lianescent, feuilles elliptiques, fleurs rouges, fruits samares ovales à 4 ailes ^[1 et 6] .	Bois pour manches d'outils, cultivé dans les jardins ^[1] .
<i>C. platypterum</i> (Welw.) Hutch. & Dalziel	Forêts décidues secondaires ^[1] .		Arbuste grimpant ou lianescent, feuilles oblongues elliptiques, fleurs tubulaires, fruits samares à 5 ailes ^[1] .	Cultivé dans les jardins, utilisations diverses (alimentation, médicinales) ^[1] .
<i>C. tomentosum</i> G. Don	Ravins ombragés, lisières de forêts-galeries ^[4] .		Arbuste scandant ou grande liane ^[2 et 4] .	Pharmacopée ^[2] .
<i>C. racemosum</i> P. Beauv.	Forêts décidues mixtes. Tropical humide (équatoriale) ^[1] .		Arbuste grimpant lianescent, feuilles elliptiques à ovales, fleurs rougeâtres ^[1] .	Décoratif ^[1] .

3.1.3.Sélection des planches étudiées

Pour sélectionner les planches sur lesquelles les traits fonctionnels ont été mesurés, nous avons passé en revue les collections numérisées de Reolnat ainsi que celles du jardin botanique de Meise. L'objectif était de sélectionner au minimum 15 planches par espèce. Pour les espèces à large répartition géographique, 30 planches ont été choisies dans la mesure du possible : 15 provenant de zones plus sèches et 15 de zones plus humides.

Les critères de sélection étaient les suivants :

- (1) La présence d'au moins deux feuilles détachées, entières et non pliées. L'objectif de cette sélection était d'éviter au maximum l'aspect destructif des mesures. Pour cela, les planches avec enveloppes pouvant contenir des feuilles détachées ont été sélectionnées (Figure 7).
- (2) La présence sur l'étiquette des informations de localisation (pays et lieu de collecte) la date de collecte, le nom du collecteur, ainsi que le nom du déterminavit.



Figure 7 - Exemple de planche regroupant l'ensemble des informations valorisables et l'enveloppe (point orange) pouvant contenir des feuilles détachées.

Au total, plus de 4000 planches ont été passées en revue sur ces mêmes plateformes de manière à obtenir le jeu de données. Dans le cas des collections du CIRAD et de l'Université botanique de Montpellier, j'ai eu l'opportunité d'aller sélectionner les planches directement dans les collections. Les collections de Bruxelles ont été envoyées directement au CIRAD sur base d'une liste de planches préalablement sélectionnées. Concernant, les collections de Paris, une limitation de 120 planches par emprunt a contraint mes encadrantes à se rendre directement dans les collections pour affiner la sélection.

Au total, 279 planches ont été sélectionnées pour un total de 1050 feuilles échantillonnées (Tableau 3) : 57 dans l'herbier d'ALF (11 espèces), 45 dans l'herbier MPU (8 espèces), 118 dans l'herbier P (13 espèces), 55 dans l'herbier BR (6 espèces) et 4 dans l'herbier LOUV (3 espèces). Pour l'ensemble des planches (Annexe B), nous avons extrait les informations suivantes : genre, espèce, auteur, date de collection, collecteur, déterminavit ainsi que la localisation.

Pour la localisation, les coordonnées géographiques ont été directement retranscrites depuis l'étiquette lorsqu'elles y figuraient. Dans le cas contraire, nous avons pu retrouver les coordonnées géographiques du lieu de collecte à l'aide du serveur GeoNames. (<http://geonames.org/>).

La répartition géographique des planches échantillonnées espèce par espèce est représentée sur la Figure 8. Cette figure montre clairement la concordance entre la répartition des échantillons et la distribution des espèces en Afrique centrale et en Afrique de l'Ouest (Tableau 2). Toutefois, les 279 planches réparties en 13 espèces ne permettent pas d'obtenir une forte densité de points sur les cartes. Malgré cela, nous avons veillé à inclure des espèces provenant de zones semi-arides, tropicales sèches et tropicales humides, afin que chaque zone soit représentée lorsqu'elle faisait partie de la répartition géographique de l'espèce (Tableau 2).

Tableau 3 - Pour chaque espèce et pour chacun des 5 herbiers consultés (ALF : CIRAD ; MPU : Montpellier ; P : Paris ; BR : Meise ; Louv : UCLouvain), nombre de planches (et de feuilles entre parenthèses).

	ALF	MPU	P	BR	LOUV	TOTAL
<i>C. aculeatum</i>	5 (17)	15 (50)	7 (35)	0	0	27 (102)
<i>C. adenogonium</i>	5 (15)	0	4 (13)	7 (21)	0	16 (49)
<i>C. collinum</i>	8 (25)	2 (5)	14 (64)	10 (40)	0	34 (134)
<i>C. glutinosum</i>	9 (25)	6 (25)	12 (54)	0	0	27 (104)
<i>C. grandiflorum</i>	1 (3)	0	6 (23)	12 (38)	0	19 (64)
<i>C. latialatum</i>	0	4 (14)	11 (44)	5 (22)	1 (2)	21 (82)
<i>C. micranthum</i>	8 (25)	8 (27)	6 (25)	0	0	22 (77)
<i>C. molle</i>	8 (25)	0	10 (44)	0	2 (7)	20 (76)
<i>C. nigricans</i>	6 (20)	2 (6)	10 (46)	0	0	18 (72)
<i>C. paniculatum</i>	1 (3)	2 (5)	9 (37)	13 (51)	0	25 (96)
<i>C. platypterum</i>	0	0	9 (29)	8 (32)	1 (1)	18 (62)
<i>C. racemosum</i>	3 (10)	6 (18)	12 (53)	0	0	21 (81)
<i>C. tomentosum</i>	3 (12)	0	8 (39)	0	0	11 (51)
Total	57 (180)	45 (150)	118 (506)	55 (204)	4 (10)	279 (1050)

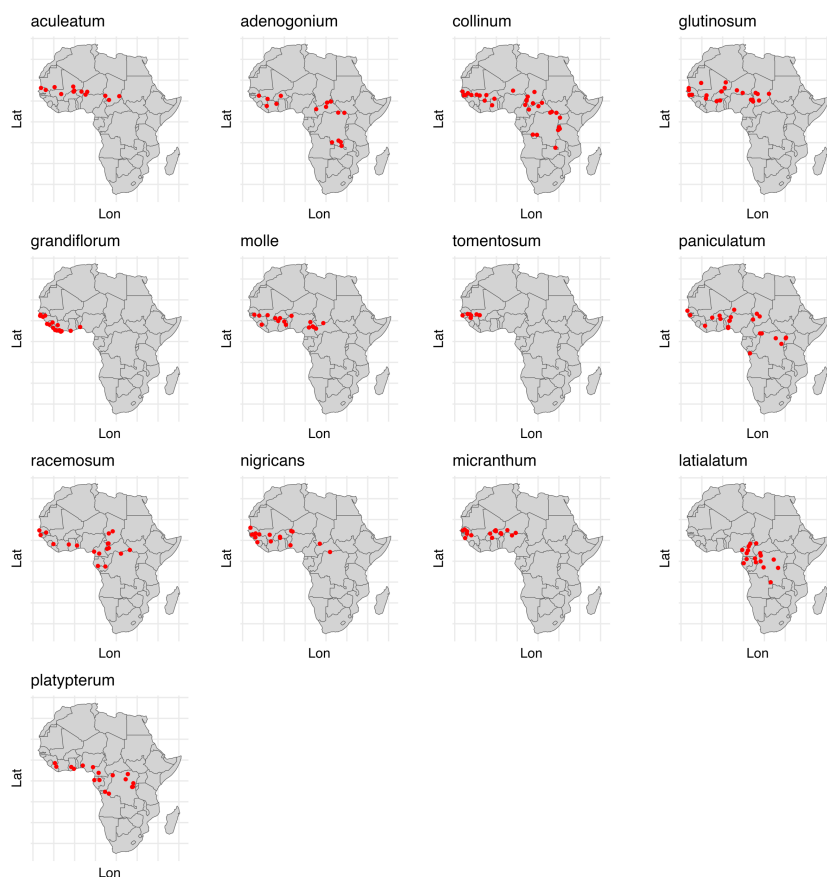


Figure 8 - Répartition des planches échantillonnées pour chaque espèce.

3.2. Mesure des traits fonctionnels foliaires

3.2.1. Surface foliaire spécifique (SLA)

La surface foliaire spécifique (Specific Leaf Area ; SLA ci-après) est le quotient de la surface foliaire par la masse, exprimé en cm^2/g . La mesure de la surface foliaire spécifique a été réalisée sur un total de 1050 feuilles moyennées à l'échelle de la planche. Chaque planche est représentée par deux à cinq feuilles. Cette mesure comporte deux étapes : i) le scan des feuilles et la mesure de leur surface et ii) le pesage. La majorité des feuilles analysées possédaient un pétiole. Pour éviter l'aspect destructif de la découpe de pétiole, le pétiole a été conservé dans les mesures réalisées. Nous avons noté, lors des mesures si la feuille présentait un pétiole de manière à tenir compte de ce facteur lors de l'analyse des données.

Les feuilles ont été numérisées sur un fond blanc en plaçant à côté d'elles une règle de 10 cm, qui servira d'échelle pour la mesure de la surface foliaire. La qualité requise pour la numérisation était de 400 ppp. La surface foliaire a ensuite été mesurée (en cm^2) à l'aide du logiciel ImageJ (Version 1.53), en sélectionnant la zone d'intérêt à mesurer et en calibrant à l'aide de l'échelle de 10 cm. Le seuillage net permet de délimiter la feuille.

Pour diminuer l'erreur relative au tracé manuel de l'échelle sur ImageJ, le tracé de l'échelle a été effectué une multitude de fois jusqu'à ce que l'écart-type de sa valeur devienne inférieur à 1 pixel par centimètre. Une automatisation des premières étapes du traitement d'image a été réalisée par l'enregistrement d'une macro dans ImageJ. Ces étapes incluent l'ajout de l'échelle, la conversion des valeurs RGB en 8 bits, et la transformation en image binaire. Les feuilles ont ensuite été pesées sur une balance analytique Précisa XT220A (précision : 0.001 g) dans un local à température et humidité constante.

3.2.2.Épaisseur foliaire

L'épaisseur foliaire de chaque feuille a été mesurée avec un micromètre Mitutoyo Digimatic (précision de $L/75 \mu\text{m}$ et une résolution de 0,001 mm ; Figure 9). La calibration a été réalisée en ajustant la vis jusqu'à ce qu'elle entre en contact avec l'étau, assurant ainsi un écart minimal entre la vis et l'étau pour la valeur nulle. Les mesures peuvent varier en fonction du relief, des ondulations et des nervures présentes sur la feuille. Il est donc essentiel de sélectionner une surface plane de la feuille et d'éviter les nervures. Trois mesures sont effectuées en référence à la nervure centrale : une en bas à droite, une autre en haut à droite et la dernière au milieu à gauche (Fourtier, 2024, com.pers.). En cas de feuille trop petite, les mesures ont été prises selon les possibilités offertes. Dans certaines situations où la surface foliaire est insuffisante ou lorsque la feuille présente une ondulation excessive, les mesures peuvent être répétées au même endroit.



Figure 9 - Micromètre Mitutoyo Digimatic (fishersci.fr)

3.2.3.Traits spectraux

Prise des spectres

Cette mesure a été effectuée sur les 1050 feuilles échantillonnées, et répétée dix fois pour chaque feuille. La prise de spectre (entre 350 nm et 2150 nm de longueur d'onde) a été réalisée avec un spectromètre ASD LabSpec® (Figure 10). Celui-ci se compose d'une sonde de 4 mm de diamètre constituée de faisceaux. Cet appareil permet une mesure rapide, non destructive, portable et selon les concepteurs de précision absolue. Le spectromètre est connecté via un ordinateur au logiciel Indico Pro qui configure certains paramètres dont le nombre d'échantillons par point de mesure (fixé à 30), qui visualise et qui enregistre les spectres mesurés.

La mesure du spectre doit commencer par un étalonnage : il se réalise en posant la sonde sur un Spectralon® qui a la spécificité d'avoir la plus grande réflexion diffuse allant de l'ultra-violet au proche infra-rouge en passant par le visible (Georgiev & Butler, 2007). Cette étape a été répétée toutes les 15 minutes (Figure 10). Un papier noir metal Spectral™ ayant une absorbance de 100% a été glissé derrière chaque échantillon avant d'effectuer la mesure des spectres (Figure 10) (Svensk, Mia, 2018). Pour chaque feuille, dix points de mesure ont été réalisés sur la surface adaxiale de la feuille. Le spectre enregistré dans le logiciel correspond à la moyenne de ces 10 spectres, eux-mêmes moyennés à l'échelle de la planche

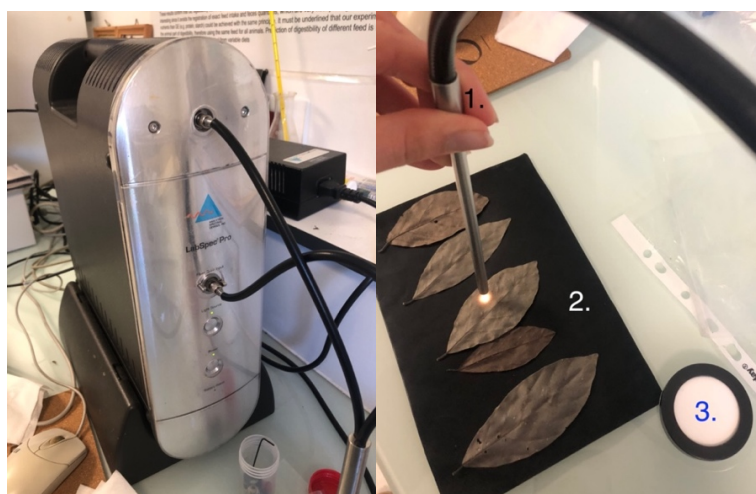


Figure 10 – Prise de mesure spectrale – À gauche de l'ASD LabSpec®. À droite la sonde (1), le papier noir metal Spectral™ (2) et Spectralon® (3).

Pré-traitement des spectres

Des pré-traitements corrigeant la diffusion des ondes ont été appliqués aux spectres bruts grâce au logiciel WinISI :

- L'emploi d'une méthode de normalisation (Standard normal variate SNV) a permis de corriger la variabilité lumineuse issue du positionnement de la sonde et de la pression exercée sur celle-ci et de lisser la courbe. Le lissage permet d'atténuer les effets néfastes du rapport signal-bruit (Rinnan *et al.*, 2009) ;
- Les longueurs d'ondes du visibles ont été ensuite retirées du jeu de données pour se focaliser sur le proche infra-rouge. Ces longueurs d'onde sont directement liées aux pigments, à la chlorophylle qui se sont plus ou moins oxydés avec les temps (Clark & Roberts, 2012). Ces longueurs d'onde sont donc liées entre autres, aux conditions de conservation de l'échantillon.

3.3. Données climatiques

Les données climatiques proviennent de la base de données WorldClim, version 2.1 (Fick & Hijmans, 2017). Cette base de données comprend les moyennes mensuelles des températures, du rayonnement solaire, de la vitesse du vent, de la pression de vapeur d'eau et des précipitations, couvrant la période de 1970 à 2000. Pour ce projet, les valeurs de températures moyennes annuelles et de précipitations annuelles, ainsi que les températures moyennes mensuelles et les précipitations moyennes mensuelles du mois de récolte, ont été extraites pour chaque planche d'herbier étudiée en fonction de ses coordonnées géographiques. L'importation des données climatiques s'est faite par l'intermédiaire du logiciel de cartographie ArcGIS Pro.

3.4. Analyses statistiques

L'ensemble des analyses statistiques ont été réalisées sur R (*The R Project for Statistical Computing*, 2023). L'obtention des cartes de distribution des spécimens s'est faite via le package « rnatrualearth ». Chaque trait foliaire (SLA, épaisseur foliaire, traits spectraux) a été analysé en relation avec les autres traits de manière inter et intraspécifique. Par la suite, l'impact des variables climatiques sur les traits a été analysé. La base de données employée contient les valeurs de traits moyennées à l'échelle de la planche, elle contient donc 279 valeurs de masse foliaire (g), surface foliaire (cm²), SLA (cm²/g) et épaisseur foliaire (µm).

3.4.1. Variations intra et interspécifiques de la SLA et de l'épaisseur foliaire

La diversité des traits morphologiques des traits a, dans un premier temps, été observée avec le package « skimr ». Celui-ci résume les valeurs de la moyenne, l'écart-type, les quartiles et l'histogramme de chaque trait toute espèce confondue individuellement (masse foliaire (g), surface foliaire (cm²), SLA (cm²/g) et épaisseur foliaire (µm)) moyennées pour l'ensemble des spécimens. Ensuite, la diversité de chaque trait pour chacune des espèces, a été visualisée à l'aide de « boîtes à moustaches » et analysée sur base des valeurs de moyennes, de médianes, d'écart-types et de variance.

L'analyse de variance (ANOVA) a été utilisée pour étudier la répartition de la variance des traits (SLA et épaisseur foliaire) au sein des espèces et des individus (Hulshof & Swenson, 2010). Pour pouvoir réaliser l'ANOVA, il est nécessaire de respecter des conditions pré-requises par le jeu de données telles que la normalité des résidus qui a été testée avec le test de Shapiro (WARREN et

al., 2005) et l'homogénéité des résidus avec le test de Levene. Dans les cas où ces conditions n'ont pas été respectées une transformation logarithmique ou une suppression de valeurs aberrantes a été exécutée. La transformation logarithmique a été nécessaire pour étudier la SLA et l'épaisseur foliaire. Cette ANOVA est une condition préalable à la réalisation du test de comparaisons multiples par paires, en utilisant la fonction « cld » du package « multcomp », afin de déterminer les différences interspécifiques dans les traits étudiés. Cette fonction affiche les comparaisons par paires des traits sous forme de code lettré. Pour améliorer la visualisation de ces résultats, ceux-ci ont été combinés à la boîte à moustache. Cette étape est très utile pour déterminer pour identifier des similitudes écologiques, des stratégies ou des différences discriminantes.

3.4.2. Relations entre traits

Pour vérifier les relations entre le SLA (Surface foliaire spécifique) et ses deux composantes (surface foliaire et masse), nous avons réalisé des régressions linéaires à l'aide de la fonction `lm` : Fitting Linear Models (Chambers & Hastie, 1992). Une régression similaire a été effectuée pour visualiser la relation entre le SLA et l'épaisseur foliaire. Dans un premier temps, cette relation a été étudiée pour toutes les espèces confondues, puis en intégrant le facteur espèce. Cette analyse est significative en termes de stratégie d'allocation des ressources. Cette étape a été réalisée à l'aide d'une régression linéaire à effets multiples avec le package `lme4` sur R, prenant en compte les effets fixes (effet de l'espèce) et aléatoires (Bates *et al.*, 2024). De plus, une matrice de corrélations de Pearson a été élaborée entre tous les traits, incluant les traits morphologiques et spectraux.

3.4.3. Influence du gradient climatique sur le SLA et l'épaisseur foliaire

Pour étudier l'impact du gradient climatique, nous avons réalisé des régressions linéaires des deux traits foliaires étudiés avec les paramètres climatiques suivants : la précipitation moyenne annuelle et celle du mois de récolte, la température moyenne annuelle et celle du mois de récolte, et la latitude. La visualisation et l'évaluation des relations entre traits ont été effectuées à l'aide de la fonction ``lm`` : Fitting Linear Models (Chambers & Hastie, 1992), mettant en évidence des valeurs significatives telles que la pente, le R^2 multiple et la p-valeur.

Après avoir déterminé les relations entre chaque variable pour l'ensemble des espèces confondues, nous avons introduit l'espèce comme facteur de variabilité. Pour ce faire, une régression linéaire à effets multiples a été exécutée à l'aide du package ``lme4`` sur R (Bates *et*

al., 2024). Ces analyses ont été menées pour déterminer l'impact inter et intraspécifique du gradient pluviométrique sur la surface foliaire spécifique.

La matrice de corrélation est une représentation visuelle des coefficients de corrélation linéaire de Pearson, comparant les traits foliaires, la latitude, la pluviométrie, la température et l'année de récolte entre eux. L'ANOVA a permis de déterminer l'impact de la pluviométrie, de la température, de l'année de récolte et de la collection sur les traits.

3.4.4. Analyse de composantes principales sur les spectres proche infra-rouge

Notre jeu de données de traits spectrométriques (proxy pour la composition chimique des feuilles) comptait initialement 857 variables, correspondant aux valeurs d'absorbance des feuilles mesurées tous les 2 nm entre 780 nm et 2491 nm de longueurs d'onde. Afin de réduire le nombre de dimensions à analyser, nous avons réalisé une Analyse en Composantes Principales (ACP) sur ces 857 longueurs d'ondes (WARREN *et al.*, 2005). L'objectif de l'ACP est de résumer le jeu de données spectrales en supprimant la colinéarité et en déterminant les régions spectrales les plus informatives (Machado Durgante *et al.*, 2012). Cette étape nous a permis d'obtenir un nombre restreint de composantes principales résumant 85% et 99% de la variance totale spectrale (Annexe D). Ces composantes extraites ont été considérées comme des traits, au même titre que la surface foliaire spécifique, pour être réinjectées dans d'autres analyses. Pour évaluer le potentiel de discrimination des espèces en fonction des cinq premières composantes principales, une comparaison par paires a été réalisée. Aucune transformation logarithmique n'a été nécessaire en raison de la normalité et de l'homogénéité des résidus des valeurs des composantes principales. Cette comparaison par paires a permis d'identifier les espèces distinguables, c'est-à-dire celles qui ne partagent pas de lettre commune dans au moins une de leurs composantes principales. Les résultats de ces tests de comparaison entre espèces sont présentés sous forme d'une matrice de dissociabilité. Le pourcentage de discrimination a été calculé en divisant le nombre de relations entre deux espèces discriminées par le nombre total de relations existantes entre les treize espèces.

4. Résultats

Dans le cadre de cette étude, nous avons examiné un ensemble de données composé de 279 planches, totalisant 1050 feuilles. Pour chacune des feuilles, quatre traits morphologiques ont été mesurés : la surface et la masse foliaire, qui permettent le calcul de la SLA (surface foliaire spécifique), et l'épaisseur foliaire. Les spectres dans le proche infrarouge, qui permettent d'approcher la composition chimique de feuilles, ont également été utilisés comme des traits.

4.1. Paramètres climatiques des lieux de collectes des planches étudiées

Parmi les spécimens étudiés, le gradient pluviométrique varie de 75 mm à 3400 mm de pluviométrie moyenne annuelle, tandis que le gradient de température varie de 16 à 30°C en température moyenne annuelle.

4.2. Variabilité des traits morphologiques foliaires

4.2.1. Toutes espèces confondues

L'amplitude de variation des traits foliaires est considérable : la masse minimale d'une feuille est 500 fois inférieure à sa masse maximale, allant de 0.003 g à 1.5 g. De même, les surfaces foliaires varient sur une amplitude d'environ 300 fois, allant de 0.6 cm² à 180 cm² (Tableau 4).

La surface spécifique (SLA) présente également une variation significative, la SLA minimale étant 16 fois inférieure à sa valeur maximale, allant de 20 cm²/g à 346 cm²/g. Cette valeur maximale correspond à trois fois la valeur moyenne des trois feuilles mesurées sur l'échantillon de *C. platypterum* provenant du Liberia (Mont Nimba - piste Seka Valley ; 1965) et est issue des collections de Paris (Tableau 4). Les écarts-types de masses foliaires sèches (0.2231 ± 0.2063 g) et de surface (20.49 ± 19.33 cm²) sont similaires à leur moyenne respective (Tableau 4).

En revanche, l'épaisseur foliaire ne montre pas une variabilité aussi marquée, bien que son écart-type reste significatif, s'approchant de la moitié de sa valeur moyenne (176.91 ± 68.96 µm) (Tableau 4).

Tableau 4 - Statistiques descriptives (moyenne, minimum, maximum, médiane) des 4 traits foliaires (poids sec, surface foliaire, surface foliaire spécifique et épaisseur foliaire) pour les 13 espèces confondues.

	Moyenne	Minimum	Maximum	Médiane
Masse foliaire sèche (g)	0.2231 ± 0.2063	0.0034	1.4914	0.1696
Surface foliaire (cm ²)	20.49 ± 19.33	0.58	181.03	16.36
SLA (cm ² /g)	106.91 ± 44.09	20.48	346.63	97.31
Épaisseur foliaire (µm)	176.91 ± 68.96	48.92	456.07	164.17

4.2.2. Traits relatifs à chaque espèce

Masse foliaire sèche

Il est possible de distinguer deux groupes principaux concernant la masse foliaire. L'un regroupant le *C. aculeatum* (0.018 ± 0.015 g), le *C. micranthum* (0.061 ± 0.049 g), le *C. latialatum* (0.071 ± 0.059 g) et le *C. racemosum* (0.133 ± 0.139 g) ne dépassant pas 0.2g. Le *C. aculeatum* a une valeur particulièrement différente des autres espèces au point qu'on ne sache pas visualiser ses écart-interquartiles sur le boxplot. Les autres espèces ont des masses assez similaires et sont très peu distinguables avec des valeurs moyennes comprises entre 0.203 ± 0.119 g pour le *C. nigricans* et 0.384 ± 0.237 g pour le *C. glutinosum* (Figure 11 et Annexe E).

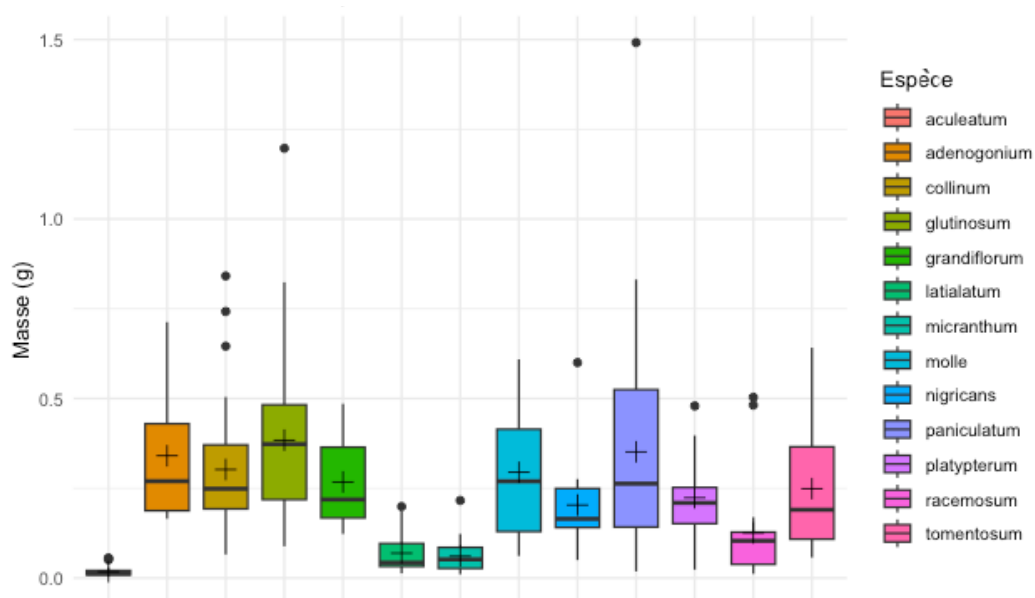


Figure 11 – Boxplot de la masse foliaire (g) sur lequel les médianes sont représentées par une ligne noire, la moyenne sous la forme d'une croix, les boîtes indiquent l'intervalle interquartile et les lignes s'étendent jusqu'à 1.5 fois l'intervalle interquartile. Les points correspondent aux valeurs aberrantes.

Surface foliaire

Concernant la surface foliaire, les tendances sont similaires à celles de la masse foliaire. En effet, les espèces ayant les masses foliaires les plus faibles présentent également les plus petites surfaces foliaires. La surface foliaire de *C. aculeatum* ($1,87 \pm 1,22 \text{ cm}^2$) est nettement inférieure à celle des autres espèces. Comme pour la masse, l'intervalle interquartile de cette espèce ne se distingue pas en raison de cette faible valeur. Le *C. micranthum* occupe la deuxième position avec une surface foliaire environ trois fois supérieure à celle de *C. aculeatum* ($6,62 \pm 4,90 \text{ cm}^2$).

Les valeurs maximales de surface foliaire sont observées chez *C. paniculatum* ($36,98 \pm 36,70 \text{ cm}^2$), avec une gamme de valeurs allant d'un minimum de $1,58 \text{ cm}^2$ à un maximum de $181,03 \text{ cm}^2$. Ainsi, au sein d'une même espèce, une feuille peut être 115 fois plus petite qu'une autre (Figure 12 et Annexe E).

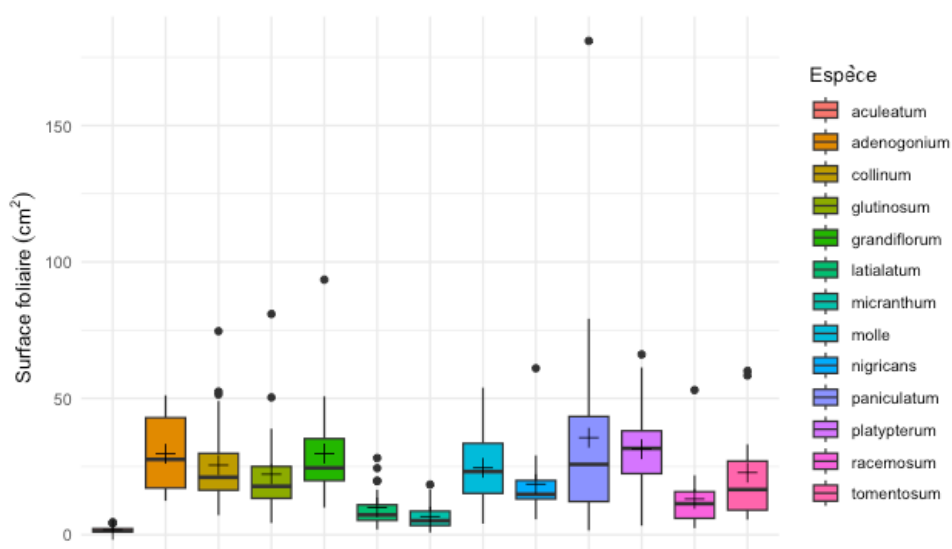


Figure 12 - Boxplot de la masse surface foliaire (cm^2) sur lequel les médianes sont représentées par une ligne noire, la moyenne sous la forme d'une croix, les boîtes indiquent l'intervalle interquartile et les lignes s'étendent jusqu'à 1.5 fois l'intervalle interquartile. Les points correspondent aux valeurs aberrantes.

SLA

À partir du test de comparaisons multiples réalisées sur les valeurs logarithmiques de la SLA, nous identifions les espèces présentant des différences significatives. La Figure 13 montre que *C. glutinosum* est la seule espèce caractérisée par la lettre "e" pour sa surface spécifique. En effet, sa SLA et son écart-type sont inférieurs à ceux de toutes les autres espèces étudiées ($58,26 \pm 11,73 \text{ cm}^2/\text{g}$). À l'inverse, *C. aculeatum* a une SLA moyenne correspondant à celle de neuf autres espèces, avec des valeurs mesurées et un écart-type élevé ($118,39 \pm 44,21 \text{ cm}^2/\text{g}$). L'espèce ayant

la SLA la plus élevée (valeurs moyenne) est *C. latialatum* ($156.06 \pm 31.29 \text{ cm}^2/\text{g}$) (Annexe F, Figure 13).

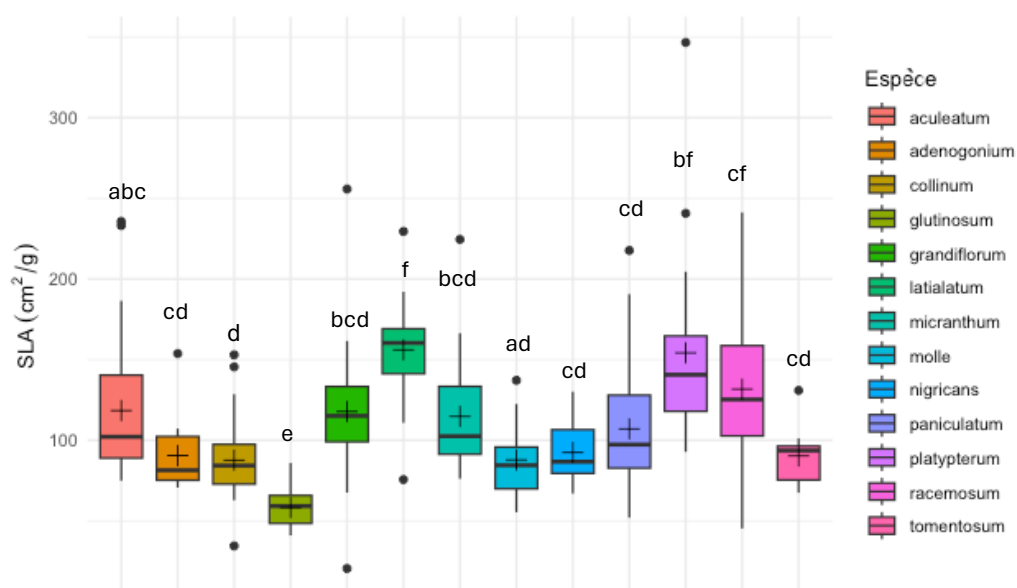


Figure 13 - Boxplot de la SLA (cm^2/g) sur lequel les médianes sont représentées par une ligne noire, les moyennes sont indiquées par une croix, les boîtes indiquent l'intervalle interquartile et les lignes s'étendent jusqu'à 1.5 fois l'intervalle interquartile. Les points correspondent aux valeurs aberrantes. Les résultats au test de comparaisons multiples exécuté avec les valeurs logarithmiques de SLA sont présentés sur cette figure via un code lettré.

Tableau 5 - Statistiques descriptives (moyenne, minimum, maximum) de la SLA (cm^2/g) pour chacune des 13 espèces.

	Moyenne SLA (cm^2/g)	Minimum SLA (cm^2/g)	Maximum SLA (cm^2/g)	Compact letter display log (SLA cm^2/g)
<i>C. aculeatum</i>	118.39 ± 44.21	74.90	235.66	abc
<i>C. adenogonium</i>	90.44 ± 21.55	70.65	153.74	cd
<i>C. collinum</i>	87.65 ± 23.29	34.43	152.94	d
<i>C. glutinosum</i>	58.26 ± 11.73	40.99	85.87	e
<i>C. grandiflorum</i>	117.78 ± 46.70	20.48	255.75	bcd
<i>C. latialatum</i>	156.06 ± 31.29	75.60	229.45	f
<i>C. micranthum</i>	114.73 ± 34.86	76.14	224.53	bcd
<i>C. molle</i>	87.79 ± 22.71	55.41	137.15	ad
<i>C. nigricans</i>	92.37 ± 17.15	66.94	130.11	cd
<i>C. paniculatum</i>	107.05 ± 43.60	52.00	217.67	cd
<i>C. platypterum</i>	154.18 ± 60.36	92.80	346.63	bf
<i>C. racemosum</i>	131.70 ± 48.27	45.27	241.25	cf
<i>C. tomentosum</i>	90.25 ± 17.68	67.44	130.88	cd

Épaisseur foliaire

L'épaisseur foliaire révèle certaines tendances distinctes entre espèces, comme illustré dans la Figure 14. Les résultats du test de comparaisons multiples basés sur les épaisseurs foliaires sont assez similaires à ceux basés sur la SLA. Le *C. glutinosum* et le *C. tomentosum* se distinguent du groupe avec des épaisseurs foliaires supérieures à celles des autres espèces, soit respectivement $296,85 \pm 70,95 \mu\text{m}$ et $215,43 \pm 57,37 \mu\text{m}$. Le *C. aculeatum* présente des valeurs d'épaisseur foliaire similaires à dix des treize espèces étudiées, sa valeur moyenne correspondant à la moyenne globale, avec un écart-type conséquent ($166,77 \pm 53,92 \mu\text{m}$) supérieur à celui de toutes les autres espèces, tandis que le *C. racemosum* présente l'épaisseur foliaire la plus faible ($130.53 \pm 55.33 \mu\text{m}$).

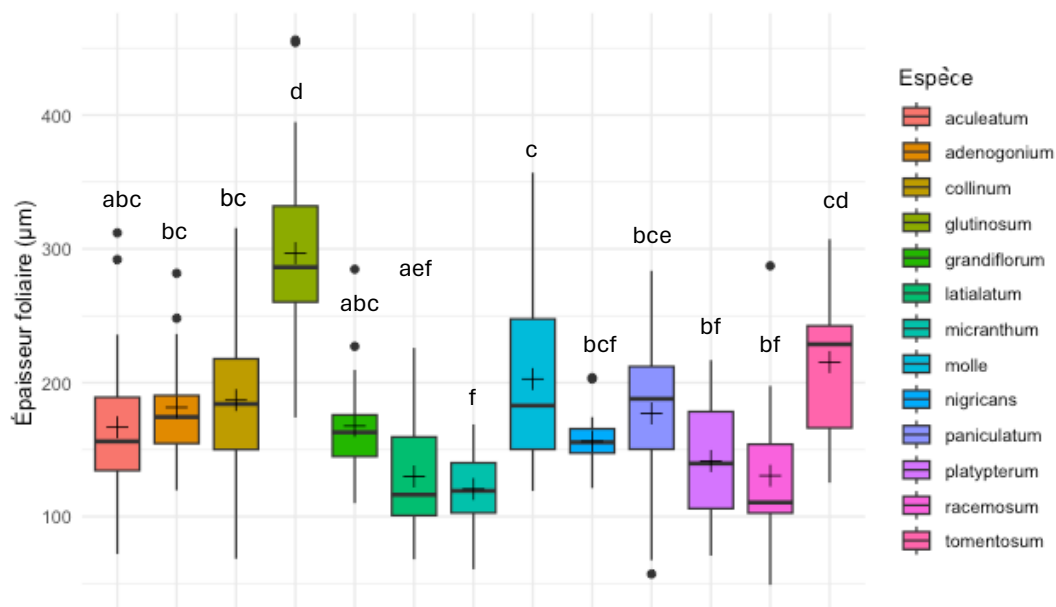


Figure 14 - Boxplot de l'épaisseur foliaire (μm) sur lequel les médianes sont représentées au travers d'une ligne noire, les boîtes indiquent l'intervalle interquartile et les lignes s'étendent jusqu'à 1.5 fois l'intervalle interquartile. Les points correspondent aux valeurs aberrantes. Les résultats au test de comparaisons multiples exécuté avec les valeurs logarithmiques d'épaisseur foliaire sont présentés sur cette figure via un code lettré.

Tableau 6 - Statistiques descriptives relatif à la Figure 14 (moyenne, minimum, maximum) des valeurs d'épaisseur foliaire (μm) pour chacune des 13 espèces.

	Moyenne épaisseur foliaire (μm)	Minimum épaisseur foliaire (μm)	Maximum épaisseur foliaire (μm)	Compact letter display log (épaisseur foliaire μm)
<i>C. aculeatum</i>	166.77 $\pm$ 53.92	72.056	312.00	abc
<i>C. adenogonium</i>	181.56 $\pm$ 43.50	119.56	281.78	bc
<i>C. collinum</i>	187.01 $\pm$ 53.09	68.44	315.67	bc
<i>C. glutinosum</i>	296.85 $\pm$ 70.95	174.00	456.07	d
<i>C. grandiflorum</i>	167.73 $\pm$ 40.87	110.00	284.78	abc
<i>C. latialatum</i>	129.99 $\pm$ 44.55	68.11	226.00	aef
<i>C. micranthum</i>	120.58 $\pm$ 26.58	60.67	168.89	f
<i>C. molle</i>	202.78 $\pm$ 64.84	119.17	357.00	c
<i>C. nigricans</i>	156.18 $\pm$ 22.88	121.22	203.78	bcf
<i>C. paniculatum</i>	177.08 $\pm$ 57.10	57.11	283.67	bce
<i>C. platypterum</i>	141.51 $\pm$ 40.54	70.78	216.89	bf
<i>C. racemosum</i>	130.53 $\pm$ 55.33	48.92	287.33	af
<i>C. tomentosum</i>	215.43 $\pm$ 57.37	125.33	307.27	cd

4.3. Analyse des traits spectraux foliaires

4.3.1. Spectre moyen des feuilles échantillonnées

La Figure 15 présente un spectre moyen des planches échantillonnées. Ce spectre commence à une intensité moyenne de -0,4 et monte jusqu'à 0,2 en ligne oblique. On observe plusieurs pics : un à 1000 nm (première coupure), un autre entre 1300 et 1500 nm, un creux autour de 1750 nm, suivi d'un dernier pic près de 1800 nm, menant à des oscillations autour de zéro (Figure 15).



Figure 15 - Spectre moyen de l'ensemble des planches échantillonnées.

La visualisation des spectres de chaque espèce témoigne de tendances assez similaires (Figure 16).

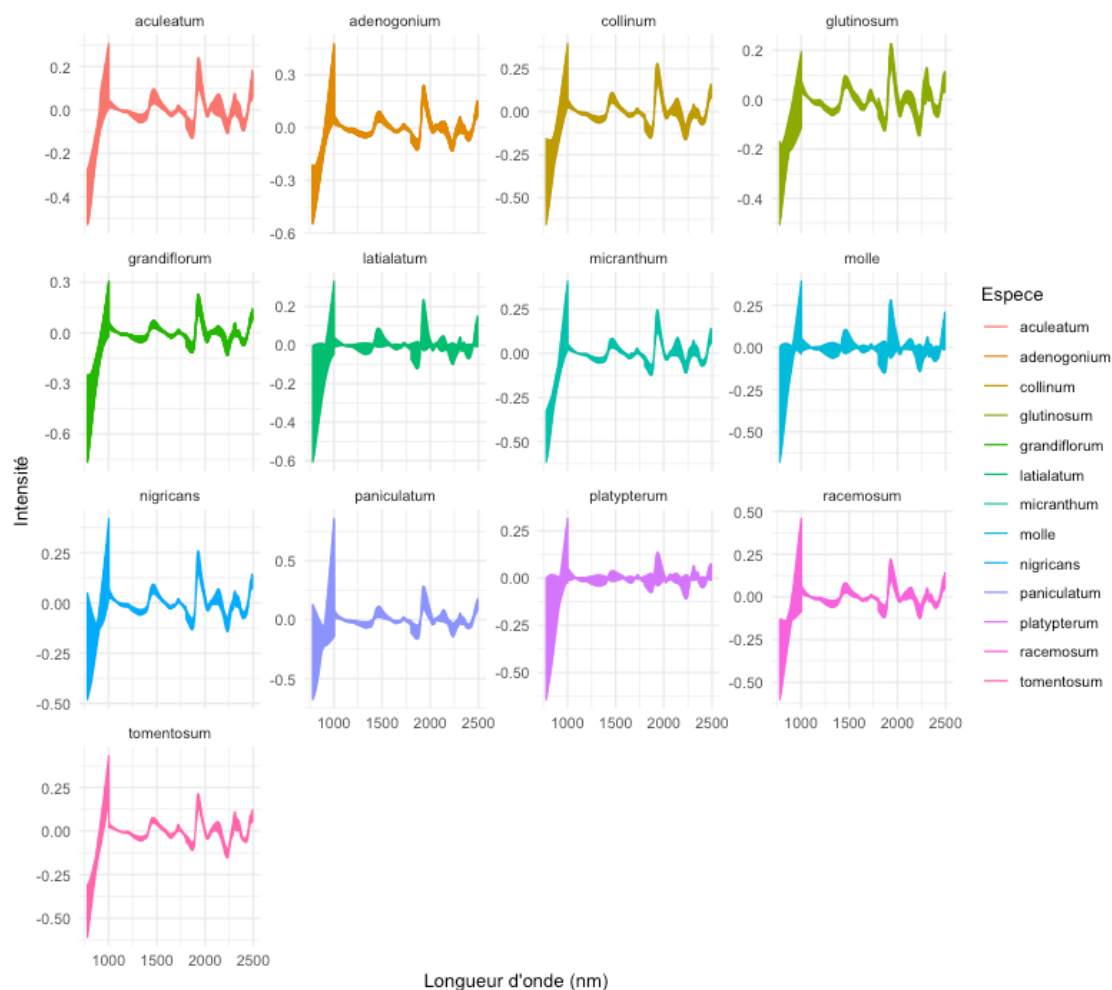


Figure 16 - Représentation de l'ensemble des valeurs spectrales représentées espèce par espèce.

Les analyses suivantes se sont basées sur les résultats de l'analyse en composantes principales permettant d'extraire des composantes résumant ce jeu de données. Cela, permettra d'analyser un nombre de composantes restreint à la place des 857 valeurs de longueurs d'onde.

4.3.2. Impact intraspécifique sur les composantes principales

L'analyse en composantes principales a montré que pour représenter 99% de la variance totale des données spectrales, toutes espèces confondues, 15 composantes principales étaient nécessaires. Cette opération a permis de résumer un jeu de 857 valeurs de longueurs d'onde en 15 dimensions qui seront analysées sous la forme de traits (Annexe D).

La première composante principale décrit 44,47% de la variance avec comme contributions influentes liées positivement les longueurs d'onde comprises entre 1865 et 1885 nm et celles liées négativement les longueurs d'onde comprises entre 1056 et 1072 nm. La seconde composante principale décrit 15.99% des variances du jeu de données spectrales. Enfin, pour la troisième composante, les longueurs d'onde les plus influentes sont comprises entre 1106 et 1170 nm. Au total, en parcourant les 15 premières composantes principales, les autres longueurs d'onde influentes sont celles avoisinant les 900 nm et celles comprises entre 2200 nm et 2400 nm.

L'ANOVA en fonction des espèces a été réalisée pour les 15 composantes principales exportées lors de l'ACP des données spectrales. Les résultats de l'ANOVA révèlent des différences significatives de valeurs de composantes principales spectrales en fonction des espèces. La F-valeur met en évidence que la variation entre les espèces est supérieure à la variation intraspécifique, c'est particulièrement le cas pour la composante principale 1 et la composante principale 8 (Tableau 7).

Tableau 7 - Récapitulatif des résultats ANOVA des composantes principales spectrales (PC) en fonction des espèces : F-valeurs et p-valeurs.

	F-valeur	p-valeur
PC 1 ~ Espèce	16.95	<2e ⁻¹⁶ ***
PC 2 ~ Espèce	9.043	1.6e-14 ***
PC 3 ~ Espèce	13.1	<2e-16 ***
PC 4 ~ Espèce	5.954	3.56e-09 ***
PC 5 ~ Espèce	5.576	1.67e-08 ***
PC 6 ~ Espèce	9.867	6.99e-16 ***
PC 7 ~ Espèce	9.397	4.11e-15 ***
PC 8 ~ Espèce	19.88	<2e-16 ***
PC 9 ~ Espèce	7.236	1.98e-11 ***
PC 10 ~ Espèce	2.4283	0.005247 **
PC 11 ~ Espèce	8.157	5e-13 ***
PC 12 ~ Espèce	3.29	0.000188 ***
PC 13 ~ Espèce	6.177	1.41e-09 ***
PC 14 ~ Espèce	7.181	2.44e-11 ***
PC 15 ~ Espèce	4.234	4.12e-06 ***

Comme pour les traits morphologiques, une analyse de comparaison par paires, sous la forme d'un affichage lettré, met en évidence les espèces dissociables par leurs valeurs de composantes principales. Par la combinaison de ces cinq composantes principales, chaque espèce obtient une combinaison lettrée unique. Ainsi, il est possible de discriminer les espèces deux à deux lorsqu'elles ont au moins une composante principale parmi les cinq qui ne partage aucune lettre.

Cela est vrai pour la majorité des espèces. En effet, parmi les 78 relations existantes entre ces treize espèces, 55 d'entre elles se distinguent. Le pourcentage de possibilité de discrimination est donc de 70,5% en utilisant ces cinq premières composantes qui décrivent 85% de la variance du jeu de données spectrales (Figure 17). Par exemple, le *C. glutinosum* et le *C. micranthum* partagent une lettre en commun dans la composante 1 et une combinaison de lettres identique en composante 3, ce qui les rend indissociables pour ces deux composantes. Toutefois, les composantes 2 et 4 permettent de les différencier. Un autre exemple, est celui du *C. aculeatum* et du *C. adenogonium* qui, pour chaque composante, ont au moins une lettre en commun, il est donc impossible de les dissocier. Le *C. glutinosum* est la seule espèce de ce jeu de données à se distinguer de toutes les autres espèces à travers ses cinq composantes principales. En revanche, le *C. nigricans* a peu de spécificités propres puisqu'il ne peut être distingué de huit autres espèces (Figure 17 et Tableau 8).

Tableau 8 - Compact Letter Display des Comparaisons Pairwise entre les espèces pour les traits de composantes principales spectrales.

Espèces	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
<i>C. aculeatum</i>	ab	a	ab	ab	ab
<i>C. adenogonium</i>	bc	abc	acd	acd	bc
<i>C. collinum</i>	c	abc	cd	bd	b
<i>C. glutinosum</i>	bc	d	ab	a	a
<i>C. grandiflorum</i>	bc	c	cd	bc	ab
<i>C. latialatum</i>	d	abc	cd	ab	bd
<i>C. micranthum</i>	be	bc	ab	b	ad
<i>C. molle</i>	ab	ac	bd	ad	bd
<i>C. nigricans</i>	ace	abc	bd	ab	ab
<i>C. paniculatum</i>	ac	a	c	ab	acd
<i>C. platypterum</i>	d	cd	ce	bd	bd
<i>C. racemosum</i>	bd	ac	ade	ab	ad
<i>C. tomentosum</i>	bc	bd	b	ab	bd

	aculeatum	adenogonium	collinum	glutinosum	grandiflorum	latialatum	micranthum	molle	nigricans	paniculatum	platypterum	racemosum	tomentosum
aculeatum	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1
adenogonium	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1
collinum	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1
glutinosum	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
grandiflorum	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1
latialatum	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1
micranthum	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0
molle	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1
nigricans	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0
paniculatum	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1
platypterum	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1
racemosum	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1
tomentosum	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0

Figure 17 - Matrice de dissociabilité. Deux espèces se dissocient par leurs cinq composantes principales si celles-ci sont reliées par 1 (vert) dans cette matrice. Dans le cas contraire, ces deux espèces non dissociables seront reliées par un 0 (orange).

4.4. Relations entre traits morphologiques

4.4.1. Relations entre masse foliaire sèche et surface foliaire

Toutes espèces confondues

La Figure 18 met en évidence la relation linéaire entre valeurs de masse et de surface foliaire relatives à chaque planche. Les mesures qui semblaient aberrantes ont été vérifiées (ex. SLA 180 cm² - *C. paniculatum* Vent.)¹. Cette relation est significative (R² 65.6%). Une augmentation de surface foliaire d'un cm² provoquera l'augmentation de la masse de 0.0086 g.

¹ Il convient de préciser que ce spécimen provient des collections de Bruxelles et n'a jamais été monté étant donné l'ampleur des feuilles (Figure 18). Il constitue donc une exception dans la collection d'herbier et met en évidence le biais provoqué par le travail sur herbier qui se limite à des échantillons en adéquation avec la taille de la planche sur lesquels ils sont fixés. Il a tout de même été conservé dans le jeu de données étant donné que sa SLA et son épaisseur foliaire ne sont pas aberrantes et qu'il est représentatif d'une certaine stratégie d'allocation des ressources.

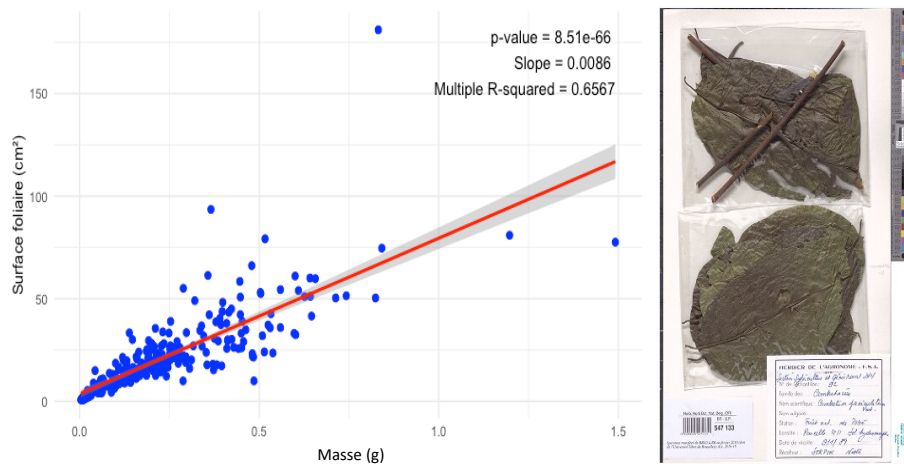


Figure 18 – À gauche, diagramme de dispersion montrant la relation entre la surface foliaire (cm^2) et la masse (g). La régression linéaire est représentée par une ligne rouge et l'intervalle de confiance est représenté en gris. À droite, planche numérisée contenant un spécimen (*C. paniculatum* Vent) qui n'a jamais été monté étant donné la taille de ces feuilles.

Pour rappel, la surface foliaire spécifique (SLA) est le rapport entre la surface foliaire (cm^2) et la masse (g) d'une feuille. Il est intéressant de déterminer l'importance relative de ces deux valeurs dans le ratio (Figure 19 et Figure 20). La pente met en évidence le fait que l'augmentation de la masse foliaire de 1g provoquera une diminution de la SLA de $79 \text{ cm}^2/\text{g}$ (p-valeur $< 2 \times 10^{-10}$) (Figure 19). En revanche, la surface foliaire ne semble pas impacter significativement la SLA avec une pente de 0.07 et une p-valeur peu significative (p-valeur = 0.611) (Figure 20).

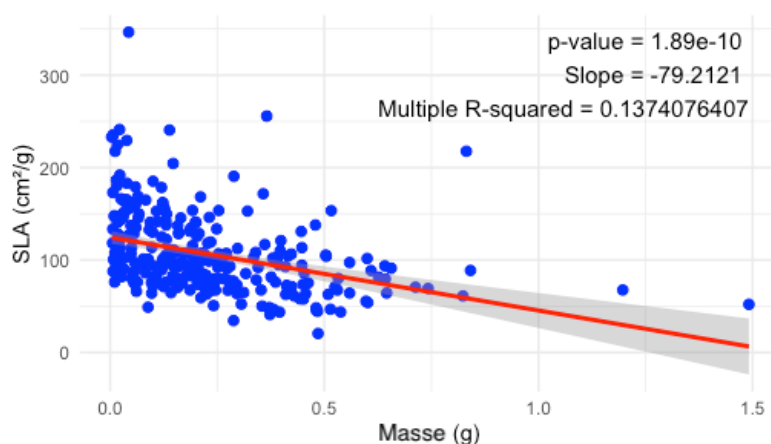


Figure 19 - Diagramme de dispersion montrant la relation entre la SLA (cm^2/g) et la masse (g). La régression linéaire est représentée par une ligne rouge et l'intervalle de confiance est représenté en gris.

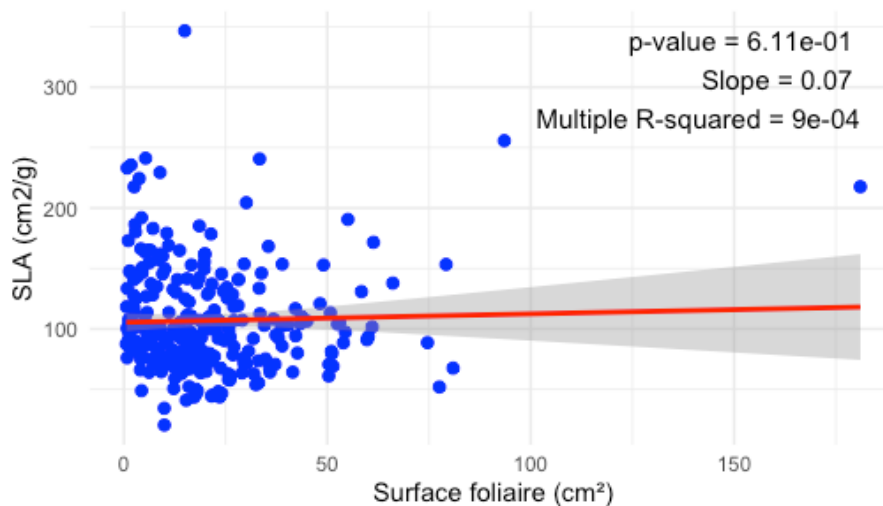


Figure 20 - Diagramme de dispersion montrant la relation entre la SLA (cm^2/g) et la surface foliaire (cm^2). La régression linéaire est représentée par une ligne rouge et l'intervalle de confiance est représenté en gris.

L'épaisseur foliaire est corrélée négativement à la surface spécifique. Une augmentation de l'épaisseur foliaire de 1 μm entrainera une diminution de de la SLA de 0.42 cm^2/g . La p-valeur de cette relation est significative ($p < 10^{-35}$) (Figure 21).

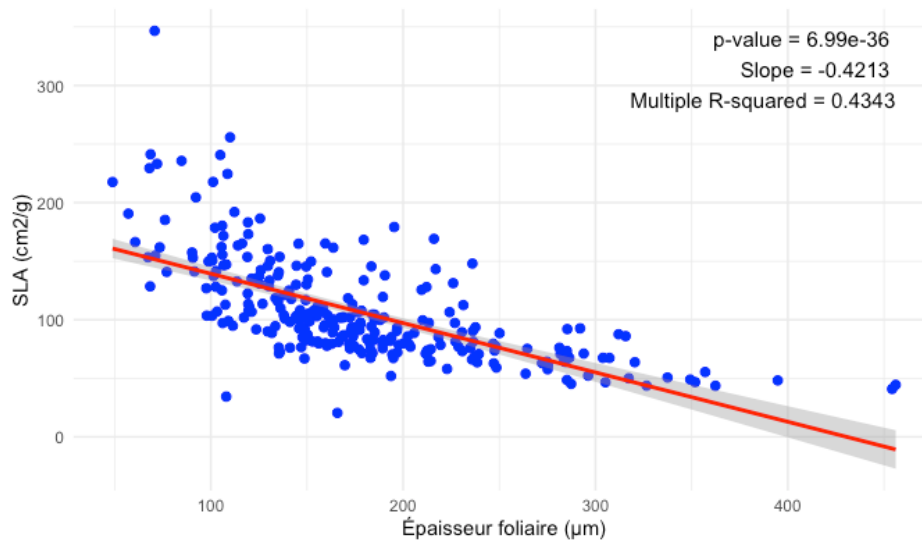


Figure 21 - Diagramme de dispersion montrant la relation entre la SLA (cm^2/g) et l'épaisseur foliaire (μm). La régression linéaire est représentée par une ligne rouge et l'intervalle de confiance est représenté en gris.

Espèce par espèce

Quelle que soit l'espèce, la tendance générale de diminution de la SLA avec l'augmentation de l'épaisseur foliaire est bien présente (Figure 22 et Tableau 9). Certaines espèces sont plus

sensibles à l'augmentation de l'épaisseur foliaire telles que le *C. platypterum*, le *C. micranthum*, le *C. racemosum*, dont les pentes respectives sont de - 0.78, -0.75 et de -0.71 et d'autres sont nettement moins impactées par une augmentation de l'épaisseur foliaire comme le *C. collinum* et le *C. glutinosum* ayant une pente de -0.14. Néanmoins, ces pentes ne sont pas toujours significatives (p-valeur >0.05), c'est le cas du *C. collinum* (p-valeur = 6,16 e⁻⁰²), du *C. latialatum* (p-valeur = 1,54e⁻⁰¹) et du *C. nigricans* (p-valeur = 8,29e⁻⁰²) (Tableau 9).

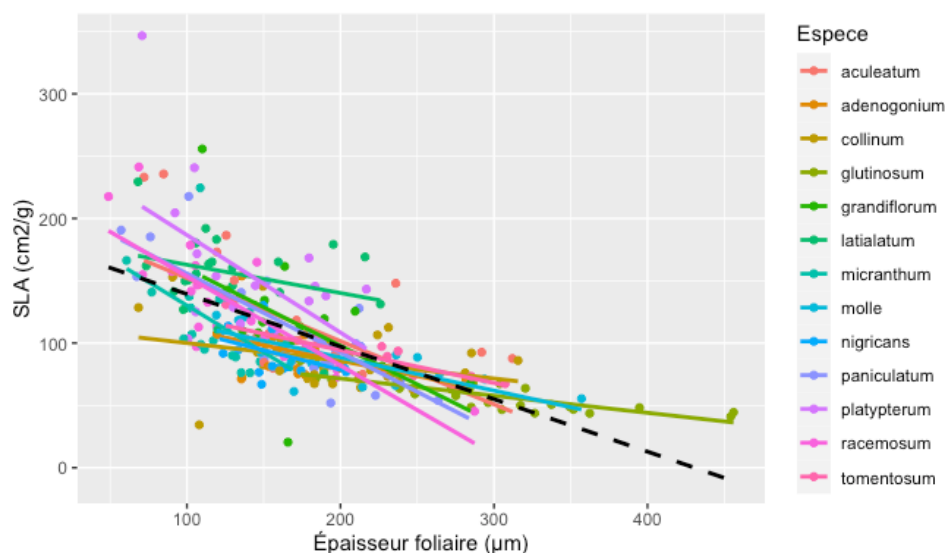


Figure 22 – Pour chaque espèce, régression linéaire multiple entre la SLA (cm²/g) et l'épaisseur foliaire (µm). En pointillés noirs, la régression linéaire toutes espèces confondues.

Tableau 9 - Valeurs extraites des régressions linéaires de la SLA (cm²/g) sur l'épaisseur foliaire (µm) espèce par espèce comprenant la pente, le R² multiple et la p-valeur.

Espèce	Pente	R ² multiple	p-valeur
<i>C. aculeatum</i>	-0,51	0,36	5,96 e ⁻⁰⁴
<i>C. adenogonium</i>	-0,25	0,19	4,98 e ⁻⁰²
<i>C. collinum</i>	-0,14	0,08	6,16 e ⁻⁰²
<i>C. glutinosum</i>	-0,14	0,68	7,50 e ⁻⁰⁸
<i>C. grandiflorum</i>	-0,62	0,25	2,05e ⁻⁰²
<i>C. latialatum</i>	-0,23	0,06	1,54e ⁻⁰¹
<i>C. micranthum</i>	-0,75	0,29	5,32e ⁻⁰³
<i>C. molle</i>	-0,27	0,56	9,84e ⁻⁰⁵
<i>C. nigricans</i>	-0,31	0,12	8,29e ⁻⁰²
<i>C. paniculatum</i>	-0,63	0,67	3,27e ⁻⁰⁷
<i>C. platypterum</i>	-0,78	0,23	2,52e ⁻⁰²
<i>C. racemosum</i>	-0,71	0,65	9,84e ⁻⁰⁶
<i>C. tomentosum</i>	-0,26	0,70	8,00e ⁻⁰⁴

4.4.2. Corrélations multiples entre traits morphologiques et spectraux

Les corrélations de Pearson entre les traits sont représentées sur la Figure 23. Nous observons une forte corrélation (0.81) entre la masse et la surface foliaire. Cependant, les corrélations entre la SLA et la masse foliaire, ainsi que celles entre la SLA et la surface foliaire, ne sont pas significativement élevées. Cette observation suggère que le rapport entre ces traits atténue cette corrélation. L'épaisseur foliaire est corrélée négativement à la SLA. Elle est aussi corrélée à la masse foliaire (0.39) et dans une moindre mesure à la surface foliaire (0.03). Les dimensions exportées par l'analyse en composante principale sont corrélées aux autres valeurs de traits morphologiques. À titre d'exemple, la composante principale 1 est particulièrement corrélée à la SLA (0.67) et est corrélée négativement à l'épaisseur foliaire (-0.46) et dans une moindre mesure aux autres traits morphologiques.

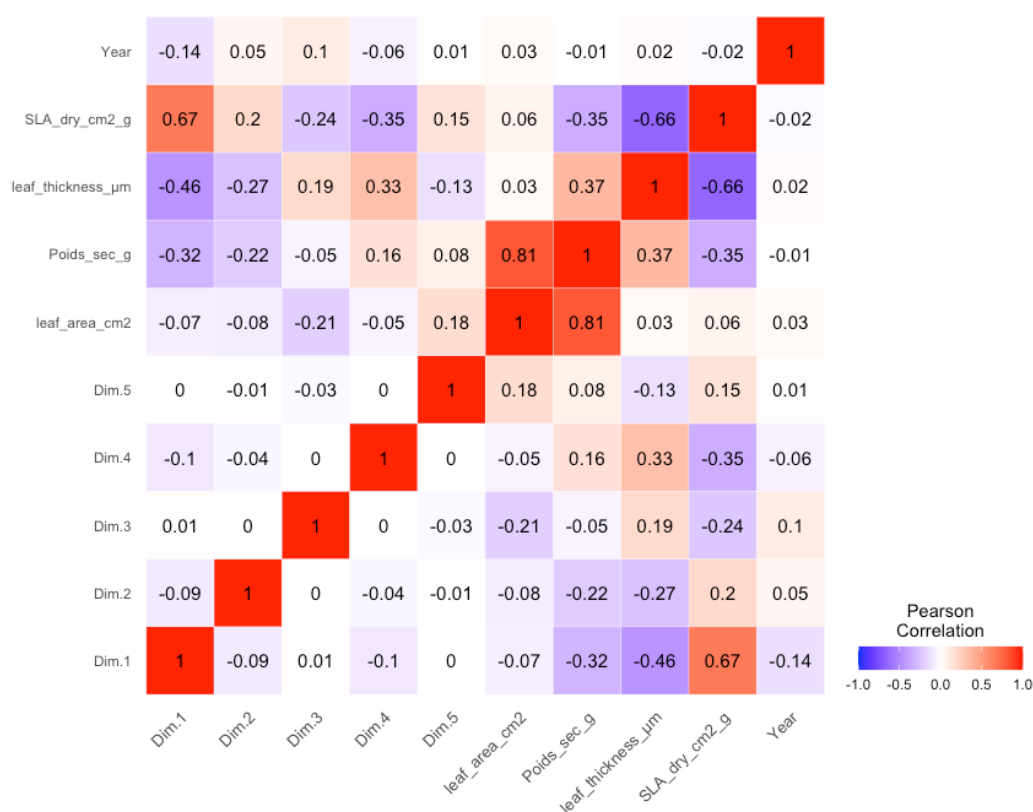


Figure 23 - Matrice des corrélations de Pearson des traits morphologiques foliaires (la surface foliaire (leaf_area_cm2), la masse foliaire (poids_sec_g), l'épaisseur foliaire (leaf_thickness_μm) et la surface spécifique (SLA_dry_cm2_g)) et des traits spectraux exportés par l'ACP (composante principale 1 (Dim.1), composante principale 2 (Dim.2), composante principale 3 (Dim.3), composante principale 4 (Dim.4) et composante principale 5 (Dim.5)).

4.5. Influence du gradient de pluviométrie et de température sur :

4.5.1. La SLA

Toutes espèces confondues

L'analyse indique que le gradient de pluviométrie exerce un impact limité sur la surface foliaire spécifique (Figure 24). En effet, une augmentation de 1000 mm de pluviométrie annuelle provoque une augmentation de 18 cm²/g. Ce constat est observé sur un large éventail de valeurs climatiques, allant des climats très secs, comme celui du Sahel avec une pluviométrie annuelle moyenne de 75 mm, aux régions des forêts tropicales humides où les précipitations annuelles dépassent les 3000 mm.

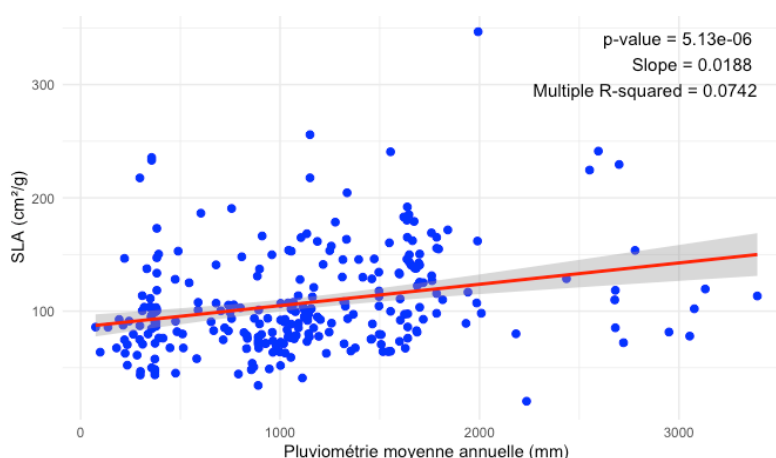


Figure 24 - Diagramme de dispersion montrant la relation entre la SLA (cm²/g) et la pluviométrie moyenne annuelle (mm). La régression linéaire est représentée par une ligne rouge et l'intervalle de confiance est représenté en gris.

Le Tableau 10 est un récapitulatif des résultats obtenus à la suite des multiples régressions linéaires entre les valeurs de SLA (cm²/g) et des variables climatiques et géographiques. L'ensemble des variables étudiées a un effet significatif sur la SLA. Les variables qui semblent être plus influentes sont la précipitation moyenne annuelle, la latitude en degrés décimaux. La variable la moins influente est la température moyenne annuelle. La température moyenne du mois de récolte possède une p-valeur (3.54×10^{-02}) inférieure à la température moyenne annuelle ($p = 4.91 \times 10^{-02}$). La température du mois de récolte explique donc légèrement mieux la variable explicative que la température moyenne annuelle. Néanmoins cette différence n'est pas suffisante au point de sélectionner les valeurs de température de récolte. La température moyenne annuelle semble être plus représentative du climat auquel les spécimens sont confrontés (Tableau 10).

Tableau 10 - Récapitulatif des paramètres des régressions linéaires de la surface spécifique (SLA) en fonction des variables climatiques et géographiques.

	Estimation Intercept Pente	Écart-type	t-valeur	p-valeur	R ² multiple
Précipitation moyenne annuelle (mm)	0.02	0.00	4.67	5.13e ⁻⁰⁶	0.074
(Intercept)	85.79	5.21	16.46	1.12e ⁻⁴²	
Précipitation mensuelle du mois de récolte (mm)	0.06	0.03	2.54	1.18e ⁻⁰²	0.024
(Intercept)	100.37	3.42	29.35	5.91e ⁻⁸⁵	
Température moyenne annuelle (°C)	-2.28	1.15	-1.98	4.91e ⁻⁰²	0.014
(Intercept)	166.96	30.49	5.48	9.93e ⁻⁰⁸	
Température moyenne du mois de récolte (°C)	-1.85	0.88	-2.11	3.54e ⁻⁰²	0.016
(Intercept)	154.93	23.38	6.63	1.92e ⁻¹⁰	
Latitude en degrés décimaux	-1.71	0.42	-4.02	7.41e ⁻⁰⁵	0.057
(Intercept)	122.14	4.56	26.79	5.18e ⁻⁷⁸	

La régression linéaire de la SLA en fonction de la température (Figure 25) est moins définie que celle en fonction de la pluviométrie moyenne annuelle. La pente de -2.28 signifie que l'augmentation de température de 1°C provoquera la diminution de la SLA de 2.28 g/cm².

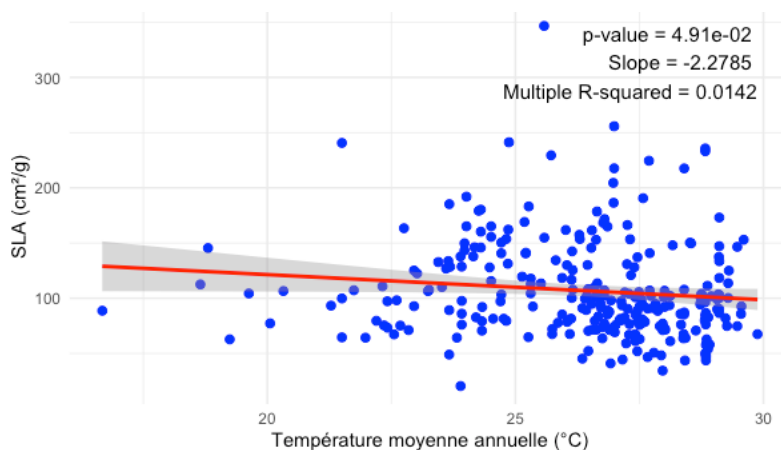


Figure 25 - Diagramme de dispersion montrant la relation entre la SLA (cm²/g) et la température moyenne annuelle (°C). La régression linéaire est représentée par une ligne rouge et l'intervalle de confiance est représenté en gris.

L'impact de la pluviométrie et de la température sur la SLA est illustré en Figure 26. Nous observons qu'en dessous d'une pluviométrie moyenne annuelle de 1000 mm, les températures moyennes annuelles semblent dépasser les 27.5°C. Entre 1000 et 2000 mm de précipitations annuelles moyennes, les températures diminuent, mais elles augmentent à nouveau au-delà de 2000 mm de pluviométrie annuelle moyenne. Bien que la température joue un rôle, la pluviométrie semble demeurer prépondérante dans ces relations, ce qui confirme les observations antérieures.

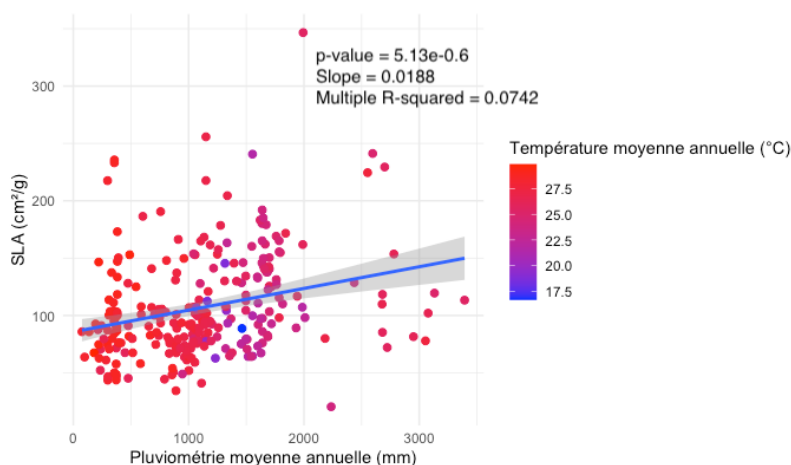


Figure 26 - Diagramme de dispersion montrant la relation entre la SLA (cm²/g) et la pluviométrie moyenne annuelle (mm). La régression linéaire est représentée par une ligne bleue et l'intervalle de confiance est représenté en gris. Les températures sont représentées sous la forme d'un code couleur de bleu (17.5°C) à rouge (30°C).

Espèce par espèce

Il est possible de mettre en lumière l'impact significatif de l'effet de l'espèce sur la SLA en fonction de la pluviométrie moyenne annuelle. Le *C. aculeatum* se situe dans des zones où la pluviométrie moyenne annuelle varie entre 100 et 800 mm. Cette augmentation des précipitations entraîne une hausse de sa SLA (pente = 0,26). Bien que cette pente soit supérieure à celle des autres espèces, elle n'est pas fiable en raison de son très faible R² (0,012). À l'inverse le *C. molle* possède une vaste distribution climatique atteignant les 2500 mm de pluie annuelle. Malgré cette large adaptation aux conditions pluviométriques, sa variation de SLA n'est pas prédominante (pente de 0.007). Le *C. micranthum* montre une augmentation de la SLA le long du gradient pluviométrique nettement plus importante avec une pente de 0.049. Le *C. adenogonium* est l'espèce ayant la plus faible variabilité de sa SLA en fonction du gradient pluviométrique (pente de 0.001). Ces valeurs sont à prendre avec des précautions étant donné les faibles valeurs de R² (0.071) et les p-values supérieures à 0.05 (Figure 27).

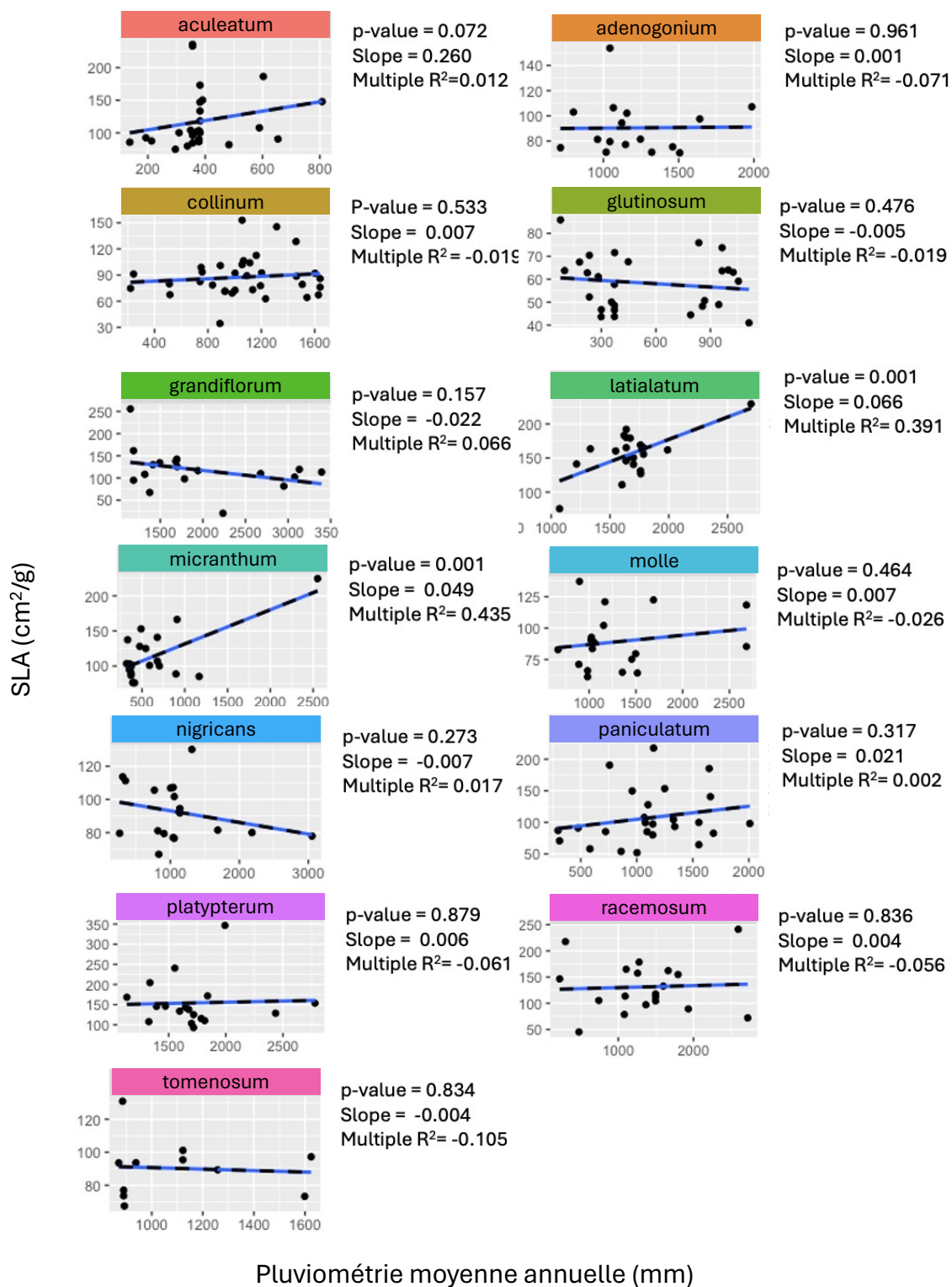


Figure 27 – Pour chaque espèce, diagramme de dispersion montrant la relation entre la SLA (cm²/g) et la pluviométrie moyenne annuelle (mm). La régression linéaire est représentée en pointillés noirs et bleus.

En plus d'analyser l'impact de l'espèce et de la pluviométrie sur la SLA à l'aide de régressions linéaires, ces relations seront également confirmées par une analyse de variance (ANOVA). Elle met en évidence des différences significatives du logarithme de la SLA en fonction de l'espèce (p-valeur $< 2e^{-16}$ ***) et de la pluviométrie moyenne (p-valeur = $5.57e^{06}$ ***). La température moyenne annuelle a, elle aussi, un impact mais dans une moindre mesure (p=0.0283 *). L'analyse confirme que l'année de récolte n'impacte pas les mesures de SLA, tandis que les origines des collections (ALF, BR, LOUV, MPU, P) les impactent (Tableau 11).

Tableau 11 - Récapitulatif des résultats de F-valeur et de p-valeur obtenus avec le test ANOVA.

	F-valeur	p-valeur
Log(SLA (cm ² /g)) ~ Espèce	16.82	$< 2e^{-16}$ ***
Log(SLA (cm ² /g)) ~ Précipitation moyenne annuelle (mm)	21.48	$5.57e^{-06}$ ***
Log(SLA (cm ² /g)) ~ Température moyenne annuelle (°C)	4.863	0.0283 *
Log(SLA (cm ² /g)) ~ Année de récolte	0.013	0.91
Log(SLA (cm ² /g)) ~ Collection	3.015	0.0186 *

4.5.2. L'épaisseur foliaire

Toutes espèces confondues

L'épaisseur foliaire diminue le long du gradient pluviométrique. La pente est de -0.0205, ce qui signifie qu'une augmentation des précipitations moyennes annuelles de 1000 mm (qui correspond à un changement drastique de climat) provoquera une diminution de l'épaisseur foliaire de 20 μ m, soit 0.02 mm (Figure 28).

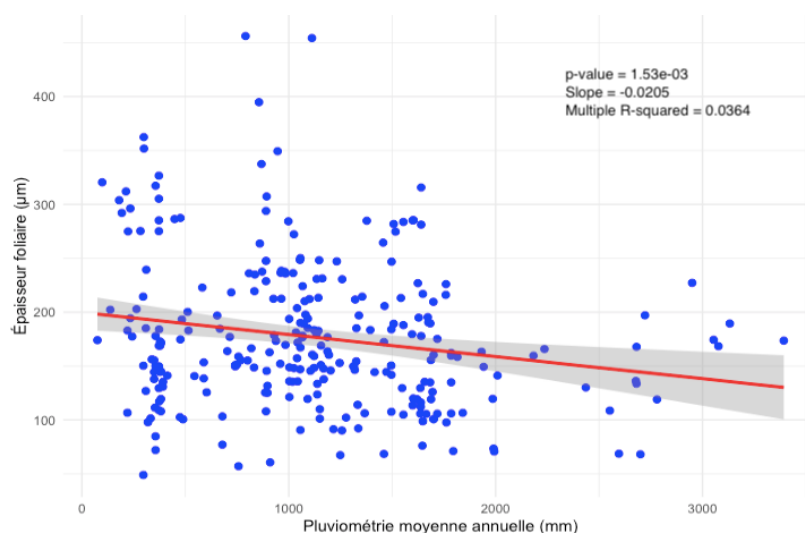


Figure 28 - Diagramme de dispersion montrant la relation entre l'épaisseur foliaire (μ m) et la pluviométrie moyenne annuelle (mm). La régression linéaire est représentée par une ligne rouge et l'intervalle de confiance est représenté en gris.

La température n'impacte pas significativement l'épaisseur foliaire avec une p-valeur supérieure à 0.05 (p-valeur = 0.91) et un R² multiple très faible (R² multiple = 4.9 e⁻⁰⁵) (Figure 29).

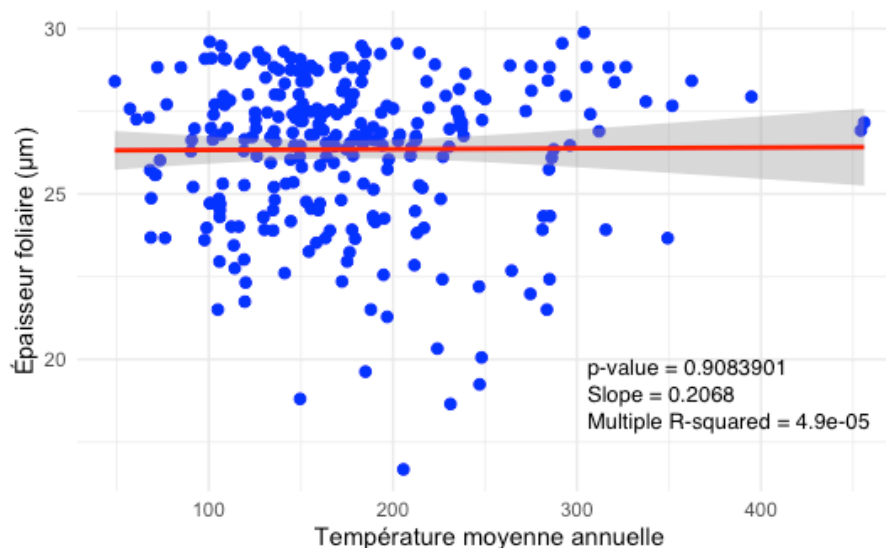


Figure 29 - Diagramme de dispersion montrant la relation entre l'épaisseur foliaire (µm) et la pluviométrie moyenne annuelle (mm). La régression linéaire est représentée par une ligne rouge et l'intervalle de confiance est représenté en gris.

Le Tableau 12 résume les résultats des analyses de régressions linéaires entre l'épaisseur foliaire (µm) et différentes variables climatiques et géographiques. Les p-valeurs indiquent que la pluviométrie moyenne annuelle ainsi que la pluviométrie mensuelle du mois de récolte ont un effet significatif sur l'épaisseur foliaire, avec des p-valeurs respectives de 0.00153** et de 0.00844**. En revanche, les températures et la latitude n'ont pas démontré de différence significative sur l'épaisseur foliaire.

Tableau 12 - Récapitulatif des régressions linéaires de l'épaisseur foliaire (µm) fonction des variables climatiques et géographiques.

	Estimation Intercept Pente	Écart-type	t-valeur	p-valeur	R ² multiple
Précipitation moyenne annuelle (mm)	-0.02	0.006	-3.20	0.00153 **	
(Intercept)	199.65	8.22	24.28	< 2e ⁻¹⁶ ***	0.036
Précipitation mensuelle du mois de récolte (mm)	-0.104	0.039	-2.65	0.00844 **	
(Intercept)	187.25	5.32	35.19	< 2e ⁻¹⁶ ***	0.026

Température moyenne annuelle (°C)	0.207	1.80	0.12	0.91	
(Intercept)	171.33	47.48	3.61	0.00037 ***	4.895e ⁻⁰⁵
Température moyenne du mois de récolte (°C)	1.073	1.376	0.78	0.436	
(Intercept)	149.96	36.68	4.09	5.78e ⁻⁰⁵ ***	0.002
Latitude en degrés décimaux	1.136	0.67	1.69	0.093	
(Intercept)	166.788	7.23	23.06	<2e ⁻¹⁶ ***	0.0104

Les résultats des analyses ANOVA révèlent des différences significatives dans le logarithme de l'épaisseur foliaire en fonction de l'espèce (p-valeur < 2e⁻¹⁶ ***) et de la pluviométrie moyenne (0.00357 **). Les F-valeurs correspondantes de l'ANOVA confirment ces observations, avec des valeurs respectives de 15.36 pour l'effet de l'espèce, et de 8.641 pour l'effet de la pluviométrie moyenne. En revanche, l'ANOVA indique que la température et l'année de récolte n'ont pas un impact significatif sur l'épaisseur foliaire (valeur = 0.018). L'origine des collections (ALF, BR, LOUV, MPU, P) a un impact significatif sur l'épaisseur foliaire avec une p-valeur de 0.00323 et une F-valeur de 4.065. Ces résultats sont synthétisés dans le Tableau 13.

Tableau 13 - Récapitulatif des résultats de F-valeur et de p-valeur obtenus avec le test ANOVA.

	F-valeur	p-valeur
Log(épaisseur foliaire (µm)) ~ Espèce	15.36	<2e ⁻¹⁶ ***
Log(épaisseur foliaire (µm)) ~ Précipitation moyenne annuelle (mm)	8.641	0.00357 **
Log(épaisseur foliaire (µm)) ~ Température moyenne annuelle (°C)	0.018	0.894
Log(épaisseur foliaire (µm)) ~ Année de récolte	0.706	0.402
Log(épaisseur foliaire (µm)) ~ Collection	4.065	0.00323 **

Relation intraspécifique

Bien que les p-valeurs pour chaque espèce ne soient pas significatives (Tableau 14), on peut tout de même repérer des tendances. Pour huit espèces sur les treize, l'épaisseur foliaire décroît avec une augmentation des précipitations moyennes annuelles. Cette diminution est particulièrement marquée chez le *C. aculeatum* (pente = -0.056, p-valeur = 0.475), chez le *C. latialatum* (pente = -0.040, p-valeur = 0.223). À l'inverse, cinq espèces subissent une augmentation de leur épaisseur foliaire avec une augmentation de précipitations moyennes annuelles. C'est le cas par exemple du *C. glutinosum* (pente = 0.048, p-valeur = 0.242), du *C. collinum* (pente = 0.045, p-valeur = 0.066) et du *C. tomentosum* (pente = 0.041, p-valeur = 0.551). Dans tous les cas, les p-valeurs ne sont pas satisfaisantes (Figure 30 et Tableau 14).

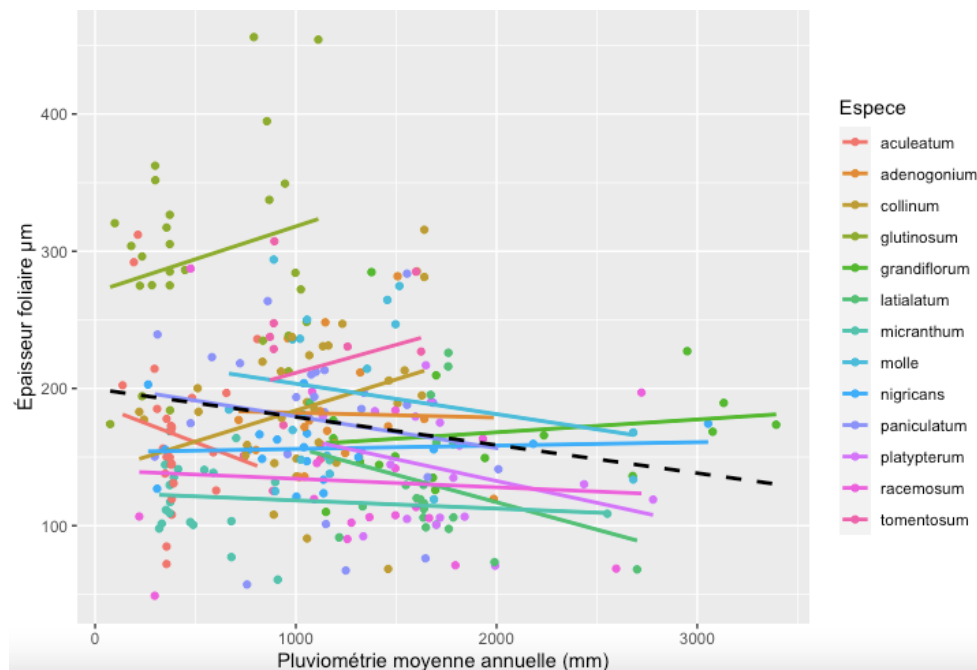


Figure 30 – Pour chaque espèce, régression linéaire multiple entre l'épaisseur foliaire (μm) et la pluviométrie moyenne annuelle (mm). En pointillés noirs la régression linéaire toutes espèces.

Tableau 14 - Récapitulatif des valeurs extraites des régressions linéaires (Figure 30) de l'impact de la pluviométrie sur l'épaisseur foliaire (μm) espèce par espèce.

Espèce	Pente	R ² multiple	p-valeur
<i>C. aculeatum</i>	-0.056	-0.019	0.475
<i>C. adenogonium</i>	-0.003	-0.071	0.924
<i>C. collinum</i>	0.045	0.074	0.066
<i>C. glutinosum</i>	0.048	0.016	0.242
<i>C. grandiflorum</i>	0.009	-0.031	0.495
<i>C. latialatum</i>	-0.040	0.028	0.223
<i>C. micranthum</i>	-0.006	-0.040	0.642
<i>C. molle</i>	-0.022	-0.011	0.379
<i>C. nigricans</i>	0.002	-0.057	0.778
<i>C. paniculatum</i>	-0.023	-0.011	0.397
<i>C. platypterum</i>	-0.032	0.037	0.216
<i>C. racemosum</i>	-0.006	-0.053	0.766
<i>C. tomentosum</i>	0.041	-0.066	0.551

4.6. Corrélations entre traits morphologiques foliaires et variables climatiques

La matrice de corrélation de Pearson met en évidence les relations entre certains traits et certaines variables climatiques et géographiques (Figure 31). Nous constatons une forte corrélation entre la latitude en coordonnées décimales, nommée « Y_dec », et la température moyenne annuelle, ainsi qu'une corrélation négative avec la pluviométrie moyenne annuelle. Cette observation souligne l'importance relative de ces deux variables. La masse foliaire est positivement corrélée à la pluviométrie moyenne annuelle avec une valeur de 0.03 et négativement corrélée à la température moyenne annuelle et à la latitude en degrés décimaux. La surface foliaire suit les mêmes tendances que la masse face aux conditions climatiques néanmoins ses corrélations sont supérieures, de l'ordre de 0.16. L'épaisseur foliaire suit une tendance inverse avec une corrélation positive de 0.1 avec la latitude, de 0.01 avec la température moyenne annuelle et de -0.19 avec la précipitation moyenne annuelle. La SLA est corrélée négativement avec la latitude (-0.24) et la température moyenne annuelle (0.12) et positivement avec la précipitation moyenne annuelle (0.27).

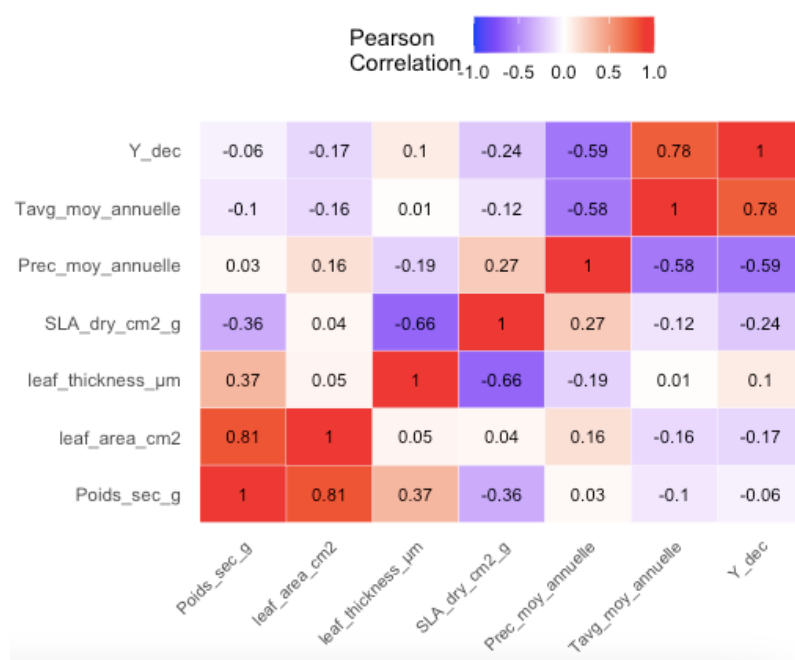


Figure 31 - Matrice des corrélations de Pearson des traits étudiés et des variables climatiques (la surface foliaire (leaf_area_cm2), la masse foliaire (poids_sec_g), l'épaisseur foliaire (leaf_thickness_μm) et la surface spécifique (SLA_dry_cm2_g)), la latitude en degrés décimaux (Y_dec), la somme des précipitations moyennes mensuelles (Prec_moy_annuelle), la moyenne des températures mensuelles (Tavg_moy_annuelle).

4.6.1. Traits spectraux

Toutes espèces confondues

L'analyse de variances des composantes principales spectrales en fonction des variables climatiques a permis de mettre en évidence la significativité de précipitations et de la température sur la composante 1, de même que sur la composante 3. L'année de récolte n'a pas d'impact sur les composantes principales. En revanche, l'origine des collections (ALF, BR, LOUV, MPU, P) a un impact significatif sur ces composantes (Tableau 15).

Tableau 15 - Récapitulatif des résultats de F-valeur et de p-valeur obtenus avec le test ANOVA pour les 5 composantes principales selon 4 variables (la précipitation moyenne annuelle (mm), la température moyenne annuelle (°C), l'année de récolte, la collection (ALF, BR, LOUV, MPU, P)).

	F-valeur	p-valeur
PC1 ~ Précipitation moyenne annuelle (mm)	21.48	5.57e ⁻⁰⁶ ***
PC1 ~ Température moyenne annuelle (°C)	4.863	0.0283 *
PC1 ~ Année de récolte	3.226	0.0736
PC1 ~ Collection	3.853	0.01 *
PC2 ~ Précipitation moyenne annuelle (mm)	1.34	0.248
PC2 ~ Température moyenne annuelle (°C)	0.586	0.445
PC2 ~ Année de récolte	1.58	0.21
PC2 ~ Collection	6.078	0.000108 ***
PC3 ~ Précipitation moyenne annuelle (mm)	68.13	7.65e-15 ***
PC3 ~ Température moyenne annuelle (°C)	44.38	1.51e-10 ***
PC3 ~ Année de récolte	3.351	0.0683
PC3 ~ Collection	12.41	2.83e ⁻⁰⁹ ***
PC4 ~ Précipitation moyenne annuelle (mm)	1.505	0.221
PC4 ~ Température moyenne annuelle (°C)	0.004	0.948
PC4 ~ Année de récolte	1.789	0.182
PC4 ~ Collection	7.565	8.62e-06 ***
PC5 ~ Précipitation moyenne annuelle (mm)	0.911	0.341
PC5 ~ Température moyenne annuelle (°C)	2.93	0.0881
PC5 ~ Année de récolte	0.166	0.684
PC5 ~ Collection	6.836	2.96e-05 ***

Les conclusions réalisées sur base des ANOVA sont confirmées par la matrice de corrélations de Pearson. La composante principale 1 est corrélée positivement à la précipitation moyenne annuelle (0.17) et négativement à la latitude en degré décimal (-0.18) et dans une moindre mesure à la température (-0.06). La composante 3, à l'inverse, est corrélée négativement aux précipitations moyennes annuelles (-0.4) et positivement à la latitude (0.39) et à la température moyenne annuelle (0.37) (Figure 32).

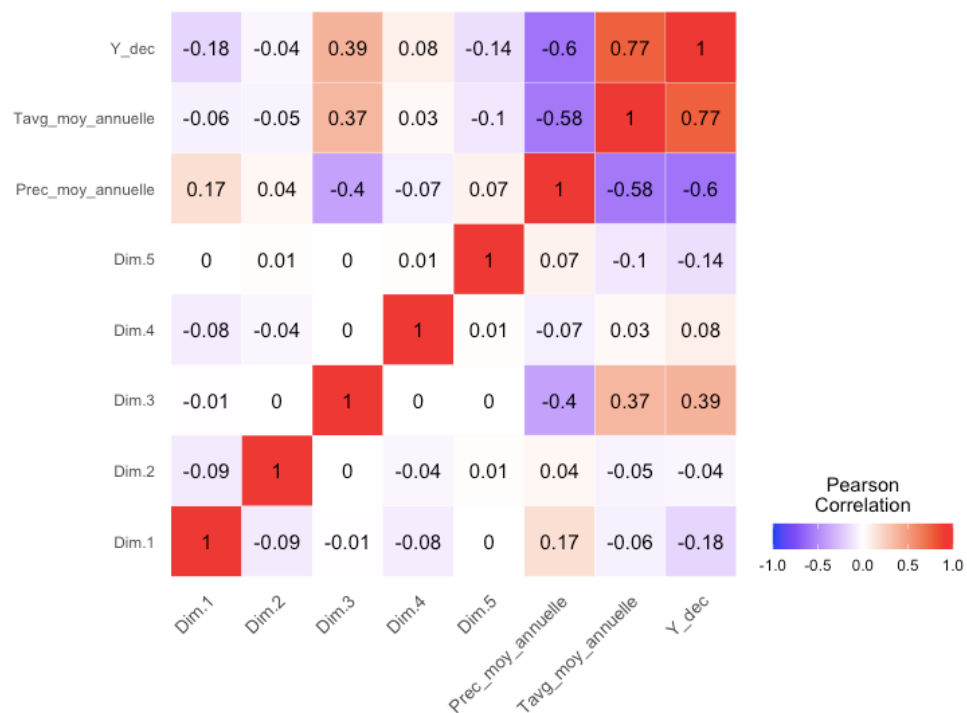


Figure 32 - Matrice des corrélations de Pearson entre les traits spectraux (Dim1, Dim2, Dim3, Dim4, Dim5) et les variables climatiques et géographiques (latitude en degrés décimaux [Y_dec], précipitations moyennes annuelles [Prec_moy_annuelle], températures moyennes annuelles [Tavg_moy_annuelle])

L'impact des précipitations sur les cinq premières composantes spectrales est représenté sur la Figure 33. Le R^2 multiple est supérieur pour la composante 3, d'où leurs corrélations supérieures dans les analyses précédentes. L'augmentation des précipitations moyennes annuelles provoquera l'augmentation des valeurs des première, deuxième et cinquième composantes.

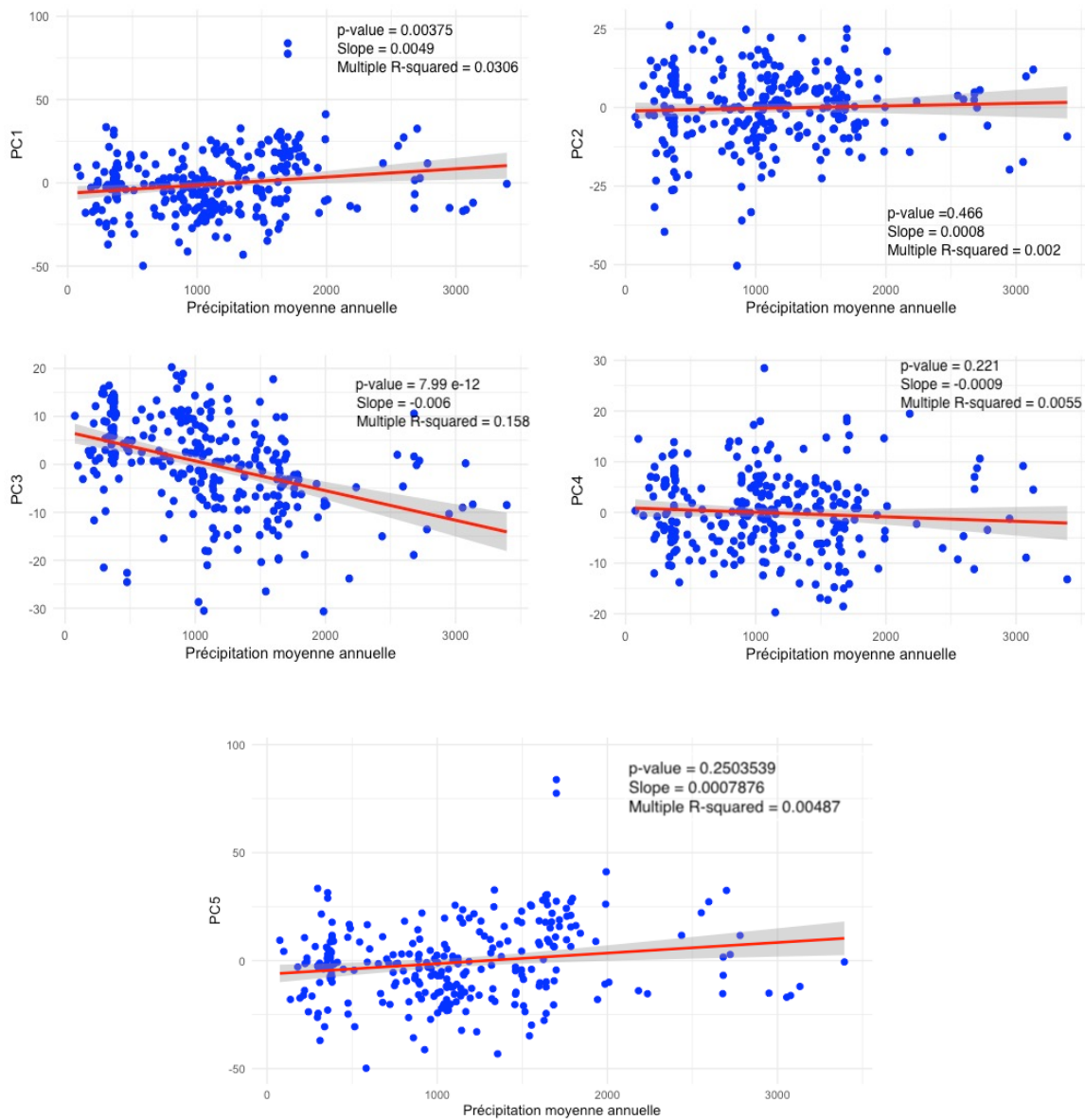


Figure 33 - Diagrammes de dispersion montrant la relation entre les dimensions spectrales exportées de l'ACP nommées composantes principales (PC) et de pluviométrie moyenne annuelle (mm). La régression linéaire est représentée par une ligne rouge et l'intervalle de confiance est représenté en gris.

5. Discussion

Dans ce travail, 1050 feuilles de treize espèces du genre *Combretum* Loefl. ont été échantillonnées, réparties sur 279 planches, afin d'assurer une représentativité des zones bioclimatiques d'Afrique centrale et d'Afrique de l'Ouest. La répartition géographique étudiée présente un large gradient climatique, allant de désertique à tropical, avec des précipitations annuelles moyennes comprises entre 75 mm et 3400 mm, et des températures annuelles moyennes comprises entre 16°C et 30°C. Les treize espèces, bien qu'appartenant au même genre, présentent une diversité de formes biologiques incluant des arbres, des arbustes et des lianes. Malgré cette diversité, certaines tendances concernant les traits morphologiques (masse foliaire sèche, surface foliaire, épaisseur foliaire et SLA) et les traits spectraux ont été mises en évidence. Durant cette recherche, différents facteurs de cette variabilité ont été investigués, y compris les relations entre traits, ainsi que l'impact du climat, à la fois intraspécifique et interspécifique, sur ces traits.

5.1. Variabilité des traits foliaires

5.1.1. Traits morphologiques

Les valeurs des traits foliaires dépendent de nombreux facteurs, notamment l'environnement de la plante, les stress et les perturbations qu'elle subit, les stratégies d'adaptation mises en place et les conditions de récolte. La variabilité des feuilles est donc bien présente dans les mesures réalisées pour ce mémoire. Par exemple, la masse d'une feuille sèche présente un écart-type comparable à sa valeur moyenne (0.2231 ± 0.2063 g). La surface foliaire montre également une grande variabilité (20.49 ± 19.33 cm²), atteignant parfois jusqu'à 180 cm². En revanche, la SLA et l'épaisseur foliaire sont moins variables, avec des valeurs respectives de 106.91 ± 44.09 cm²/g et 176.91 ± 68.96 µm. Ces traits sont indicateurs de l'investissement des ressources dans les feuilles.

À titre d'exemple, une étude antérieure menée sur 1 324 arbres de 432 espèces de la forêt amazonienne dans le parc Reserva Florestal Ducke au Brésil, où la température moyenne annuelle est de 26°C et les précipitations moyennes annuelles se situent entre 2400 mm et 2700 mm, a obtenu des gammes de SLA comprises entre 6.01 et 25.34 cm²/g et des épaisseurs foliaires comprises entre 0.09 et 0.349 mm, soit 90 µm et 349 µm (Costa *et al.*, 2018). La mesure de SLA a été réalisée sur base de la surface foliaire fraîche et en retirant les pétioles étant donné que ceux-ci ne contribuent que peu à la photosynthèse, tout en augmentant la masse. Concernant la SLA,

ces valeurs sont assez étonnantes, car elles sont nettement inférieures à celles obtenues dans nos études, alors que la surface fraîche est supérieure à celle sèche (numérateur) et le retrait du pétiole diminue la masse (dénominateur). À titre d'exemple, la plus petite SLA mesurée à l'échelle d'une planche est de $20.48 \text{ cm}^2/\text{g}$, ce qui correspond à la moyenne haute de cette étude. Une piste d'amélioration de nos recherches serait de réaliser les mêmes mesures en isolant le pétiole, mais cette méthode est assez destructive et donc peu recommandable pour le travail sur des collections historiques. Concernant l'épaisseur foliaire échantillonnée par Costa *et al.*, (2018) (entre 90 et $349 \text{ }\mu\text{m}$), celle-ci correspond à nos valeurs comprises entre 48.92 (épaisseur foliaire minimale échantillonnée) et $456.07 \text{ }\mu\text{m}$ (épaisseur foliaire maximale échantillonnée).

Une autre étude, qui a rassemblé 2158 feuilles de 26 espèces provenant de neuf études indépendantes essentiellement en Europe, mais aussi en Australie et en Amérique du Nord, a obtenu des valeurs de SLA variant d'un facteur 15, avec un maximum de $481 \text{ cm}^2/\text{g}$. Ces valeurs rejoignent nos résultats, pour lesquels la SLA variait d'un facteur 16 avec un maximum de $346 \text{ cm}^2/\text{g}$ (Milla *et al.*, 2008).

Concernant les limitations de la méthodologie employée pour mesurer les traits morphologiques foliaires : la mesure de la masse à l'aide d'une balance analytique et la mesure de la surface foliaire à l'aide d'un scan et d'un logiciel détectant et mesurant l'objet au pixel près induisent beaucoup moins d'erreurs que la mesure de l'épaisseur foliaire. Cette dernière dépend en effet de la pression exercée par l'échantillonneur sur la vis et sur l'étau tenant la feuille échantillonnée.

5.1.2. Traits spectraux

Selon les recherches de Costa *et al.*, (2018) sur la spectrométrie proche infrarouge appliquée aux feuilles et branches séchées afin de prédire des traits fonctionnels foliaires, les bandes associées à la cellulose se situent entre 2300 et 2500 nm (zone rose - Figure 34), tandis que celles liées aux protéines se trouvent entre 1000 et 2180 nm (zone verte - Figure 34).

Les protéines peuvent donc être reliées à la première composante principale, influencée par les longueurs d'onde entre 1865 et 1885 nm , et à la troisième composante, influencée par les longueurs d'onde entre 1106 et 1170 nm . Ces deux composantes se sont révélées particulièrement sensibles aux variations de la pluviométrie moyenne annuelle, établissant ainsi un lien entre pluviométrie et composition foliaire en protéines.

Pour l'ensemble des composantes principales, les autres longueurs d'onde influentes se situent autour de 900 nm et entre 2200 et 2400 nm, correspondant au pic d'absorption de la cellulose (Costa *et al.*, 2018).

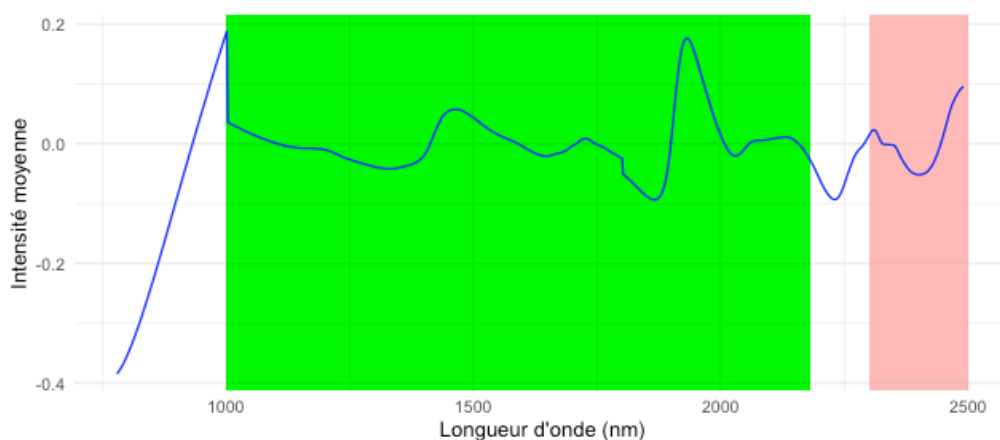


Figure 34 - Spectre moyen de l'ensemble des planches échantillonnées avec la mise en évidence des valeurs spectrales reliées à la cellulose (vert) et celles reliées aux protéines (rose).

L'espèce impacte significativement les 15 composantes exportées. Mais le test de comparaisons par les paires met en évidence une capacité de discrimination de 70.5% avec les cinq premières composantes. En effet, chaque espèce possède une combinaison lettrée unique (Tableau 8 et Figure 17). Il y a donc très certainement des variations de composition chimique interspécifiques (Asner *et al.*, 2014; Ramirez *et al.*, 2015; Serbin *et al.*, 2014).

Il aurait été intéressant de réaliser une analyse de la composition chimique des échantillons, ce qui aurait permis d'établir une calibration entre les valeurs spectrales et la composition chimique. Cependant, ces analyses chimiques sont destructives et nécessitent une quantité importante d'échantillons pour être réalisées. Pour contourner ce problème, des algorithmes existent qui permettent de sélectionner les échantillons en fonction de leurs données spectrales. Cependant, environ 50 échantillons restent nécessaires pour établir une droite d'étalonnage fiable entre les valeurs spectrales et la composition chimique (Lila & Furstoss, 2000).

5.2. Intérêts et limites du travail sur herbier

Les herbiers sont des concentrés d'informations morphologiques, physiologiques, et phénologiques. Ils contiennent également des données précieuses présentes sur les étiquettes, telles que la localisation, la date de récolte, l'identification de l'espèce et le déterminavit. Ces collections offrent ainsi une multitude de possibilités pour la recherche et la valorisation scientifique.

Dans la grande majorité des cas, un récolteur recueillera des échantillons à hauteur d'homme. Néanmoins, à part si cette information est inscrite sur l'étiquette de la planche, il n'est pas possible de savoir si les feuilles sont d'ombre ou de lumière, or cette information est fondamentale dans l'étude de la SLA et d'autres traits foliaires.

Ensuite, le récolteur a pour but de sélectionner des échantillons représentatifs de l'espèce. Néanmoins, il existe de nombreux biais relatifs à des détails tels que la taille de la pochette de récolte et des considérations esthétiques (Y. Li *et al.*, 2020). Dans le cadre de mes manipulations, les échantillons étaient spécifiquement restreints aux feuilles détachées afin de réduire l'impact destructif des planches. Cette précaution introduit une potentielle source de biais. Les feuilles détachées sont susceptibles d'être les plus fragiles ou les plus lourdes, ce qui peut influencer les résultats de l'étude. Ainsi, cette variabilité naturelle est exacerbée par une série de biais méthodologiques, complexifiant l'interprétation des données.

Concernant l'extremum obtenu (Figure 18) en termes de surface foliaire, celui-ci illustre les biais engendrés par les herbiers. Des échantillons de cette taille existent dans la nature. Cependant, le collecteur ne les choisit généralement pas pour les monter sur une planche d'herbier. L'exception dans ce cas-ci est que ce spécimen, n'ayant jamais été monté, a été intégré à une planche sous la forme de feuilles détachées grâce à de grandes pochettes plastiques qui accueillent individuellement chaque feuille.

5.2.1. Impact du temps – relation avec le changement climatique et l'état de conservation

Les études de Guerin *et al.*, (2012) ont mis en évidence une modification de la taille des feuilles en réponse au changement climatique. Ce phénomène correspond à une adaptation physiologique de la plante (Parkhurst & Loucks, 1972). Néanmoins, la taille des feuilles varie de manière non linéaire avec le temps en raison de fluctuations climatiques et d'autres facteurs écologiques, tels que l'augmentation de la concentration de CO₂ dans l'atmosphère (Beerling, 1998; Royer, 2012). Ces variations n'ont pas été mises en évidence par l'analyse de variance pour les traits foliaires et les traits spectraux lors de ces recherches dont les échantillons datent de 1900 à 2021.

Néanmoins, dans le cadre des analyses spectrales, les longueurs d'onde correspondant au spectre visible ont été exclues du jeu de données afin de minimiser les effets liés à l'état de

conservation de certains pigments, tels que la chlorophylle et les caroténoïdes (Clark & Roberts, 2012).

Concernant les pistes d'amélioration, l'une d'entre elles serait de travailler avec des données climatiques couvrant la période d'étude de 120 ans de 1900 à 2021, plutôt qu'avec des valeurs climatiques moyennées sur la période de 1970 à 2000. Cependant, les données basées uniquement sur le jour de récolte ne semblent pas non plus idéales. En effet, des recherches antérieures indiquent que les effets du climat sur les traits fonctionnels des plantes, y compris leur croissance, peuvent se manifester avec un décalage de quelques années (Kane *et al.*, 2014; Ogle *et al.*, 2015). Il est donc essentiel de trouver un juste milieu concernant la dimension temporelle des variables climatiques.

5.2.2. Influence des conditions de conservation sur les traits

Une autre réflexion qui mériterait d'être abordée porte sur l'impact de la conservation sur ces valeurs de traits. Les résultats de l'ANOVA concernant les traits morphologiques (SLA et épaisseur foliaire) ne témoignent d'aucune modification au fil des années. Il en est de même pour les traits spectraux excluant les longueurs d'onde du visible. En effet, il est important de préciser l'exclusion des valeurs spectrales relatives au visible, étant donné que lors des mesures il était possible de voir l'impact du temps sur les feuilles dû à la dégradation progressive de certains pigments (Clark & Roberts, 2012).

Toutes les ANOVA réalisées confirment l'impact de la collection (ALF, BR, LOUV, MPU, P) sur les traits étudiés incluant les traits morphologiques et les cinq premières composantes spectrales. Cela suggère que les méthodes de conservation influencent les résultats obtenus. Néanmoins, les collections ne regroupent pas les mêmes types d'échantillons. Cela s'explique par des raisons de provenance des échantillons, liées à des partenariats différents entre les pays, ainsi que par les espèces échantillonnées, qui varient selon les collections (Tableau 3). L'exemple le plus frappant est la collection LOUV qui n'a contribué qu'à quatre spécimens dans nos échantillons dont deux qui sont des *Combretum molle*. Les sélections dans les collections de BR ont été réalisées après les autres sélections de manière à compléter le lot d'échantillon déjà obtenu, il n'est donc pas représentatif de toutes les espèces et ne regroupe que cinq espèces sur les 13 étudiées.

5.3. Relations entre traits

L'allocation du carbone aux feuilles dépend de l'espèce. Le *C. glutinosum* est l'espèce qui possède la SLA moyenne la plus faible et son épaisseur foliaire la plus élevée parmi les treize espèces étudiées (Tableau 5 et Tableau 6). Une forte augmentation de son épaisseur foliaire provoque d'ailleurs une faible diminution de sa SLA. Il y a donc un investissement dans l'épaisseur des tissus, plus que dans l'expansion de ceux-ci (Wright & Westoby, 2002).

Cette stratégie investit principalement dans la résistance structurelle au détriment du potentiel photosynthétique. Ce qui rend la feuille plus résistante à la dessiccation et aux carences en nutriments (Onoda *et al.*, 2011). Ces traits confèrent donc au *C. glutinosum* un avantage adaptatif lui permettant de prospérer dans les zones sahéliennes, les savanes et les forêts claires, autrement dit, dans un climat tropical sec (Arbonnier, 2019).

À l'inverse le *C. platypterum* est l'espèce ayant la SLA moyenne la plus élevée, pourtant son épaisseur foliaire est inférieure à l'épaisseur moyenne des treize espèces étudiées (Tableau 5 et Tableau 6). La stratégie adoptée est donc différente et vise à maximiser la photosynthèse au détriment de la résistance. Cette stratégie rejoint certaines caractéristiques de l'espèce qui est un arbuste grimpant ou lianescent (Irvine, 1961) visant à maximiser son exposition à la lumière au détriment de sa résistance mécanique et qui provient de zones tropicales humides (Isnard & Silk, 2009).

En ce qui concerne les onze autres espèces, les stratégies sont moins distinctes. Le *C. aculeatum* présente des valeurs de SLA ($118.39 \pm 44.21 \text{ cm}^2/\text{g}$) et d'épaisseur foliaire ($166.77 \pm 53.92 \text{ }\mu\text{m}$) dans la moyenne des espèces échantillonnées avec des écart-types conséquents. Le test pairwise ne témoigne pas de distinction significative entre cette espèce et dix des treize autres espèces étudiées.

Au travers de ces deux extremums, il est possible de comprendre un aspect clé du spectre économique foliaire (Wright *et al.*, 2004). Celui-ci reflète un compromis au niveau de l'organisme entre le potentiel photosynthétique élevé dans des conditions optimales et la tolérance abiotique dans des conditions sous-optimales (Maynard *et al.*, 2022). Pour chaque espèce et chaque individu, il existe donc un compromis entre tolérance et performance photosynthétique. Dans les deux cas, il est possible de détecter la stratégie adaptative directement reliée à la distribution géographique de l'espèce.

La relation linéaire entre la surface foliaire et la masse est bien établie (Figure 18), une augmentation de 1 cm² de surface foliaire entraîne une augmentation de 0.01g de masse, mesurée sur des échantillons secs. Des études antérieures ont démontré une forte corrélation entre les valeurs de SLA mesurées sur des échantillons secs et sur des échantillons frais (SLA: $R^2 = 0.72\text{--}0.97$, $p < 0.01$) (Perez *et al.*, 2020). Bien que cette étude porte sur la SLA, qui est définie comme le rapport de la surface fraîche sur la masse sèche, elle met en évidence la faible réduction de la surface foliaire et donc la faible rétractation des organes foliaires lors du séchage.

Cependant, la différence entre la masse sèche et la masse fraîche est significative. Si une analyse plus approfondie était envisagée, il conviendrait de prendre en compte les processus de réhydratation des feuilles de manière à déterminer l'impact du séchage sur la masse (Perez *et al.*, 2020).

Concernant la SLA, sa régression linéaire est mieux définie avec la masse ($R^2 = 0.14$) (son dénominateur) qu'avec la surface ($R^2 = 9e^{-4}$) (son numérateur) (Figure 19 et Figure 20). La contribution de la masse semble être supérieure à la contribution de la surface dans ce ratio.

La mesure de l'épaisseur foliaire sur matériel sec est hautement corrélée à celle de l'épaisseur foliaire de matière fraîche ($R^2 = 0.96$, $p < 0.01$) (Perez *et al.*, 2020). Ce trait est donc peu influencé par la présence d'eau.

Le rapport entre SLA et épaisseur foliaire est lui aussi marqué. Une augmentation de la SLA provoquera une diminution de l'épaisseur foliaire et ce, en raison de divers contrôles physiologiques sur l'allocation des ressources (Poorter *et al.*, 2009). Dans le cas d'une augmentation de la SLA au détriment de l'épaisseur foliaire, il y a une priorisation de la croissance horizontale et de la captation de lumière plutôt que l'investissement vertical dans ses tissus.

5.4. Influence du gradient climatique

Au sein des comparaisons par paires réalisées à partir des valeurs logarithmiques de SLA et d'épaisseur foliaire (Figure 13), il est possible de détecter des similitudes entre le *C. latialatum*, le *C. platypterum* et le *C. racemosum* qui peuvent être mises en relation avec des valeurs climatiques similaires telles qu'une très vaste distribution des échantillons le long du gradient pluviométrique (de 1000 – 2800 mm pour *C. platypterum* et le *C. latialatum* et de 220 – 3000 mm pour le *C. racemosum*). Ces trois espèces ont la spécificité d'être des lianes ou des arbustes grimpants ou lianescents.

Quelle que soit l'espèce étudiée, une diminution de la SLA est corrélée avec une augmentation de l'épaisseur foliaire, mais on détecte cependant des différences intraspécifiques. Les espèces pour lesquelles l'impact de cette diminution de SLA sur l'augmentation d'épaisseur foliaire sera le plus prononcée sont le *C. platypterum*, le *C. micranthum* et le *C. racemosum*. Pour ces 3 espèces, les gradients pluviométriques de leurs échantillons sont assez vastes.

Néanmoins, concernant le *C. micranthum*, sur les 22 planches échantillonnées, 21 planches ont une pluviométrie moyenne annuelle inférieure à 1200 mm avec des planches provenant d'écorégions de Savane de l'ouest du Soudan et Savane sahélienne à acacias. La seule exception est la planche provenant des Mangroves guinéennes avec une pluviométrie moyenne annuelle de 2550 mm. La vaste distribution pluviométrique n'est donc pas nécessairement une caractéristique commune à ces trois espèces.

5.4.1. Impact des pluies et de la température sur la SLA

La tendance générale montre une augmentation de la surface spécifique foliaire le long du gradient pluviométrique, avec une hausse d'environ 18 cm²/g pour chaque augmentation de 1000 mm de précipitations annuelles (Figure 24). Ceci peut être relié à des études antérieures menées par Li *et al.*, (2020) qui stipulent que pour la majorité des espèces, les feuilles tendent à avoir des surfaces foliaires supérieures dans les régions chaudes et humides et inférieures dans les régions sèches et froides. L'impact de la surface foliaire peut donc refléter l'adaptation des plantes face au climat en cherchant à maximiser leur photosynthèse. Néanmoins, dans le cadre de mes recherches, la surface foliaire n'est que peu corrélée à la SLA et aux variables climatiques (coefficient de Pearson compris entre 0.04 et 0.17).

En revanche, la SLA est corrélée négativement avec la latitude en degrés décimaux (-0.24) et la température moyenne annuelle (-0.12) et positivement avec les valeurs pluviométriques (0.27) (Figure 31). Ce qui met en évidence la tendance à investir dans l'expansion des organes foliaires au détriment de leur épaisseur en se rapprochant de l'équateur où les conditions d'humidité et de précipitations sont favorables.

En effet, les feuilles s'étendent dans les régions où ni l'eau ni l'énergie ne sont des facteurs limitants mais où la compétition pour la lumière est bien présente. C'est le cas des forêts tropicales et subtropicales humides qui ont une productivité photosynthétique élevée dans la canopée. Une grande surface foliaire permet d'intercepter la lumière tout en régulant la température de la feuille. Ceci entraîne donc une augmentation de la productivité primaire du peuplement (Enquist *et al.*, 2007; Reich, 2012; Wright *et al.*, 2017).

5.4.2. Impact interspécifique des pluies et de la température sur la SLA

L'augmentation de la SLA le long du gradient pluviométrique est observée pour la majorité des espèces étudiées à l'exception du *C. glutinosum*, du *C. grandiflorum*, du *C. nigricans* et du *C. tomentosum* (Figure 27). Les échantillons de *C. glutinosum* suivent un gradient de précipitation moyenne annuelle compris entre 75 mm et 1200 mm, ce qui peut être défini comme tropical sec. À la grande différence, le *C. grandiflorum* a une distribution côtière restreinte dans la région tropicale humide. Sa distribution comprend deux écorégions dont les mangroves guinéennes et les forêts de plaine de Guinée occidentale. Malgré cette distribution restreinte, il est lui aussi confronté à un fort gradient pluviométrique annuel de 1000 mm à 3500 mm.

Les espèces pour lesquelles cette augmentation est la plus marquée sont le *C. aculeatum*, le *C. latialatum* et le *C. micranthum* (Figure 27). Ces espèces n'ont pas de spécificités climatiques communes. Ce qui rejoint les études qui ont démontré l'incohérence des modèles de tailles de feuilles entre les espèces et leurs corrélations avec le climat (F. L. Li & Bao, 2014; Royer, 2012; Wright *et al.*, 2017).

Les relations entre la SLA et la pluviométrie sont donc différentes d'une espèce à l'autre, voire même d'un individu à l'autre. Ces variabilités constituent des stratégies d'adaptation qui, selon la définition de Garnier & Navas, (2013), correspondent à une combinaison de traits. Il est donc nécessaire d'adopter une approche multidimensionnelle prenant en compte un syndrome de traits, incluant ceux xylémiens, racinaires, physiologiques, morphologiques...

Les traits, qu'ils soient reliés aux feuilles, aux graines, à l'écorce, au bois, à la couronne ou aux racines, doivent être étudiés comme un tout pour comprendre les stratégies d'adaptation.

Ceci s'inscrit dans un contexte co-évolutif où seules les espèces qui ont été capables de s'adapter ont prospéré dans leur environnement. Certaines sont plus adaptables que d'autres.

5.4.3. Impact des pluies et de la température sur l'épaisseur foliaire

L'épaisseur des feuilles tend à diminuer légèrement le long du gradient de précipitations. En effet, un changement climatique significatif, tel que celui étudié, allant de désertique à tropical, aura un impact de l'ordre du dixième de millimètre. Les valeurs de température et de latitude n'ont pas d'impact significatif sur l'épaisseur foliaire (Figure 28). Bien que l'épaisseur foliaire soit moins documentée dans la littérature, la SLA l'est, et l'augmentation des précipitations provoque l'augmentation de la SLA, or le processus s'accompagne généralement d'une diminution de l'épaisseur foliaire (Cunningham *et al.*, 1999; Fonseca *et al.*, 2000).

5.4.4. Impact interspécifique des pluies et de la température sur l'épaisseur foliaire

Différentes tendances sont observées concernant l'impact des pluies sur l'épaisseur foliaire. Dans la majorité des cas, l'augmentation de pluviométrie moyenne annuelle provoquera une diminution de l'épaisseur foliaire. Les espèces ayant cette tendance marquées ont la particularité d'être lianescentes (pente < -0.005) à l'exception du *C. molle* qui n'est pas lianescent mais semi-décidu (Irvine, 1961). Ceci rejoint le premier axe d'économie foliaire qui définit les différences fondamentales entre les stratégies d'histoire de vie "acquisitives" (rapides) et "conservatrices" (lentes) (Maracahipes *et al.*, 2018).

6. Conclusion

Ce mémoire a eu pour objectif d'évaluer les traits fonctionnels foliaires (surface foliaire spécifique, épaisseur foliaire, réflectance dans le proche infrarouge) de treize espèces du genre *Combretum* Loefl. le long d'un gradient climatique en Afrique de l'Ouest et Afrique centrale, en se basant sur des spécimens d'herbiers. Pour ce faire, une étude a été réalisée sur 1050 feuilles échantillonnées provenant de 279 planches d'herbiers issues de cinq collections différentes.

Cette étude a été scindée en deux parties : la première s'est focalisée sur la variabilité intra et interspécifiques des traits ; la seconde a évalué l'impact du climat sur ces traits foliaires étudiés et plus particulièrement l'impact pluviométrique.

La variabilité globale des traits morphologiques foliaires est bien présente : la masse foliaire varie d'un facteur 500, la surface foliaire d'un facteur 300 et la SLA d'un facteur 16. En s'approchant de la fin de ce travail, il est possible de rejeter l'hypothèse selon laquelle la variabilité intraspécifique est négligeable. Néanmoins, la variabilité interspécifique est bien présente ; les espèces se distinguent par leurs traits foliaires (morphologiques et spectraux). En effet, l'intégration du facteur espèce a révélé des variabilités intraspécifiques et interspécifiques, soulignant diverses stratégies de contrôle physiologique sur l'allocation des ressources (Poorter *et al.*, 2009). Par exemple, *C. glutinosum* possède la SLA moyenne la plus faible ($58.26 \pm 11.73 \text{ cm}^2/\text{g}$) et l'épaisseur foliaire la plus élevée ($296.85 \pm 70.95 \text{ }\mu\text{m}$), investissant ainsi davantage dans la résistance des tissus (Wright & Westoby, 2002). Ces traits confèrent au *C. glutinosum* un avantage adaptatif dans un climat tropical sec (Arbonnier, 2019). À l'inverse, le *C. platypterum* présente une SLA moyenne élevée ($154.18 \pm 60.36 \text{ cm}^2/\text{g}$) et une épaisseur foliaire faible ($141.51 \pm 40.54 \text{ }\mu\text{m}$), maximisant

ainsi la photosynthèse. Cette stratégie est cohérente avec sa forme biologique lianescente, visant à maximiser l'exposition à la lumière au détriment de la résistance mécanique, dans des zones tropicales humides (Isnard & Silk, 2009). De plus, la comparaison par paires a mis en lumière les espèces se distinguant par leurs cinq premières composantes principales résumant 85% du jeu de données spectrales. En effet, sur les 78 relations existantes entre ces treize espèces, 55 se distinguent, soit un taux de discrimination de 70.5%. Dans ces analyses de traits, il en ressort que le *C. glutinosum* est l'espèce présentant la plus grande unicité. En effet, le *C. glutinosum* se distingue par ses composantes principales et par sa SLA inférieure et par son épaisseur foliaire supérieure aux treize autres espèces étudiées.

La seconde partie de ce travail portait sur l'impact de l'environnement sur ces traits. Celui-ci est fondamental en cette période de changements climatiques. Le gradient de valeurs pluviométriques échantillonnées lors de cette étude est assez vaste : de 75 mm de pluviométrie moyenne annuelle dans des zones désertiques à 3400 mm dans des zones équatoriales. Ce gradient a révélé une augmentation de SLA de $18 \text{ cm}^2/\text{g}$ pour une augmentation de 1000 mm de pluviométrie moyenne annuelle. En revanche, le gradient de températures, compris entre 16 et 30°C , révèle que l'augmentation de température de 1°C provoque la diminution de la SLA de $2.28 \text{ cm}^2/\text{g}$, mais cette relation est moins bien définie et les variables climatiques ne sont pas indépendantes les unes des autres. L'augmentation de la latitude de 1 degré décimal provoquera la diminution de SLA de $1.71 \text{ cm}^2/\text{g}$. Ces résultats sont rejoints par ceux de l'épaisseur foliaire qui est inversement proportionnelle à la SLA. Ceux-ci reflètent le compromis au niveau de l'organisme entre le potentiel photosynthétique et la résistance, et sont en adéquation avec les hypothèses émises au début de ce mémoire. Néanmoins, les impacts du climat varient en fonction de l'espèce étudiée. Par exemple, la SLA du *C. adenogonium* n'est que très peu influencée par le gradient pluviométrique (pente = 0.001), la SLA du *C. grandiflorum* diminue le long du gradient (pente = -0.022) et celle du *C. latialatum* augmente le long du gradient (0.066.)

Enfin, bien que les résultats de la spectrométrie proche infrarouge n'aient pas été explorés en profondeur, ils révèlent un potentiel prometteur pour l'analyse de spécimens séchés. Cette étude a entrevu les relations entre les valeurs spectrales et les valeurs de traits morphologiques, ainsi que les distinctions de valeurs de traits spectraux entre espèces. Un lien marqué existe entre les valeurs spectrales, la composition chimique et les caractéristiques physiologiques (Asner *et al.*, 2014; Ramirez *et al.*, 2015; Serbin *et al.*, 2014; Doughty *et al.*, 2011). Il aurait été utile d'intégrer une analyse chimique afin d'établir une relation directe entre les valeurs spectrales et la

composition chimique des échantillons. Ceci permettrait de confirmer que la pluviométrie a bien un impact sur la composition protéique des feuilles, tout en soulignant la capacité de la spectrométrie proche infrarouge à discriminer les treize espèces étudiées.

Cette recherche confirme l'importance des herbiers dans les études scientifiques. Les herbiers mettent à disposition une multitude d'échantillons avec une large répartition géographique et un recul historique précieux. Dans le cadre de cette étude, nos échantillons dataient de 1900 à 2020, offrant ainsi 120 ans de recul historique. Cependant, les herbiers introduisent des biais en raison de divers facteurs, tels que le collecteur et les conditions de conservation, qu'il est nécessaire de prendre en compte. De plus, ce type d'étude ne permet pas de déterminer si la feuille était exposée à la lumière ou à l'ombre sous la canopée, ce qui est crucial pour l'interprétation de la mesure des traits foliaires.

À l'avenir, il sera primordial de continuer les mesures de traits afin d'accroître les bases de données et d'améliorer notre compréhension des interactions entre les organismes et leur environnement dans un contexte de changement climatique.

7. Bibliographie

- Adiko, A. E. G., Houphlet, S. D. K., Dogbo, S. F., Vroh, B. T. A., Kouhame, D., Gone Bi, Z. B., Gnagbo, A., Bene, J.-C. K., & Adou Yao, C. Y. (2020). *Variabilité des traits fonctionnels des espèces arborescentes dans la reconstitution de la végétation du Parc National d’Azagny (Côte d’Ivoire)*. <https://doi.org/10.4314/ijbcs.v14i2.10>
- Albert, C. H., Grassein, F., Schurr, F. M., Vieilledent, G., & Violle, C. (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13(3), 217-225. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.04.003>
- Arbonnier, M. (2019). *Arbres, arbustes et lianes d’Afrique de l’Ouest* (Quatrième).
- Asner, G. P. (1998). Biophysical and Biochemical Sources of Variability in Canopy Reflectance. *Remote Sensing of Environment*, 64(3), 234-253. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(98\)00014-5](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(98)00014-5)
- Asner, G. P., Martin, L., Carranza-Jimenez, F., Sinca, F., Tupayachi, C. B., & Martinez, P. (2014). Functional and biological diversity of foliar spectra in tree canopies throughout the Andes to Amazon region. *New Phytologist* 204:127–139.
- Ballouche, A. (2019). *Ordinaires, dégradés ou patrimoniaux ? La part des héritages dans les paysages de savane en Afrique de l’Ouest. Ordinary, Degraded or Patrimonial? — Legacies in West African Savannah Landscapes*. <https://doi.org/10.4000/paysage.2062>
- Bastianelli, D., Bonnal, L., Barre, P., Nabeneza, S., Salgado, P., & Andueza, D. (2018). La spectrométrie dans le proche infrarouge pour la caractérisation des ressources alimentaires. *INRAE Productions Animales*, 31(3), Article 3. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2018.31.2.2330>
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R. H. B., Singmann, H., Dai, B., Scheipl, F., Grothendieck, G., Green, P., Fox, J., Bauer, A., simulate.formula), P. N. K.

- (shared copyright on, Tanaka, E., & Jagan, M. (2024). *lme4 : Linear Mixed-Effects Models using « Eigen » and S4* (1.1-35.3) [Logiciel]. <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/index.html>
- Beerling, D. J. (1998). The future as the key to the past for palaeobotany? *Trends in Ecology & Evolution*, 13(8), 311-316. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(98\)01334-2](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(98)01334-2)
- BERHAUT, J. (1974). *Flore illustrée du Sénégal—Dycotylédones TOME II Balanophoracées à composées*.
- Besnard, G., Gaudeul, M., Lavergne, S., Muller, S., Rouhan, G., Sukhorukov, A. P., Vanderpoorten, A., & Jabbour, F. (2018). Herbarium-based science in the twenty-first century. *Botany Letters*, 165(3-4), 323-327. <https://doi.org/10.1080/23818107.2018.1482783>
- Blonder, B., Buzzard, V., Simova, I., Sloat, L., Boyle, B., Lipson, R., Aguilar-Beaucage, B., Andrade, A., Barber, B., Barnes, C., Bushey, D., Cartagena, P., Chaney, M., Contreras, K., Cox, M., Cueto, M., Curtis, C., Fisher, M., Furst, L., ... Enquist, B. J. (2012). The leaf-area shrinkage effect can bias paleoclimate and ecology research. *American Journal of Botany*, 99(11), 1756-1763. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200062>
- Brice, S., Kampmann, D., Thiombiano, A., & Konaté, S. (2010). *Atlas de la biodiversité d'Afrique de l'Ouest: Vol. 1. Bénin 2. Burkina Faso 3. Côte d'Ivoire*.
- Camberlin, P. (2007). *L'Afrique Centrale dans le contexte de la variabilité climatique tropicale interannuelle et intrasaisonnière. L'Afrique Centrale, le Cameroun et les changements globaux*, 25-39. <https://doi.org/10.1016/j.hal-00320705>
- Chambers, J. M., & Hastie, T. J. (1992). Linear models. Chapter 4 of statistical models in S. *Wadsworth & Brooks/Cole*, 1992, 96-138.
- Clark, M. L., & Roberts, D. A. (2012). *Species-Level Differences in Hyperspectral Metrics among Tropical Rainforest Trees as Determined by a Tree-Based Classifier*. <https://doi.org/10.3390/rs4061820>

- Cornelissen, J., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D., Reich, P., ter Steege, H., Morgan, H. D. G., Van der Heijden, M., Pausas, J. G. H., & Poorter, H. (2003). Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, v.51, 335-380 (2003), 51. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- Costa, Lang, & Almeida. (2018). *Near-infrared spectrometry allows fast and extensive predictions of functional traits from dry leaves and branches*. <https://doi.org/10.1002/eap.1728/full>
- Cunningham, S. A., Summerhayes, B., & Westoby, M. (1999). Evolutionary Divergences in Leaf Structure and Chemistry, Comparing Rainfall and Soil Nutrient Gradients. *Ecological Monographs*, 69(4), 569-588. <https://doi.org/10.1890>
- de la Riva, E. G., Olmo, M., Poorter, H., Ubera, J. L., & Villar, R. (2016). Leaf Mass per Area (LMA) and Its Relationship with Leaf Structure and Anatomy in 34 Mediterranean Woody Species along a Water Availability Gradient. *PLoS ONE*, 11(2), e0148788. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0148788>
- Delalandre, L. (2024). *Relations traits-environnement chez les végétaux : Du cycle de vie des organismes au cycle de vie des données* [Phdthesis, Université de Montpellier]. <https://theses.hal.science/tel-04589391>
- Dendoncker, M. (2022). *Réhabilitation de l'herbarium d'ELI-e*.
- Doughty, C. E., Asner, G. P., & Martin, R. E. (2011). Predicting tropical plant physiology from leaf and canopy spectroscopy. *Oecologia* 165:289–299.
- Durgante, F. M., Higuchi, N., Almeida, A., & Vicentini, A. (2013). Species Spectral Signature : Discriminating closely related plant species in the Amazon with Near-Infrared Leaf-Spectroscopy. *Forest Ecology and Management*, 291, 240-248. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.10.045>
- edited by J. Lanjouw. (1954). *Index herbariorum : A guide to the location and contents of the world's public herbaria. Part 2, Collectors*. Utrecht : Bohn, Scheltema & Holkema, 1954-1988. <https://search.library.wisc.edu/catalog/999547291002121>

- Enquist, B. J., Kerkhoff, A. J., Stark, S. C., Swenson, N. G., McCarthy, M. C., & Price, C. A. (2007). A general integrative model for scaling plant growth, carbon flux, and functional trait spectra. *Nature*, 449(7159), 218-222. <https://doi.org/10.1038/nature06061>
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2 : New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology - Wiley Online Library*.
- Fonseca, C. R., Overton, J. McC., Collins, B., & Westoby, M. (2000). Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal of Ecology*, 88(6), 964-977. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00506.x>
- Garnier, & Navas. (2013). Gradients, traits de réponse et stratégies adaptatives. In *Diversité fonctionnelle des plantes* (p. 109-149).
- Gendre, M. (2022, mars 9). En Côte d'Ivoire, la forêt tropicale se régénère plus rapidement que prévu. *Planète Amazone*. <https://planeteamazone.org/actualites/en-cote-divoire-la-foret-tropicale-se-regenere-plus-rapidement-que-prevu/>
- Georgiev, G. T., & Butler, J. J. (2007). Long-term calibration monitoring of Spectralon diffusers BRDF in the air-ultraviolet. *Applied Optics*, 46(32), 7892-7899. <https://doi.org/10.1364/AO.46.007892>
- Gere, J., Yessoufou, K., Daru, B. H., Maurin, O., & Bank, M. V. D. (2015). African Continent a Likely Origin of Family Combretaceae (Myrtales). A Biogeographical View. *Annual Research & Review in Biology*, 8(5), 1-20. <https://doi.org/10.9734/ARRB/2015/17476>
- Givnish, T. J. (1995). Plant Stems Biomechanical Adaptation for Energy Capture and Influence on Species Distributions. In *Gartner, B.L., Ed., Plant Stems Physiology and Functional Morphology*, Academic Press, San Diego, 3-49. - References - Scientific Research Publishing. <https://www.scirp.org/reference/referencespapers?referenceid=1617050>
- Godard, A., & Tabeaud, M. (2009). *Les climats : Mécanismes, variabilité et répartition*. Armand Colin.

- Gorshkova, T. A., Mikshina, P. V., Gurjanov, O. P., & Chemikosova, S. B. (2010). Formation of plant cell wall supramolecular structure. *Biochemistry (Moscow)*, 75(2), 159-172. <https://doi.org/10.1134/S0006297910020069>
- Guerin, G. R., Wen, H., & Lowe, A. J. (2012). Leaf morphology shift linked to climate change. *Biology Letters*, 8(5), 882-886. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0458>
- Heberling, J. M. (2022). Herbaria as Big Data Sources of Plant Traits. *International Journal of Plant Sciences*, 183(2), 87-118. <https://doi.org/10.1086/717623>
- Hegarty, E. E., & Cabelle, G. (1991). Distribution and abundance of vines in forest communities. *Biology of Vines.*, 313-335.
- Hulshof, C. M., & Swenson, N. G. (2010). Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species : An example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology*, 24(1), 217-223. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01614.x>
- Irvine, F. R. (1961). *Woody plants of Ghana*.
- Isnard, S., & Silk, W. K. (2009). Moving with climbing plants from Charles Darwin's time into the 21st century. *American Journal of Botany*, 96(7), 1205-1221. <https://doi.org/10.3732/ajb.0900045>
- IUCN. (2018). Assessment by : Botanic Gardens Conservation International (BGCI) & IUCN SSC Global Tree Specialist Group. *The IUCN Red List of Threatened Species™*.
- Jongkind, C. C. H., & Callmander, M. W. (2023). Novelties in Combretum (Combretaceae) from Madagascar. *Candollea*, 78(2), 139-146. <https://doi.org/10.15553/c2023v782a4>
- Kane, J. M., Kolb, T. E., & McMillin, J. D. (2014). Stand-scale tree mortality factors differ by site and species following drought in southwestern mixed conifer forests. *Forest Ecology and Management*, 330, 171-182. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.042>
- Kattge, J., Bönisch, G., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Tautenhahn, S., Werner, G. D. A., Aakala, T., Abedi, M., Acosta, A. T. R., Adamidis, G. C., Adamson, K., Aiba, M., Albert, C. H., Alcántara, J. M., Alcázar C, C., Aleixo, I., Ali, H., ... Wirth, C. (2020). TRY plant trait

- database – enhanced coverage and open access. *Global Change Biology*, 26(1), 119-188.
<https://doi.org/10.1111/gcb.14904>
- Kattge, J., Lavorel, S., Prentice, I. C., & Leadley, P. (2011). *TRY – a global database of plant traits*.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x>
- King, D., DAVIES, S., TAN, S., & Muhammad Noor, N. S. (2006). The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology*, 94, 670-680.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01112.x>
- Klein, T., Randin, C., & Körner, C. (2015). Water availability predicts forest canopy height at the global scale. *Ecology Letters*, 18(12), 1311-1320. <https://doi.org/10.1111/ele.12525>
- Kothari, S., Beauchamp-Rioux, R., Laliberté, E., & Cavender-Bares, J. (2023). Reflectance spectroscopy allows rapid, accurate and non-destructive estimates of functional traits from pressed leaves. *Methods in Ecology and Evolution*, 14(2), 385-401.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.13958>
- Krachai, P., & Pornpongrungrueng, P. (2015). Pollen morphology of Combretaceae from Thailand and its taxonomic significance. *Thai Forest Bulletin (Botany)*, 43, 4-14.
- L. Liben. (1983). *Flore du Cameroun: Vol. 25. Combrétacées*. DGRST sous la direction de B. Stabié et N.
- Lang, C., Costa, F. R. C., Camargo, J. L. C., Durgante, F. M., & Vicentini, A. (2015). Near Infrared Spectroscopy Facilitates Rapid Identification of Both Young and Mature Amazonian Tree Species. *PLOS ONE*, 10(8), e0134521. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134521>
- Lebrun, J. P., & Stork, A. L. (s. d.). *Tropical African Flowering plants—Ecology and distribution: Vol. 1. Annonaceae-Balanitaceae*.
- L'herbier ALF du CIRAD / Dispositifs expérimentaux—Unité mixte de recherche Système d'élevage méditerranéens et tropicaux (SELMET)*. (s. d.). Consulté 27 mars 2024, à l'adresse <https://umr-selmet.cirad.fr/l-unite/dispositifs-experimentaux/l-herbier-alf-du-cirad>

- Li, F. L., & Bao, W. (2014). Elevational trends in leaf size of *Campylotropis polyantha* in the arid Minjiang River valley, SW China. *Journal of Arid Environments*, 108, 1-9.
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2014.04.011>
- Li, Y., Zou, D., Shrestha, N., Xu, X., Wang, Q., Jia, W., & Wang, Z. (2020). Spatiotemporal variation in leaf size and shape in response to climate. *Journal of Plant Ecology*, 13(1), 87-96.
<https://doi.org/10.1093/jpe/rtz053>
- Lila, M., & Furstoss, V. (2000). La prédiction de la composition chimique des fourrages par spectrométrie proche infrarouge (SPIR) se généralise dans les laboratoires de service. Il est utile de connaître ses modalités. Cette méthode fiable et rapide présente de larges perspectives d'application. *AFPF*.
- Machado Durgante, Higuchi, Almeida, & Vicentini. (2012). *Species Spectral Signature : Discriminating closely related plant species in the Amazon with Near-Infrared Leaf-Spectroscopy*. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.10.045>
- Maley, J. (2003). Synthèse sur l'histoire de la végétation et du climat en Afrique centrale au cours du Quaternaire récent. *Peuplements anciens et actuels des forêts tropicales. Montpellier: IRD Éditions*. p, 53-75.
- Maracahipes, L., Carlucci, M. B., Lenza, E., Marimon, B. S., Marimon, B. H., Guimarães, F. A. G., & Cianciaruso, M. V. (2018). How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 34, 17-25.
<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.07.006>
- Marati, R. (2013). *Need for the conservation of Combretum razianum K.G.Bhat (Combretaceae), an Endemic Threatened Species of Western Ghats*.
- Maynard, S. D., Murphy, L. B.-M., Zohner, C. M., Averill, C., van den Hoogen, J., & Ma, H. (2022). *Global relationships in tree functional traits*. [https://doi.org/10.1038/s41467-022-30888-](https://doi.org/10.1038/s41467-022-30888-2)

- Messier, J., Brian, J., & Martin, J. (2010). How do traits vary across ecological scales ? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01476.x>
- Milla, R., Reich, P. B., Niinemets, Ü., & Castro-Díez, P. (2008). Environmental and developmental controls on specific leaf area are little modified by leaf allometry. *Functional Ecology*, 22(4), 565-576. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01406.x>
- Moles, A. T., Warton, D. I., Warman, L., Swenson, N. G., Laffan, S. W., Zanne, A. E., Pitman, A., Hemmings, F. A., & Leishman, M. R. (2009). Global patterns in plant height. *Journal of Ecology*, 97(5), 923-932. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01526.x>
- Mouchet, M., Porcher, E., Baulaz, Y., Couvet, D., Ducarme, F., Juillard, L., Mihoub, J.-B., & Sarrazin, F. (2023). Les services écosystémiques. *Planet-Vie*. <https://planet-vie.ens.fr/thematiques/ecologie/les-services-ecosystemiques>
- Mpounza, M., & Samba-Kimbata, M. J. (1990). Aperçu sur le climat de l'Afrique centrale occidentale. *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*, ORSTOM, 31.
- Nock, C., J. Vogt, & Beisner. (2016). *Functional traits*. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0026282>
- Objectifs du programme e-ReColNat / Infrastructure e-ReColNat. (s. d.). Consulté 11 juin 2023, à l'adresse <https://www.recolnat.org/fr/le-programme>
- Ogle, K., Barber, J. J., Barron-Gafford, G. A., Bentley, L. P., Young, J. M., Huxman, T. E., Loik, M. E., & Tissue, D. T. (2015). Quantifying ecological memory in plant and ecosystem processes. *Ecology Letters*, 18(3), 221-235. <https://doi.org/10.1111/ele.12399>
- Onoda, Y., Westoby, M., Adler, P. B., Choong, A. M. F., Clissold, F. J., Cornelissen, J. H. C., Díaz, S., Dominy, N. J., Elgart, A., Enrico, L., Fine, P. V. A., Howard, J. J., Jalili, A., Kitajima, K., Kurokawa, H., McArthur, C., Lucas, P. W., Markesteijn, L., Pérez-Harguindeguy, N., ... Yamashita, N. (2011). Global patterns of leaf mechanical properties. *Ecology Letters*, 14(3), 301-312. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01582.x>

- Paiva, D. N. A., Perdiz, R. de O., & Almeida, T. E. (2021). Using near-infrared spectroscopy to discriminate closely related species : A case study of neotropical ferns. *Journal of Plant Research*, 134(3), 509-520. <https://doi.org/10.1007/s10265-021-01265-9>
- Parkhurst, D. F., & Loucks, O. L. (1972). Optimal Leaf Size in Relation to Environment. *Journal of Ecology*, 60(2), 505-537. <https://doi.org/10.2307/2258359>
- Perez, T. M., Rodriguez, J., & Mason Heberling, J. (2020). Herbarium-based measurements reliably estimate three functional traits. *American Journal of Botany*, 107(10), 1457-1464. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1535>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., Vos, A. C. de, ... Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167-234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Phillips, O. L., Vásquez Martínez, R., Arroyo, L., Baker, T. R., Killeen, T., Lewis, S. L., Malhi, Y., Monteagudo Mendoza, A., Neill, D., & Núñez Vargas, P. (2002). Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature*, 418(6899), 770-774.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J., & Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis. *New Phytologist*, 182(3), 565-588. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x>
- POWO. (2024). "Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens. *Published on the Internet; http://www.plantsoftheworldonline.org/, Kew.*
- Ramirez, J. A., Posada, J. M., Handa, Hoch, G., Vohland, M., & Messier. (2015). Near-infrared spectroscopy (NIRS) predicts non-structural carbohydrate concentrations in different tissue types of a broad range of tree species. *Methods in Ecology and Evolution* 6:1018–1025.

- Reich, P. B. (2012). Key canopy traits drive forest productivity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1736), 2128-2134. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.2270>
- Ribeiro da Luz, B. (2006). Attenuated total reflectance spectroscopy of plant leaves : A tool for ecological and botanical studies. *New Phytologist*, 172(2), 305-318. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01823.x>
- Rinnan, A., van den Berg, F., & Balling Engelsen, S. (2009). Review of the most common pre-processing techniques for near-infrared spectra. *Trends in Analytical Chemistry*, Vol. 28(10). <https://doi.org/10.1016/j.trac.2009.07.007>
- Royer, D. L. (2012). Leaf Shape Responds to Temperature but Not CO₂ in *Acer rubrum*. *PLOS ONE*, 7(11), e49559. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049559>
- Sack, L., & Scoffoni, C. (2013). Leaf venation : Structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. *New Phytologist*, 198(4), 983-1000. <https://doi.org/10.1111/nph.12253>
- Schneider, Negraschis, & Habersetzer. (2018). *Taxonomic diversity masks leaf vein–climate relationships : Lessons from herbarium collections across a latitudinal rainfall gradient in West Africa*. <https://doi.org/10.1080/23818107.2017.1421480>
- Schnitzer, S. A., & Bongers, F. (2002). The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(5), 223-230.
- Serbin, S. P., Singh, B. E., McNeil, C., Kingdon, & Townsend. (2014). Spectroscopic determination of leaf morphological and biochemical traits for northern temperate and boreal tree species. *Ecological Applications* 24:1651–1669.
- Service du patrimoine historique. (s. d.). *Herbier MPU*. Consulté 20 mars 2024, à l'adresse <https://collections.umontpellier.fr/collections/botanique/herbier-mpu>
- Simpson, N., Totin, E., Trisos, C., Adelekan, I., & Lennard, C. (2022). *IPCC's sixth assessment report : Impacts, adaptation options and investment areas for a climate-resilient West Africa*. <http://hdl.handle.net/10625/61372>

- Srivastav, P. K. (1993). Pollination mechanisms in genus *Terminalia* Linn. *Indian Forester*, 119(2), 147-150 ref. 4.
- Svensk, Mia. (2018). *Etude du potentiel de l'application de la spectrométrie dans le proche infrarouge (SPIR) sur des planches d'herbiers de plantes du Sahel*.
- Tan, F., Shi, S., Zhong, Y., Gong, X., & Wang, Y. (2002). Phylogenetic relationships of Combretaceae (Combretaceae) inferred from plastid, nuclear gene and spacer sequences. *Journal of Plant Research*, 115(6), 475-481. <https://doi.org/10.1007/s10265-002-0059-1>
- Tausz, M., Wonisch, A., Ribarič-Lasnik, C., Batič, F., & Grill, D. (2002). *Multivariate analyses of tree physiological attributes—Applications in field studies*. 42(3).
- The R Project for Statistical Computing*. (2023). <https://www.r-project.org/>
- Thierno Gaye, A., & Hourdin, F. (2015). Chapitre 3. Les projections du climat en Afrique de l'Ouest—Évidences et incertitudes. In *Les sociétés rurales face aux changements climatiques et environnementaux en Afrique de l'Ouest* (IRD Édition, p. 61-87).
- Tomlinson, K. W., Poorter, L., Sterck, F. J., Borghetti, F., Ward, D., de Bie, S., & van Langevelde, F. (2013). Leaf adaptations of evergreen and deciduous trees of semi-arid and humid savannas on three continents. *Journal of Ecology*, 101(2), 430-440. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12056>
- Traiser, C., Klotz, S., Uhl, D., & Mosbrugger, V. (2005). Environmental signals from leaves – a physiognomic analysis of European vegetation. *New Phytologist*, 166(2), 465-484. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01316.x>
- Trisos, C., Totin, E., Adelekan, I., Lennard, C., & Simpson, N. (2022). *IPCC's sixth assessment report : Impacts, adaptation options and investment areas for a climate-resilient Central Africa*. <http://hdl.handle.net/10625/61375>
- Troupin, G. (1982). *Flore des plantes ligneuses du Rwanda*.

- Tsalefac, M., Hiol Hiol, F., Mahé, G., Laraque, A., Sonwa, D. J., Scholte, P., Pokam, W., Haensler, A., Beyene, T., Ludwig, F., Mkankam, F. K., Manetsa Djoufack, V., Ndjatsana, M., & Doumenge, C. (2015). *Climat de l'Afrique centrale : Passé, présent et futur* (Afrique centrale) [Book_section]. Les forêts du Bassin du Congo - Forêts et changements climatiques; Weyrich. <https://agritrop.cirad.fr/578944/>
- Turcati, L. (2011). *Mesurer la biodiversité pour comprendre l'effet des perturbations sur les commutés végétales : Apport des caractéristiques écologiques et évolutives des espèces* [These de doctorat, Paris 6]. <https://theses.fr/2011PA066417>
- Universalis, E. (s. d.). *HERBIER DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE*. Encyclopædia Universalis. Consulté 27 mars 2024, à l'adresse <https://www.universalis.fr/encyclopedie/herbier-du-museum-national-d-histoire-naturelle/>
- Vintrou, E. (2012). *PhD Elodie Vintrou—Cartographie et caractérisation des systèmes agricoles au Mali par télédétection à moyenne résolution spatiale*.
- Violle, C, Navas, M-L, Vile, D, & al. (2007). *Let the concept of trait be functional!* 882-892.
- WARREN, C. R., TAUSZ, M., & ADAMS, M. A. (2005). Does rainfall explain variation in leaf morphology and physiology among populations of red ironbark (*Eucalyptus sideroxylon* subsp. *Tricarpa*) grown in a common garden? *Heron Publishing, Tree Physiology* 25, 1369–1378.
- Westerband, A. C., Funk, J. L., & Barton, K. E. (2021). *Review : Intraspecific trait variation in plants : A renewed focus on its role in ecological processes*. <https://doi.org/0.1093/aob/mcab011>
- Workman, J., & Weyer, L. (2007). *Practical guide to interpretive near-infrared spectroscopy*. CRC Press, Boca Raton. *CRC Press*.
- Wright, I. J., Dong, N., Maire, V., Prentice, I. C., Westoby, M., Díaz, S., Gallagher, R. V., Jacobs, B. F., Kooyman, R., Law, E. A., Leishman, M. R., Niinemets, Ü., Reich, P. B., Sack, L., Villar, R.,

- Wang, H., & Wilf, P. (2017). Global climatic drivers of leaf size. *Science*, 357(6354), 917-921. <https://doi.org/10.1126/science.aal4760>
- Wright, I. J., & Westoby, M. (2002). Leaves at low versus high rainfall : Coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytologist*, 155(3), 403-416. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00479.x>
- Wright, I. J., Westoby, M., & Reich, P. (2002). Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span | Request PDF. *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2002.00689.x>
- Wright, Reich, Westoby, & Ackerly. (2004). *The worldwide leaf economics spectrum*. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Wu, J. (2017). Convergence in relationships between leaf traits, spectra and age across diverse canopy environments and two contrasting tropical forests. *New Phytologist* 214:1033–1048.
- Zimmermann, B., & Kohler, A. (2014). Infrared Spectroscopy of Pollen Identifies Plant Species and Genus as Well as Environmental Conditions. *PLOS ONE*, 9(4), e95417. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095417>

8. Annexe

Annexe A : Données brutes

Code	Origine	Genre	Especie	Auteur	Date	Pays	Localisation	Longitude_etiquette	Recolteur	Determinavit	Poids_sec_g	leaf_area_cm2	SLA_dry_cm2_g
1	ALF035108	ALF	Combretum	nigricans	Lepr. ex Guill. & Perr.	1966-09-26	Sénégal	Vélingara-Tambacounda	A. K. Diallo	J.P. Lebrun	0.235200000	15.7433333	66.93594
2	ALF035109	ALF	Combretum	nigricans	Lepr. ex Guill. & Perr.	1965-05-17	Sénégal	Kanémeré	Folius	J.P. Lebrun	0.253033333	27.0323333	106.83309
3	ALF035132	ALF	Combretum	nigricans	Lepr. ex Guill. & Perr.	1966-07-01	Niger	Toukounous	Dr. Bartha	J.P. Lebrun	0.050033333	5.6853333	113.63091
4	ALF035133	ALF	Combretum	nigricans	Lepr. ex Guill. & Perr.	1964-08-21	Tchad	Nord est Bédïol	Audru J.	J.P. Lebrun	0.110533333	8.4663333	76.59530
5	ALF035136	ALF	Combretum	nigricans	Lepr. ex Guill. & Perr.	1966-04-20	Sénégal	Casamance (km 10 piste Kolda-Pata)	M. Mosnier	J.P. Lebrun	0.271400000	29.1002000	107.22255
6	ALF035148	ALF	Combretum	paniculatum	Vent.	1975-03-11	Burkina Faso	station d'élevage bord mariogt Karma	Cuisance	J.P. Lebrun	1.491433333	77.5530000	51.99897
7	ALF035152	ALF	Combretum	molle	R. Br. ex C. Don	1967-10-27	Cameroun	Ngaoundéré – Wakwa	J. Piot	J.P. Lebrun	0.559200000	35.9335000	64.25876
8	ALF035155	ALF	Combretum	molle	R. Br. ex C. Don	1962-12-04	République centrafricaine	Route Niem	G. Boudet	J.P. Lebrun	0.462500000	34.7980000	75.23892
9	ALF035156	ALF	Combretum	molle	R. Br. ex C. Don	1962-12-18	Tchad	Moussafoyo	Mosnier	J.P. Lebrun	0.272700000	24.6613333	90.43393
10	ALF035158	ALF	Combretum	molle	R. Br. ex C. Don	1959-11-02	Burkina Faso	Samandini	Boudet	J.P. Lebrun	0.429400000	26.2785000	61.19918
11	ALF035159	ALF	Combretum	micranthum	C.Don	1965-08-29	Sénégal	Thioump	Audru	Audru Riv J.P. Lebrun	0.051533333	7.0886667	128.10643
12	ALF035160	ALF	Combretum	micranthum	C.Don	1963-09-19	Niger	Entre Tahoua et Sanam	P.D.F.	J.P. Lebrun	0.048200000	6.6240000	137.42739
13	ALF035164	ALF	Combretum	molle	R. Br. ex C. Don	1980-09-18	Niger	Caya-Maljourou	Saadou et Garba	J.P. Lebrun	0.106400000	8.8421667	82.79182
14	ALF035165	ALF	Combretum	molle	R. Br. ex C. Don	1965-01-21	Mali	Plateau Ferrugimisk Bamako	Boudet	J.P. Lebrun	0.125066667	8.8958333	71.12873
15	ALF035166	ALF	Combretum	micranthum	C.Don	1964-07-10	Sénégal	Vélingara [Poulfasi]	Folius	Folius vu par Lebrun	0.025066667	4.1690000	166.31649
16	ALF035167	ALF	Combretum	micranthum	C.Don	1966-01-18	Sénégal	Lof	J. AUDRU		0.093325000	13.1451750	140.85374
17	ALF035168	ALF	Combretum	micranthum	C.Don	1950-01-01	Mali	zone de Nampala	Pagot	J.P. Lebrun	0.048675000	5.2097500	107.03133
18	ALF035169	ALF	Combretum	micranthum	C.Don	1963-02-05	Niger	Médié [Amédih]	Ceyre de Fabriques	J.P. Lebrun	0.076700000	7.2800000	94.91525
19	ALF035174	ALF	Combretum	racemosum	P. Beauv.	1965-02-27	Tchad	Affluent du Logone à Bakoro. Gites aux Clossin.	Docteur Gruvel	J.P. Lebrun	0.097400000	11.0606667	113.55921
20	ALF035176	ALF	Combretum	racemosum	P. Beauv.	1966-05-01	Répub. Tchad	Bouar	J.C. Bille	J.P. Lebrun	NA	NA	NA
21	ALF035177	ALF	Combretum	racemosum	P. Beauv.	1963-02-01	République centrafricaine	Route Bozoum	Bille	G. Boudet – J.P. Lebrun	0.169500000	16.4740000	97.36308
22	ALF035188	ALF	Combretum	tomentosum	C. Don	1965-06-07	Sénégal	Kidougou	Folius	J.P. Lebrun	0.129125000	12.3217500	95.42498
23	ALF035189	ALF	Combretum	tomentosum	C. Don	1985-02-17	Sénégal	7km au Nord de Kidougou	H. Gillet	J.P. Lebrun	0.077433333	7.8330000	101.15799
24	ALF035190	ALF	Combretum	tomentosum	C. Don	1961-01-21	Mali	Plateau Ferrugimisk Bamako	Boudet		0.101580000	7.8250000	77.03288

leaf_thickness_µm	Petiole	N_feuilles	Latitude	Longitude	Y_dec	X_dec	ECO_NAME	Year	Month	Prec_moy_annuelle	Prec_recolte	Tavg_moy_annuelle	Tavg_recolte
148.66667	oui		3 N 13° 20' 0"	W 13° 46' 0"	13.333333333	-13.766666667	West Sudanian savanna	1966	9	832	207	27.29200	26.74000
121.22222	oui		3 N 12° 53' 0"	W 12° 1' 0"	12.883333333	-12.016666667	West Sudanian savanna	1965	5	1003	40	28.00733	32.06800
126.88889	oui		3 N 14° 30' 30"	E 3° 1' 54"	14.508333333	3.298333333	Sahelian Acacia savanna	1966	7	309	100	29.29000	29.96600
147.00000	non		3 N 8° 23' 20"	E 17° 1' 34"	8.388888889	17.026111111	East Sudanian savanna	1964	8	1055	269	27.30233	25.71600
157.20000	oui		5 N 12° 45' 0"	W 15° 30' 0"	12.750000000	-15.500000000	Guinean forest-savanna mosaic	1966	4	1040	0	26.79400	28.50000
193.66667	oui		3 N 11° 27' 32"	W 5° 1' 22"	11.458888889	-5.022777778	West Sudanian savanna	1975	3	1002	10	27.45767	29.80400
274.66667	oui		2 N 7° 16' 37"	E 13° 35' 2"	7.276944444	13.583888889	Northern Congolian forest-savanna mosaic	1967	10	1516	130	21.97833	21.73200
264.50000	oui		2 N 6° 11' 58"	E 15° 13' 44"	6.199444444	15.228888889	Northern Congolian forest-savanna mosaic	1962	12	1456	3	22.68067	23.18800
236.22222	oui		3 N 8° 50' 43"	E 18° 42' 36"	8.845277778	18.710000000	East Sudanian savanna	1962	12	1021	1	27.26500	25.62400
169.66667	oui		2 N 11° 27' 32"	W 4° 27' 35"	NA	NA	NA	1959	11	984	7	27.41567	27.48000
102.55556	oui		3 N 14° 46' 0"	W 16° 6' 0"	14.766666667	-16.100000000	West Sudanian savanna	1965	8	474	175	27.39733	27.88800
101.44444	oui		3 N 14° 53' 19"	E 5° 16' 9"	14.888611111	5.269166667	Sahelian Acacia savanna	1962	9	332	50	29.10333	29.59200
184.61111	non		6 N 11° 80' 40"	E 3° 27' 30"	12.344444444	3.458333333	West Sudanian savanna	1980	9	667	123	28.88933	27.36800
293.88889	oui		3 N 12° 39' 0"	W 8° 0' 0"	12.650000000	-8.000000000	East Sudanian savanna	1965	1	890	1	27.96933	24.80400
60.66667	oui		3 N 13° 9' 0"	W 14° 7' 0"	13.150000000	-14.116666667	West Sudanian savanna	1964	7	910	199	27.25933	27.26000
77.08333	oui		4 N 14° 21' 0"	W 14° 4' 0"	14.350000000	-14.066666667	West Sudanian savanna	1966	1	679	0	27.70833	24.10000
103.25000	oui		4 N 14° 21' 0"	W 14° 4' 0"	14.350000000	-14.066666667	West Sudanian savanna	1950	1	679	0	27.70833	24.10000
111.44444	oui		3 N 13° 35' 3"	E 9° 16' 35"	13.584166667	9.276388889	West Sudanian savanna	1963	2	353	0	27.82967	24.37600
119.44444	oui		3 N 8° 31' 51"	E 16° 14' 42"	8.530833333	16.245000000	East Sudanian savanna	1965	2	1091	0	26.65133	27.38400
NA		NA	5 N 5° 56' 2"	E 15° 35' 45"	5.933888889	15.595833330	Northern Congolian forest-savanna mosaic	1966	5	1460	157	23.68433	23.71600
106.16667	oui		4 N 6° 19' 9"	E 16° 22' 47"	6.319166667	16.379722222	Northern Congolian forest-savanna mosaic	1963	2	1367	8	24.69967	26.20000
159.16667	oui		4 N 12° 33' 5"	W 12° 10' 33"	12.551388889	-12.175833333	West Sudanian savanna	1965	6	1122	156	28.73067	29.55600
148.33333	oui		3 N 12° 33' 5"	W 12° 10' 33"	12.551388889	-12.175833333	West Sudanian savanna	1985	2	1122	0	28.73067	28.98000
228.73333	oui		5 N 12° 39' 0"	W 8° 0' 0"	12.650000000	-8.000000000	West Sudanian savanna	1961	1	890	1	27.96933	24.80400

Figure 35 - Table de données initiale incluant le code de la planche, la collection (Origine), le genre, l'espèce, l'auteur, la date de collection, le pays de récolte, la localisation de récolte, la latitude et la longitude annotées sur la planche, le récolteur, le déterminavit, le poids sec (g), la surface foliaire (cm²), la SLA (cm²/g), la présence des pétioles (« non » signifie qu'il manque au moins un pétiole dans les échantillons récoltés), le nombre de feuilles échantillonnées, la latitude et la longitude en DMS, de même en degrés décimaux (Y_dec, X_dec), l'écotéion (WWF) (ECO_NAME), l'année de récolte, le mois de récolte, la précipitation moyenne annuelle (somme des précipitations moyennes mensuelles provenant de WorldClim), la température moyenne annuelle (ces valeurs sont des moyennes de valeurs mensuelles issues de WorldClim), précipitation du mois de récolte et température du mois de récolte.

Annexe B : Retranscription de l'ensemble des informations des planches échantillonnées

Tableau 16 - Retranscription de l'ensemble des étiquettes des planches échantillonnées.

	Code	Origine	Genre	Espèce	Auteur	Date	Pays	Localisation	Latitude étiq	Longitude étiq	Récolteur	Determinavit
1	ALF035108	ALF	Combretum	nigricans	Lepr. ex Gu	26/09/66	Sénégal	Vélingara-Tambacounda			A. K. Diallo	J.P. Lebrun
2	ALF035109	ALF	Combretum	nigricans	Lepr. ex Gu	17/05/65	Sénégal	Kanémeré			Fotius	J.P. Lebrun
3	ALF035132	ALF	Combretum	nigricans	Lepr. ex Gu	1/07/66	Niger	Toukounous			Dr. Bartha	J.P. Lebrun
4	ALF035133	ALF	Combretum	nigricans	Lepr. ex Gu	21/08/64	Tchad	Nord est Bédiol			Audru J.	J.P. Lebrun
5	ALF035136	ALF	Combretum	nigricans	Lepr. ex Gu	20/04/66	Sénégal	Casamance (km 10 piste Kolda-Pata			M. Mosnier	J.P. Lebrun
6	ALF035148	ALF	Combretum	paniculatum	Vent.	11/03/75	Burkina Faso	station d'élevage bord mariogt Karn			Cuisance	J.P. Lebrun
7	ALF035152	ALF	Combretum	molle	R. Br. ex G. I	27/10/67	Cameroun	Ngaoundéré - Wakwa			J. Piot	J.P. Lebrun
8	ALF035155	ALF	Combretum	molle	R. Br. ex G. I	4/12/62	République	Route Niem			G. Boudet	J.P. Lebrun
9	ALF035156	ALF	Combretum	molle	R. Br. ex G. I	18/12/62	Tchad	Moussafoyo			Mosnier	J.P. Lebrun
10	ALF035158	ALF	Combretum	molle	R. Br. ex G. I	2/11/59	Burkina Faso	Samandéni			Boudet	J.P. Lebrun
11	ALF035159	ALF	Combretum	micranthum	G.Don	29/08/65	Sénégal	Thioump			Audru	Audru rév J.
12	ALF035160	ALF	Combretum	micranthum	G.Don	19/09/62	Niger	Entre Tahoua et Sanam			P.D.F.	J.P. Lebrun
13	ALF035164	ALF	Combretum	molle	R. Br. ex G. I	18/09/80	Niger	Gaya-Malgorou			Saadou et G	J.P. Lebrun
14	ALF035165	ALF	Combretum	molle	R. Br. ex G. I	21/01/65	Mali	Plateau Ferrugmisé Bamako			Boudet	J.P. Lebrun
15	ALF035166	ALF	Combretum	micranthum	G.Don	10/07/64	Sénégal	Vélingara [Poufass]			Fotius	Fotius vu pa
16	ALF035167	ALF	Combretum	micranthum	G.Don	18/01/66	Sénégal	Lof			J. AUDRU	
17	ALF035168	ALF	Combretum	micranthum	G.Don	1/01/50	Mali	zone de Nampala			Pagot	J.P. Lebrun
18	ALF035169	ALF	Combretum	micranthum	G.Don	5/02/63	Niger	Médik [Amedidh]			Ceyre de Fal	J.P. Lebrun
19	ALF035174	ALF	Combretum	racemosum	P. Beauv.	27/02/65	Tchad	Affluent du Logone à Baikoro. Gites			Docteur Gr	J.P. Lebrun
20	ALF035176	ALF	Combretum	racemosum	P. Beauv.	1/05/66	République	Bouar			J.C. Bille	J.P. Lebrun
21	ALF035177	ALF	Combretum	racemosum	P. Beauv.	1/02/63	République	Route Bozoum			Bille	G. Boudet -
22	ALF035188	ALF	Combretum	tomentosum	G. Don	7/06/65	Sénégal	Kédougou			Fotius	J.P. Lebrun
23	ALF035189	ALF	Combretum	tomentosum	G. Don	17/02/85	Sénégal	7km au Nord de Kédougou			H. Gillet	J.P. Lebrun
24	ALF035190	ALF	Combretum	tomentosum	G. Don	21/01/61	Mali	Plateau Ferrugmisé Bamako			Boudet	
25	ALF035457	ALF	Combretum	glutinosum	Perr. ex DC.	20/07/64	Tchad	Am Sélep			Gaston André	
26	ALF035460	ALF	Combretum	glutinosum	Perr. ex DC.	19/09/65	Sénégal	Savoigne			Audru. J.	J.P. Lebrun
27	ALF035461	ALF	Combretum	glutinosum	Perr. ex DC.	19/07/66	Tchad	Adré			A. Gaston	J.P. Lebrun
28	ALF035463	ALF	Combretum	glutinosum	Perr. ex DC.	18/11/64	Niger	Zinder - Gourré			Peyre de Fal	J.P. Lebrun
29	ALF035468	ALF	Combretum	glutinosum	Perr. ex DC.	7/09/65	Sénégal	Diandième			M. Mosnier	J.P. Lebrun
30	ALF035469	ALF	Combretum	glutinosum	Perr. ex DC.	28/08/88	Mali	Alamsoa			Enha Ag Sid	J.P. Lebrun
31	ALF035471	ALF	Combretum	glutinosum	Perr. ex DC.	24/11/64	Tchad	Miltou			Audru	J.P. Lebrun
32	ALF035478	ALF	Combretum	grandifloru	G. Don	14/09/65	Côte d'Ivoire	Sipilou			G. Boudet	G. Boudet
33	ALF035509	ALF	Combretum	collinum	Fresen.	11/12/62	République	Ngou			Bordet - Bill	J.P. Lebrun
34	ALF035513	ALF	Combretum	collinum	Fresen.	28/02/58	Mali	Satouba			Boudet	
35	ALF035514	ALF	Combretum	collinum	Fresen.	16/06/65	Sénégal	Kanémeré			Fotius	J.P. Lebrun
36	ALF035515	ALF	Combretum	collinum	Fresen.	18/05/65	Sénégal	Kanémeré			Fotius	J.P. Lebrun
37	ALF035517	ALF	Combretum	collinum	Fresen.	19/11/66	Sénégal	Cartes de Vélingara- Tambacounda			A. K. Diallo	J.P. Lebrun
38	ALF035518	ALF	Combretum	collinum	Fresen.	NA	République	Bouar			Audru. J.	J.P. Lebrun
39	ALF039687	ALF	Combretum	adenogoni	Steud. ex A.	16/11/70	Mali	Yanfolila/ Marigot			ELLENBERG	J.P. Lebrun
40	ALF039688	ALF	Combretum	adenogoni	Steud. ex A.	NA	Burkina Faso		N 12° 30' 0" W 1° 40' 0"		ELLENBERG	J.P. Lebrun
41	ALF039693	ALF	Combretum	adenogoni	Steud. ex A.	1/03/80	République	Koumbala			Peyre de Fal	J.P. Lebrun
42	ALF039694	ALF	Combretum	adenogoni	Steud. ex A.	26/04/77	Côte d'Ivoire	Kakpin			Peyre de Fabrègues	
43	ALF039696	ALF	Combretum	adenogoni	Steud. ex A.	5/12/62	RCA	Djibo			Boudet-Bille	
44	ALF039698	ALF	Combretum	aculeatum	Vent.	27/06/64	Tchad	Ba Illi			A.B.G.	J.P. Lebrun
45	ALF039700	ALF	Combretum	aculeatum	Vent.	19/09/63	Sénégal	Odioldou			Fotius	J.P. Lebrun
46	ALF039701	ALF	Combretum	aculeatum	Vent.	21/02/66	Sénégal	N' Délé (n'existe pas expédition réce			Audru	Audru
47	ALF039702	ALF	Combretum	aculeatum	Vent.	16/10/62	Niger	Toukounous			P-D-F	J.P. Lebrun
48	ALF039703	ALF	Combretum	aculeatum	Vent.	18/08/58	Mauritanie	Aioun			Bordet	
49	ALF049760	ALF	Combretum	micranthum	G.Don	30/07/21			15.22631	-15.21126	Samantha B	Morgane De
50	ALF055300	ALF	Combretum	glutinosum	Perr ex. DC.	2/11/21			12.96749	-14.77713	Samantha B	Morgane De
51	ALF055301	ALF	Combretum	glutinosum	Perr ex. DC.	2/11/21			12.96742	-14.77707	Samantha B	Morgane De
52	ALF055305	ALF	Combretum	collinum	Fresen	3/11/21			12.81924	-14.88452	Samantha B	Morgane De
53	ALF055310	ALF	Combretum	collinum	Fresen	3/11/21			12.81924	-14.88452	Samantha B	Morgane De
54	ALF055320	ALF	Combretum	molle	R. Br. ex G. I	3/11/21			12.88195	-14.39261	Samantha B	Morgane De
55	ALF055329	ALF	Combretum	molle	R. Br. ex G. I	7/11/21			12.45268	-12.03431	Samantha B	Morgane De
56	ALF464	ALF	Combretum	nigricans	Lepr. Ex Gu	3/11/21			12.81924	-14.88452	Samantha B	Morgane De
57	ALF569	ALF	Combretum	micranthum	G.Don	7/11/21			12.45338	-12.04845	Samantha B	Morgane De
58	BR0000005	BR	Combretum	paniculatum	Vent.	22/12/98	Bénin	Pébé (Ouém N 6° 58' 0" E 2° 41' 0"			Ayichedehou M.	
59	BR0000005	BR	Combretum	paniculatum	Vent.	22/12/98	Bénin	Pébé (Ouém N 6° 58' 0" E 2° 41' 0"			Ayichedehou M.	
60	BR0000005	BR	Combretum	paniculatum	Vent.	9/11/89	Bénin	Pobé			Sokpon N.	
61	BR0000005	BR	Combretum	paniculatum	Vent.	10/02/88	Bénin	Nikki			Sinsin B.	
62	BR0000005	BR	Combretum	grandifloru	G.Don	17/08/89	Bénin	Pobé			Sokpon N.	
63	BR0000013	BR	Combretum	platypterum	(Welw.) Hute	27/11/48	DR Congo	Luki			Donis C.	
64	BR0000013	BR	Combretum	paniculatum	Vent.	31/08/57	DR Congo	Ancienne route Boma-Tshela. Dnas			Wagemans J.	
65	BR0000014	BR	Combretum	adenogoni	Steud. ex A.	2/04/54	DR Congo	Tukpwo			Gerard Ph.	
66	BR0000014	BR	Combretum	adenogoni	Steud. ex A.	15/01/49	DR Congo	Inimvua. Source Ake (prés) dans led			Micha M.	L. Liben
67	BR0000014	BR	Combretum	adenogoni	Steud. ex A.	7/11/85	DR Congo	Luiswishi			Malaisse F.	
68	BR0000014	BR	Combretum	adenogoni	Steud. ex A.	17/08/58	DR Congo	Mwene Djamba (Sandoa)			Risopoulos S.	
69	BR0000014	BR	Combretum	adenogoni	Steud. ex A.	26/09/62	DR Congo	Katanga. M. S 10° 20' 0" E 26° 11' 0"			Schmitz A.	L. Liben
70	BR0000014	BR	Combretum	adenogoni	Steud. ex A.	28/10/53	DR Congo	Kibora (vallee du la Lufira)			Van Oosten	
71	BR0000015	BR	Combretum	paniculatum	Vent.	7/11/58	DR Congo	Walikale. Habitat: Frange rivulaire à			Léonard A.	
72	BR0000015	BR	Combretum	paniculatum	Vent.	20/12/58	DR Congo	Walikale. Habitat: Frange rivulaire à			Uapaca	Léonard A.
73	BR0000015	BR	Combretum	paniculatum	Vent.	4/01/76	DR Congo	Haut-Zaire. Ituri. env. de Nduye			Lisowski S.	Lisowski S.
74	BR0000015	BR	Combretum	paniculatum	Vent.	23/11/76	DR Congo	Haut-Zaire. Banalia. île Ambala sur l'Aruwimi				
75	BR0000015	BR	Combretum	paniculatum	Vent.	15/06/59	DR Congo	Lekwa Dujgu			Deville A.	
76	BR0000015	BR	Combretum	platypterum	(Welw.) Hute	3/05/72	Ghana	Nsawam			Enti A.A.	
77	BR0000015	BR	Combretum	platypterum	(Welw.) Hute	10/07/50	Ghana	Kumasi			Darko K.O.	
78	BR0000015	BR	Combretum	platypterum	(Welw.) Hute	4/07/86	Cameroun	Yaoundé			Thomas D.W.	
79	BR0000015	BR	Combretum	platypterum	(Welw.) Hute	30/01/93	Gabon	Booué	N 0° 25' 0" E 11° 55' 0"		McPherson C.	Jongkind
80	BR0000015	BR	Combretum	platypterum	(Welw.) Hute	25/01/60	DR Congo	Kimbuanga			Compère P.	

81	BR0000015	BR	Combretum platypterum (Welw.) Hutch.	23/11/57	DR Congo	Titule			Gérard P.	
82	BR0000015	BR	Combretum platypterum (Welw.) Hutch.	22/06/61	DR Congo	Bambesa			Gérard P.	
83	BR0000015	BR	Combretum paniculatum Vent.	1/04/38	Ghana	Navrongo				
84	BR0000015	BR	Combretum paniculatum Vent.	10/02/88	Bénin	Sakabansi			Sinsin B.	
85	BR0000015	BR	Combretum paniculatum Vent.	28/03/90	Burkina Faso	Ouagadougou	N 12° 25' 0" W 1° 28' 0"		Van der Maesen L.J.G.	
86	BR0000015	BR	Combretum grandiflorum G.Don	7/11/68	Sénégal	Bignons – Tèndimann			Berhaut J.	
87	BR0000015	BR	Combretum grandiflorum G.Don	17/11/63	Sénégal	Santiaba Mandjak			Berhaut J.	
88	BR0000015	BR	Combretum grandiflorum G.Don	11/11/63	Sénégal	Diagoune			Berhaut J.	
89	BR0000015	BR	Combretum grandiflorum G.Don	11/12/63	Sénégal	Bignons – Tèndimann			Berhaut J.	
90	BR0000015	BR	Combretum grandiflorum G.Don	6/01/52	Guinée-Bissau	Garsene			Espirito Santo J.V.G.P.	
91	BR0000015	BR	Combretum grandiflorum G.Don	22/11/02	Liberia	Sarpo			C.C.H. Jongkind	
92	BR0000015	BR	Combretum grandiflorum G.Don	7/12/02	Liberia	Grand Bassa			Jongkind C.C.H.	
93	BR0000015	BR	Combretum grandiflorum G.Don	10/07/68	Liberia	Bendu			Jansen J.W.A.	
94	BR0000015	BR	Combretum grandiflorum G.Don	12/09/01	Côte d'Ivoire	Guiroutou			Jongkind C.C.H.	
95	BR0000015	BR	Combretum grandiflorum G.Don	27/02/59	Côte d'Ivoire	Sassandra	N 5° 0' 0" W 6° 15' 0"		Leeuwenberg A.J.M.	
96	BR0000015	BR	Combretum grandiflorum G.Don	1/11/55	Ghana	Benso			Andoh J.E.	
97	BR0000015	BR	Combretum latialatum Engl. & Diels	4/07/53	DR Congo	Bolinda			Gilbert G.C.	
98	BR0000015	BR	Combretum latialatum Engl. & Diels	1/12/20	DR Congo	env. de Pangi. Lac Tumba			Goossens V.G.	
99	BR0000015	BR	Combretum latialatum Engl. & Diels	NA	DR Congo	Wendji (Environs de Coquilhatville)			Lebrun J.	
100	BR0000015	BR	Combretum latialatum Engl. & Diels	NA	DR Congo	I.N.E.R.A., Yaligimba, Zone: Equateur			Lejeune C.	
101	BR0000015	BR	Combretum latialatum Engl. & Diels	9/03/75	DR Congo	Yangambi. près de la Mission catholique			Lisowski S.	
102	BR0000015	BR	Combretum collinum Fresen.	29/09/53	DR Congo	Yakuluku			Gérard P.	
103	BR0000015	BR	Combretum collinum Fresen.	26/07/54	DR Congo	Tukpwo			Gérard P.	
104	BR0000015	BR	Combretum collinum Fresen.	13/06/58	DR Congo	Tukpwo			Gérard P.	
105	BR0000015	BR	Combretum collinum Fresen.	1/01/46	DR Congo	Basape			Germain R.G.A.	
106	BR0000015	BR	Combretum collinum Fresen.	18/10/49	Burundi	entre Nyarunazi et Mukenge			Taton A.	
107	BR0000015	BR	Combretum collinum Fresen.	4/02/59	DR Congo	Mokambo – Mahagi			Deville A.	
108	BR0000015	BR	Combretum collinum Fresen.	18/05/05	DR Congo	Kotshi			Smeyers F.	
109	BR0000015	BR	Combretum collinum Fresen.	12/03/52	DR Congo	Mont-Hawa			Smeyers F.	
110	BR0000015	BR	Combretum collinum Fresen.	7/03/71	Burundi	Bururi. Rumonge. route de Bururi			Lewalle J.	
111	BR0000015	BR	Combretum collinum Fresen.	17/04/71	Burundi	Kirundo. Kanyinya. lac Rwhinda			Lewalle J.	
112	BR0000017	BR	Combretum adenogonium Steud. ex A.	3/05/66	Sénégal	Kédougou			Nongonierma A.	
113	LOUV000001	LOUV	Combretum molle R. Br. ex G. L.	NA					Georges Gil J. Kafurera	
114	LOUV000003	LOUV	Combretum latialatum Engl.	6/08/38	République	Yangambi – Plateau de l'Isalowe			Jean Louis J. Kafurera	
115	LOUV000005	LOUV	Combretum molle R. Br. ex G. L.	NA					Schmitz	
116	LOUV000009	LOUV	Combretum platypterum Welw.	6/06/38	Congo Belge	Yangambi			Jean Louis	
117	MPU115247	MPU	Combretum paniculatum Vent.	NA	Gambia	Albreda			[Perrotet] Pasch	
118	MPU123502	MPU	Combretum paniculatum Vent.	4/04/03	Bénin	Poto novo			Pasch	
119	MPU123503	MPU	Combretum racemosum P. Beauv.	16/08/92	Gabon	Ngounié			Wieringa J.J. Jongkind	
120	MPU123504	MPU	Combretum racemosum P. Beauv.	NA	Gambia				[Perrotet] Pasch	
121	MPU127287	MPU	Combretum glutinosum Perr. ex DC.	18/02/05	Senegal		N 15° 15' 0" W 16° 15' 0"		Louvet	
122	MPU127288	MPU	Combretum micranthum G.Don	1/09/72	Niger	Niamey				
123	MPU131116	MPU	Combretum nigricans Lepr. ex Gu	4/09/13	Bénin	Ketou-Ewé			J.F. Vayssieres	
124	MPU131116	MPU	Combretum nigricans Lepr. ex Gu	4/09/13	Bénin	Ketou-Ewé			J.F. Vayssieres	
125	MPU134150	MPU	Combretum glutinosum Perr. ex DC.	15/11/76	Burkina Faso		N 14° 40' 0" W 0° 30' 0"		B.M. Descoit Schäfer et C	
126	MPU134166	MPU	Combretum aculeatum Vent.	26/10/76	Burkina Faso		N 14° 40' 0" W 0° 30' 0"		B.M. Descoit Schäfer et C	
127	MPU134166	MPU	Combretum aculeatum Vent.	26/10/76	Burkina Faso		N 14° 40' 0" W 0° 30' 0"		B.M. Descoit Schäfer et C	
128	MPU134185	MPU	Combretum micranthum G.Don	21/09/76	Burkina Faso	Haute volta	N 14° 36' 0" W 0° 38' 0"		P.A. Schäfer	
129	MPU134186	MPU	Combretum aculeatum Vent.	30/05/05	Burkina Faso	Oursi	N 14° 32' 0" W 0° 32' 0"		P.A. Schäfer Schäfer	
130	MPU134219	MPU	Combretum micranthum G.Don	12/11/76	Burkina Faso	Oudalan	N 14° 52' 0" W 0° 20' 0"		B.M. Descoit Bernard Des	
131	MPU134219	MPU	Combretum micranthum G.Don	6/11/76	Burkina Faso		N 14° 23' 0" W 0° 17' 0"		P.A. Schäfer Bernard Des	
132	MPU134307	MPU	Combretum aculeatum Vent.	29/10/76	Burkina Faso	Mare d'Oursi	N 14° 30' 0" W 0° 30' 0"		B.M. Descoit Schäfer et C	
133	MPU134307	MPU	Combretum aculeatum Vent.	NA	Burkina Faso		N 14° 30' 0" W 0° 30' 0"		B.M. Descoit Schäfer et C	
134	MPU134307	MPU	Combretum aculeatum Vent.	NA	Burkina Faso	Mare d'Oursi	N 14° 30' 0" W 0° 30' 0"		B.M. Descoit Schäfer et C	
135	MPU134333	MPU	Combretum aculeatum Vent.	19/09/77	Burkina Faso	Dori	N 14° 40' 2" W 0° 32' 0"		B.M. Descoit Bernard Des	
136	MPU134333	MPU	Combretum aculeatum Vent.	5/11/76	Burkina Faso	Mare d'Oursi	N 14° 45' 0" W 0° 26' 0"		B.M. Descoit Bernard Des	
137	MPU134333	MPU	Combretum aculeatum Vent.	14/09/76	Burkina Faso		N 14° 40' 0" W 0° 26' 0"		P.A. Schäfer Bernard Des	
138	MPU134334	MPU	Combretum aculeatum Vent.	29/10/76	Burkina Faso	Dori	N 14° 30' 0" W 0° 30' 0"		B.M. Descoit Bernard Des	
139	MPU134334	MPU	Combretum aculeatum Vent.	26/10/76	Burkina Faso		N 14° 40' 0" W 0° 30' 0"		B.M. Descoit Bernard Des	
140	MPU134334	MPU	Combretum aculeatum Vent.	4/12/76	Burkina Faso	Oudalan	N 14° 34' 0" W 0° 29' 0"		P.A. Schäfer Bernard Des	
141	MPU134334	MPU	Combretum aculeatum Vent.	20/11/76	Burkina Faso	Dori	N 14° 32' 0" W 0° 28' 0"		B.M. Descoit Bernard Des	
142	MPU134334	MPU	Combretum glutinosum Perr. ex DC.	8/11/76	Burkina Faso	Oudalan	N 14° 35' 0" W 0° 40' 0"		B.M. Descoit Bernard Des	
143	MPU134335	MPU	Combretum glutinosum Perr. ex DC.	29/05/05	Burkina Faso	Mare d'Oursi	N 14° 35' 0" W 0° 40' 0"		Bernard Descoings	
144	MPU134336	MPU	Combretum micranthum G.Don	8/11/76	Burkina Faso	Oursi	N 14° 35' 0" W 0° 40' 0"		B.M. Descoit Bernard Des	
145	MPU134336	MPU	Combretum micranthum G.Don	30/10/76	Burkina Faso	Dori	N 14° 40' 0" W 0° 25' 0"		B.M. Descoit Bernard Des	
146	MPU134336	MPU	Combretum micranthum G.Don	4/12/76	Burkina Faso	Marigots	N 14° 34' 0" W 0° 29' 0"		P.A. Schäfer Bernard Des	
147	MPU134408	MPU	Combretum glutinosum Perr. ex DC.	8/11/76	Burkina Faso		N 14° 35' 0" W 0° 40' 0"		B.M. Descoit Schäfer et C	
148	MPU134408	MPU	Combretum glutinosum Perr. ex DC.	8/11/76	Burkina Faso		N 14° 35' 0" W 0° 40' 0"		B.M. Descoit Schäfer et C	
149	MPU134496	MPU	Combretum aculeatum Vent.	20/11/76	Burkina Faso		N 14° 32' 0" W 0° 28' 0"		B.M. Descoit Schäfer et C	
150	MPU134496	MPU	Combretum aculeatum Vent.	20/10/76	Burkina Faso	Oudalan	N 14° 32' 0" W 0° 28' 0"		B.M. Descoit Schäfer et C	
151	MPU134514	MPU	Combretum micranthum G.Don	14/09/77	Burkina Faso	Haute volta			B.M. Descoit Schäfer et C	
152	MPU408484	MPU	Combretum racemosum P. Beauv.	27/12/63	RCA	Obo			Bernard Descoings	
153	MPU408490	MPU	Combretum racemosum P. Beauv.	27/12/63	RCA	Zemio			Bernard Des O.Lachenau	
154	MPU408494	MPU	Combretum racemosum P. Beauv.	12/03/63	RCA	Route Bangui Damara			Bernard Des O.Lachenau	
155	MPU408497	MPU	Combretum racemosum P. Beauv.	12/03/63	RCA	Route Bangui Damara			Bernard Descoings	
156	MPU408531	MPU	Combretum latialatum Engl. ex Eng	14/07/62	Congo	Sangha	N 1° 20' 0" E 15° 30' 0"		Bernard Des O.Lachenau	
157	MPU408536	MPU	Combretum latialatum Engl. ex Eng	14/07/62	Congo	Sangha	N 1° 20' 0" E 15° 30' 0"		Bernard Des O.Lachenau	
158	MPU408537	MPU	Combretum latialatum Engl. ex Eng	26/07/61	Congo	Fort Rousset			Bernard Des O.Lachenau	
159	MPU408548	MPU	Combretum collinum Fresen.	31/12/63	RCA	Obo			Bernard Descoings	
160	MPU408583	MPU	Combretum collinum Fresen.	25/03/63	Tchad	Moundou			Bernard Descoings	

161	MPU408588	MPU	Combretum latialatum	Engl. ex Eng	25/03/63	Congo	Likouala		Bernard Descoings
162	P00269593	P	Combretum aculeatum	Vent.	29/08/59	Mali	Gao-Gourma. km 40 vers in Tillitt. D		C. Rossetti
163	P00519247	P	Combretum glutinosum	Perr. ex DC.	25/01/74	Burkina Fas	Rivière Sissili		B. Toutain J.P. Lebrun
164	P00519262	P	Combretum glutinosum	Perr. ex DC.	1/02/38	Burkina Fas	Batie		A. Aubrévil J.P. Lebrun
165	P00519269	P	Combretum glutinosum	Perr. ex DC.	28/08/88	Mali	Alamsu/Akomas (Ad. des I.) [Adrar		E. ag Sidiyer J.P. Lebrun
166	P00519282	P	Combretum glutinosum	Perr. ex DC.	11/03/60	Soudan	Kati		J. Raynal
167	P00519311	P	Combretum glutinosum	Perr. ex DC.	3/11/70	Mali	Yanfolila – 2 km W Bounouko		F. Ellenberg J.P. Lebrun
168	P00519341	P	Combretum aculeatum	Vent.	23/05/05	Burkina Fas	Oudalan-Tin Akof		F. Botté J.P. Lebrun
169	P00519366	P	Combretum aculeatum	Vent.	1/10/88	Mali	Entre Ségou N 13° W 6°		
170	P00523515	P	Combretum nigricans	Lepr. ex Gu	29/09/96	Mali	Dioila Kolombada. à 5 km au S		A. Raynal-Roques
171	P00523572	P	Combretum micranthum	G.Don	10/11/68	Burkina Fas	Sud Sourou. région des mares		J.C. Bille J.P. Lebrun
172	P00525693	P	Combretum tomentosum	G.Don	13/10/43	Mali	Massif de Kita. ravin de Fodébougou		P. Jaeger
173	P00525699	P	Combretum tomentosum	G.Don	7/04/34	Mali	Kita		R. Dubois R.W.J. Keay
174	P00525701	P	Combretum tomentosum	G.Don	23/03/70	Mali	Kati Bamako N 12° 39' 0" W 8° 0' 0"		N. Diarra J.P. Lebrun
175	P00525765	P	Combretum nigricans	Lepr. ex Gu	1/04/69	Burkina Fas	Sourou-Dalo		S. Ouattara
176	P00546811	P	Combretum adenogonium	Steud. ex A.	14/10/49				
177	P00933294	P	Combretum tomentosum	G.Don	19/03/56				
178	P00933297	P	Combretum racemosum	P. Beauv	31/03/56	Guinée fran	Vendon (Lalvé)		J.G. Adam
179	P00933316	P	Combretum platypterum	(Welw.) Hute	19/03/65	Libéria	Mt Nimba. piste Seka Valley. route ar		J.G. Adam
180	P00968643	P	Combretum molle	R.Br. ex G.D	4/07/84	Bénin	savane près N 8° 03' 00" E 0° 45' 00"		P.A. Schäfer
181	P01195358	P	Combretum racemosum	P. Beauv	1/01/70	République	Sud de la préfecture de Mbomou : N		A. Morel
182	P04027111	P	Combretum molle	R.Br. ex G.D	15/09/45	Sierra Leone	Monts Loma		P. Jaeger
183	P04027111	P	Combretum collinum	Fresen.	1/05/43	Mali	Massif du Kita : N Tyangara		P. Jaeger C. Jongkind
184	P04720576	P	Combretum glutinosum	Perr. ex DC.	19/09/65	Niger	W de Birmon		G. Rippstein J.P. Lebrun
185	P04720601	P	Combretum adenogonium	Steud. ex A.	2/12/49	Congo	Katanga		P. Duvigneaud
186	P04720609	P	Combretum adenogonium	Steud. ex A.	28/03/03	Centrafrique	Chari oriental (Pays de Snoussi). voy		A. Chevalier
187	P04720616	P	Combretum adenogonium	Steud. ex A.	1/09/57	Centrafrique	1 km N du Koukourou (Oubangui-C		J. Trochain
188	P04720720	P	Combretum glutinosum	Perr. ex DC.	4/03/74	Cameroun	2 km E Mon' N 9° 45' 0" E 14° 35' 00"		B. Satabie
189	P04720727	P	Combretum glutinosum	PHrr. Hx DC	25/01/66	Cameroun	Km 5 of road Mogodé-Mokolo		A.J.M. Leeuw L. Liben
190	P04720751	P	Combretum glutinosum	Perr. ex DC.	28/04/05	Cameroun	Maroua		A. Vaillant
191	P04720797	P	Combretum glutinosum	Perr. ex DC.	19/09/65	Sénégal	N Savaigne		J. Audru J.P. Lebrun
192	P04720817	P	Combretum glutinosum	Perr. ex DC.	8/09/68	Tchad	E N'Galo (c. Koumra)		A. Gaston J.P. Lebrun
193	P04721005	P	Combretum grandiflorum	G.Don	7/09/05	Guinée fran	Kouria et environs		A.J.B. Chevalier
194	P04721013	P	Combretum grandiflorum	G.Don	12/08/58	Sierra Leone	Nicol Brook just S of Nortright. open		F.A. Melville
195	P04721014	P	Combretum grandiflorum	G.Don	1/09/55	Sierra Leone	Njala		C.T. Pyne
196	P04721034	P	Combretum grandiflorum	G.Don	28/11/55	Guinée port	Suzana Catão		J.V.G. Espirit C. Jongkind
197	P04721035	P	Combretum grandiflorum	G.Don	29/10/55	Guinée port	entre Nova Lamego e Canjufa		J.V.G. Espirit C. Jongkind
198	P04721083	P	Combretum grandiflorum	G.Don	29/10/00	Côte d'Ivoire	San Pedro		G. Thoiré
199	P04721293	P	Combretum glutinosum	Perr. ex DC.	1/05/37	Mauritanie	Sud Tagant		A. Chevalier
200	P04721299	P	Combretum latialatum	Engl. & Diels	1/11/35	Centrafrique	Congo Belge : Yangambi		J.L.P. Louis C. Jongkind
201	P04721307	P	Combretum latialatum	Engl. & Diels	1/12/37	Congo belg	Kakenge		J.A.A. Gillard C. Jongkind
202	P04721310	P	Combretum latialatum	Engl. & Diels	11/07/36	Centrafrique	Mbaiki (Oubangui)		C. Tisserant
203	P04721314	P	Combretum latialatum	Engl. & Diels	1/08/44	Centrafrique	Mbaiki (Oubangui)		C. Tisserant
204	P04721324	P	Combretum latialatum	Engl. & Diels	4/04/05	Gabon	Lac Onangué. Ile Njégoné		H. Pobéguin L. Liben
205	P04721340	P	Combretum latialatum	Engl. & Diels	3/06/63	Gabon	Abanga. chantier C.E.F.A.		N. Hallé L. Liben
206	P04721341	P	Combretum latialatum	Engl. & Diels	12/03/27	Cameroun	Nyassi. bord de la Doumé		L. Hédil C. Jongkind
207	P04721365	P	Combretum latialatum	Engl. & Diels	1/08/39	Cameroun	Manga Eboko		H. Jacques-Félix
208	P04721373	P	Combretum latialatum	Engl. & Diels	1/06/17	Cameroun	Bassin du Mungo. entre Ndô et la ga		A.J.B. Cheva C. Jongkind
209	P04721374	P	Combretum latialatum	Engl. & Diels	1/06/17	Cameroun	Bassin du Mungo. entre Ndô et la ga		A.J.B. Cheva C. Jongkind
210	P04721376	P	Combretum latialatum	Engl. & Diels	15/06/75	Cameroun	Bayib Assibong. 12 km NNW Nguti		R. Letouzey R. Letouzey
211	P04721430	P	Combretum micranthum	G.Don	29/09/65	Sénégal	Thioump Sourou		J. Audru J.P. Lebrun
212	P04721529	P	Combretum micranthum	G.Don	3/06/52	Guinée Port	Cacine. entre Cacine et Guilege		J.V.G. Espirit C. Jongkind
213	P04721665	P	Combretum micranthum	G.Don	11/12/49	Nigeria	Kano division : by Katrina about 10		R.D. Meikle
214	P04721683	P	Combretum micranthum	G.Don	16/05/05	Niger	région de Say		Guiscafré C. Jongkind
215	P04721818	P	Combretum molle	R.Br. ex G.D	16/09/46	Cameroun	Forêt de Batie. savane en bordure. 1		R. Letouzey C. Jongkind
216	P04721827	P	Combretum molle	R.Br. ex G.D	16/11/73	Burkina Fas	Kayéro		B. Toutain J.P. Lebrun
217	P04721837	P	Combretum molle	R.Br. ex G.D	29/09/54	Ghana	3 miles NW of Sunson Vill Yendi-Ch		R. Rose-Innes
218	P04721838	P	Combretum molle	R.Br. ex G.D	1/04/34	Côte d'Ivoire	Bobo Dioulasso		
219	P04721848	P	Combretum molle	R.Br. ex G.D	13/12/65	Sierra Leone	Monts Loma		P. Jaeger
220	P04722161	P	Combretum molle	R.Br. ex G.D	29/09/63	Cameroun	Près Nianbaka (45 km NNW de Meiga		R. Letouzey R. Letouzey
221	P04722165	P	Combretum molle	R.Br. ex G.D	1/03/46	Cameroun	Banyo		A. Aubréville
222	P04722177	P	Combretum molle	R.Br. ex G.D	19/11/54	Nigeria	N Nigeria : Adamawa : Gidan-Anji Ku		M.G. Latilo
223	P04722299	P	Combretum nigricans	Lepr. ex Gu	29/09/72	Sénégal	Léona		J. Valenz J.P. Lebrun
224	P04722353	P	Combretum nigricans	Lepr. ex Gu	7/11/92	Guinée	80 km NE Boké (Wendou Barou)		M. Carrière J.P. Lebrun
225	P04722354	P	Combretum nigricans	Lepr. ex Gu	8/10/51	Sierra Leone	Kambaia. near F.G. border		D. Small
226	P04722361	P	Combretum nigricans	Lepr. ex Gu	3/05/75	Côte d'Ivoire	Boundiali		J. Audru J.P. Lebrun
227	P04877775	P	Combretum paniculatum	Vent.	1/02/45	Guinée	savane au pied du Nimba		R. Schnell
228	P04878503	P	Combretum nigricans	Lepr. ex Gu	5/11/73	Burkina Fas	Nord Pont Sissili		B. Toutain J.P. Lebrun
229	P04878523	P	Combretum micranthum	G.Don	12/03/74	Burkina Fas	Kayero		B. Toutain J.P. Lebrun
230	P04879116	P	Combretum platypterum	(Welw.) Hute	12/07/38	Congo Belg	Congo Belge : Yangambi – rive		J. Louis
231	P05044340	P	Combretum racemosum	P. Beauv	30/04/63	Sénégal	Région de Ziguinchor. Djibelor		J. Berhaut R. P. Berhaut
232	P05044389	P	Combretum racemosum	P. Beauv	1/01/52	Sénégal	Haka-Gouy		R. P. Berhaut R. P. Berhaut
233	P05044479	P	Combretum racemosum	P. Beauv	4/01/73	Cameroun	Bikok. 35 km SE Yaoundé		J.F. Villiers C. Jongkind
234	P05044483	P	Combretum racemosum	P. Beauv	9/01/87	Cameroun	SW Province N 4° 36' 0" E 9° 20' 0"		J. Nemba
235	P05044495	P	Combretum racemosum	P. Beauv	18/11/77	Togo	Sada bei Atakpamé. Gebüsch des Str		H. Ern
236	P05044501	P	Combretum racemosum	P. Beauv	24/01/53	Libéria	Massambolahun. 1 mile S of Bolahun		P.V. Konneh R. Letouzey
237	P05044542	P	Combretum racemosum	P. Beauv	20/01/78	Côte d'Ivoire	Bondoukou		J. César J.P. Lebrun
238	P05044685	P	Combretum tomentosum	G.Don	20/12/48	Guinée	Cercle de Labé		J.G. Adam
239	P05044790	P	Combretum tomentosum	G.Don	1/12/51	Sénégal	Ouassadou		J. Berhaut R.P. Barhaut
240	P05044827	P	Combretum tomentosum	G.Don	1/04/51	Sénégal	Niokolo-Koba		J. Berhaut

241	P05044839	P	Combretum tomentosum	G. Don	24/02/68	Sénégal	Djibanar (C. Sedhiou)		G. Boudet	
242	P05045002	P	Combretum platypterum (Welw.) Hutchins.		15/04/05	Angola	près Matadi. route par Nogui. km 18		A. Dacremont	
243	P05045011	P	Combretum platypterum (Welw.) Hutchins.		13/04/59	Congo	Nzovu. territ. Shabunda. prov. Kivu		A. Léonard	
244	P05045012	P	Combretum platypterum (Welw.) Hutchins.		20/02/59	Congo	route Kavumu – Walikale : territ. Kale		G. Troupin	
245	P05087758	P	Combretum paniculatum	Vent.	10/07/63	Sénégal	Basse Casamance : forêt de Boudié		J. Berhaut	C. Jongkind
246	P05087763	P	Combretum paniculatum	Vent.	17/04/58	Sénégal	Bao – Bolong (Keur Djibi)		H. Merlier	
247	P05087780	P	Combretum paniculatum	Vent.	3/05/05	Sénégal	Agazobil		J. Berhaut	R. P. Berhaut
248	P05087897	P	Combretum paniculatum	Vent.	15/04/58	Nigeria	Nigeria : Niger Prov.. Abuja. near		F.W.J. Keay	C. Jongkind
249	P05103742	P	Combretum racemosum	P. Beauv.	21/10/53	Sénégal	Sokone		J. Berhaut	R. P. Berhaut
250	P05103783	P	Combretum aculeatum	Vent.	14/07/59	Nigeria	Nigeria : Sokoto prov.. Sokoto. near		R.W.J. Keay	
251	P05103789	P	Combretum aculeatum	Vent.	13/07/66	Niger	Bouza			J.P. Lebrun
252	P05103829	P	Combretum aculeatum	Vent.	1/12/69	Niger	Bouza		G. Rippstein	J.P. Lebrun
253	P05103982	P	Combretum collinum	Fresen.	1/11/72	Mali	Waki (Est de Kimparana)		R. Demange	J.P. Lebrun
254	P05104034	P	Combretum racemosum	P. Beauv.	17/07/85	Congo	Plateau de Djambala. 200 km NE Brazzaville		G. Cusset	
255	P05104064	P	Combretum racemosum	P. Beauv.	4/04/71	Tchad	Forêt galerie de Koubao (c. Beina Marit)		A. Gaston	J.P. Lebrun
256	P05104442	P	Combretum aculeatum	Vent.	5/10/72	Cameroun	N Bagué (C. Makari)		A. Gaston	
257	P05104465	P	Combretum collinum	Fresen.	13/07/63	Sénégal	Basse Casamance : région de Sédhiou		J. Berhaut	Berhaut
258	P05104495	P	Combretum collinum	Fresen.	24/11/66	Sénégal	N du village de Faka		A.K. Diallo	J.P. Lebrun
259	P05104673	P	Combretum collinum	Fresen.	28/04/50	Nigeria	prov. Niger. distr; Bida : Mokwa		R.W.J. Keay	C. Jongkind
260	P05104708	P	Combretum collinum	Fresen.	5/11/75	Burkina Faso	Zahré Nord. 10 km NE Tiebele		D. Klein	J.P. Lebrun
261	P0510605	P	Combretum paniculatum	Vent.	16/01/50	Centrafrique	Boukoko		C. Tisserant	C. Jongkind
262	P05150285	P	Combretum platypterum (Welw.) Hutchins.		1/04/36	Guinée	env. de Macenta		H. Jacques-Félix	
263	P05150349	P	Combretum nigricans	Lepr. ex Gu.	31/10/68	Niger	6 km E Koumari (c. Bagaroua)		G. Bioudet	J.P. Lebrun
264	P05150364	P	Combretum platypterum (Welw.) Hutchins.		15/04/50	Nigeria	near Ibadan		R.D. Meikle	
265	P05150372	P	Combretum platypterum (Welw.) Hutchins.		24/06/52	Nigeria	SE Nigeria : Ogoja prov.. Ikom distr..		M.G. Latilo	
266	P05150396	P	Combretum nigricans	Lepr. ex Gu.	4/07/80	Centrafrique	Sakola		Carroll	Hou J.P. Lebrun
267	P05150472	P	Combretum paniculatum	Vent.	25/10/69	Mali	km 25 W Fana		G. Boudet	J.P. Lebrun
268	P05150558	P	Combretum paniculatum	Vent.	1/07/67	Tchad	Fort-Lamy		J. Maley	A. Geerling
269	P05150621	P	Combretum paniculatum	Vent.	16/02/53	Centrafrique	Boukoko		C. Tisserant	C. Jongkind
270	P05150940	P	Combretum nigricans	Lepr. ex Gu.	23/09/61	Sénégal	Casamance		J.G. Adam	
271	P05210510	P	Combretum collinum	Fresen.	6/05/77	Cameroun	P.N. de la Benoué. buffle noir		C. Geerling	L. Liben
272	P05210514	P	Combretum collinum	Fresen.	31/08/64	Cameroun	près Kaeie		R. Letouzey	R. Letouzey
273	P05210913	P	Combretum collinum	Fresen.	21/08/64	Cameroun	près Forlami. 20 km E Maroua		M. Biholong	L. Liben
274	P05211162	P	Combretum collinum	Fresen.	6/07/64	Tchad	km 54 F.A. Koumra		J. Audru	J.P. Lebrun
275	P05211175	P	Combretum collinum	Fresen.	9/04/72	Ghana	Branam / Est de Samele		G. Rippstein	J.P. Lebrun
276	P05211191	P	Combretum collinum	Fresen.	27/11/84	Côte d'Ivoire	Niéllé		D. Dulieu	J.P. Lebrun
277	P05211600	P	Combretum collinum	Fresen.	8/05/70	Centrafrique	Vakaja pref. N 9° 08' 00' E 21° 53' 00'		P.H. Hamilt	C. Jongkind
278	P05211609	P	Combretum collinum	Fresen.	1/05/05	Congo	Panzi. Haut Kwango		P. Duvignea	C. Jongkind
279	P05211863	P	Combretum platypterum (Welw.) Hutchins.		31/05/71	Gabon	40 km E Libreville		M.G. Gilles	

Annexe C : Récapitulatif des conditions environnementales de récolte.

Tableau 17 - Récapitulatif de la répartition latitudinale en degrés décimaux des conditions climatiques (précipitations moyennes annuelles et températures moyennes annuelles), de l'année de récolte et du type de végétation espèce par espèce des espèces échantillonnées.

	Répartition latitudinale en degrés décimaux	Précipitation moyenne annuelle (mm)	Température moyenne annuelle (°C)	Années de récolte
<i>C. aculeatum</i>	10 - 17	100-900	26.5-30	1900 -1990
<i>C. adenogonium</i>	-15 - 15	600 - 2000	20 - 30	1900 - 2000
<i>C. collinum</i>	-15 - 15	200 - 1800	16 - 30	1900 - 2021
<i>C. glutinosum</i>	8 - 20	75-1200	23 - 30	1900 - 2021
<i>C. grandiflorum</i>	4 - 13	1000 - 3500	23 - 27	1900 - 2002
<i>C. latialatum</i>	-10 - 10	1000 - 2800	22 - 28	1905 - 2020
<i>C. micranthum</i>	11 – 15.5	300 - 2600	26 - 30	1905 - 2021
<i>C. molle</i>	6 - 13	500 - 3000	21 - 29	1930 - 2021
<i>C. nigricans</i>	4 – 18	200 - 3050	24 - 30	1950 - 2021
<i>C. paniculatum</i>	-5 - 16	300 - 2000	18 - 30	1900 - 2000
<i>C. platypterum</i>	-8 – 10	1000 - 2800	21 - 27	1900 - 2000
<i>C. racemosum</i>	-5 - 15	220 - 3000	23 - 30	1950 - 1995
<i>C. tomentosum</i>	11 – 13.5	800 - 1800	22 - 29	1934 - 1985

La plus ancienne planche date de 1900 et la plus récente de 2021 (Annexe - Figure 36).

Distribution temporelle de l'année de récolte

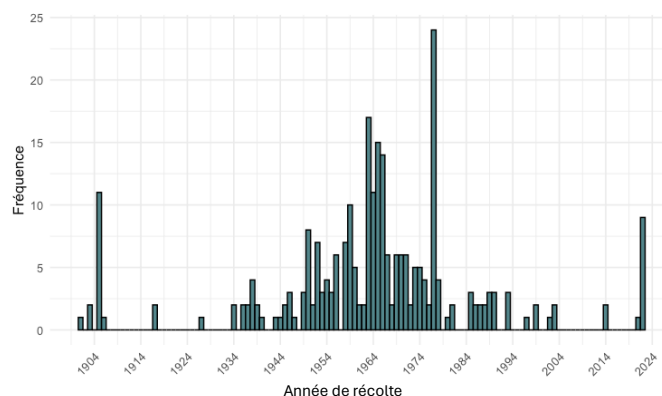


Figure 36 - Distribution temporelle de l'année de récolte des planches échantillonnées.

Visualisation de l'entièreté des longueurs d'onde du spectre de chaque espèce.

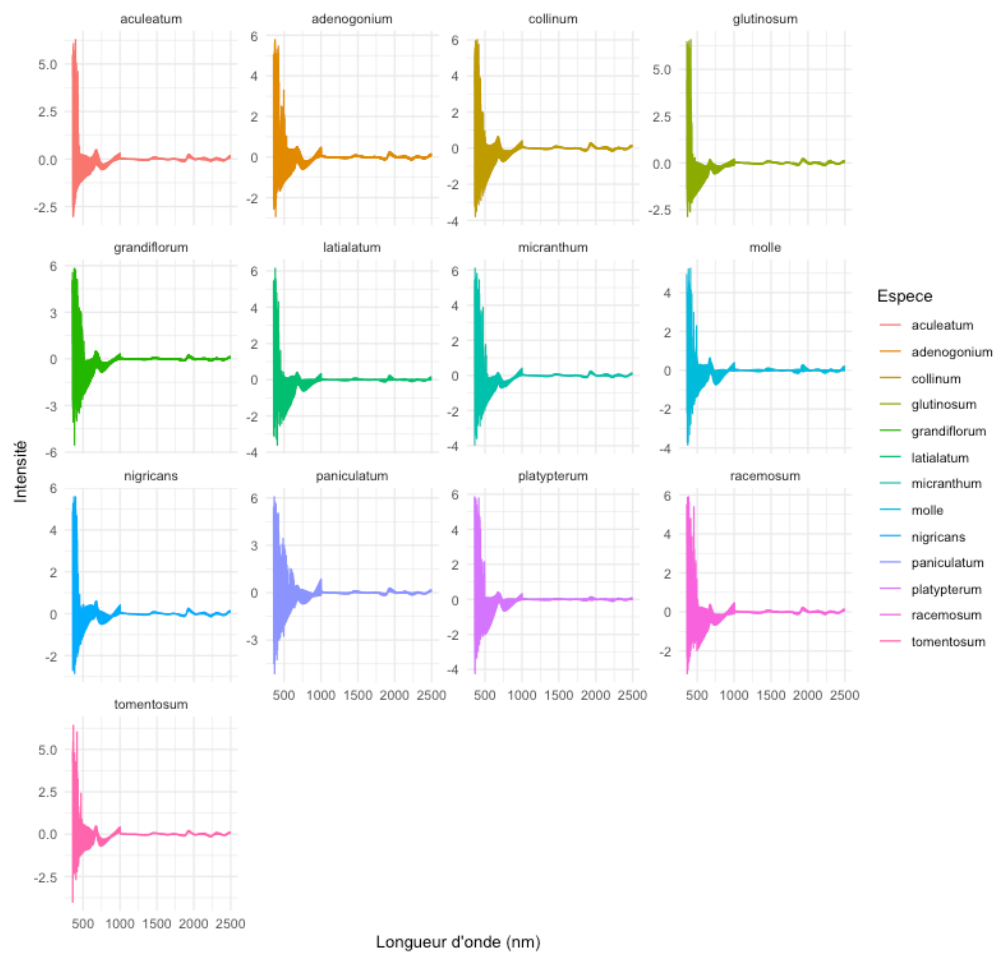


Figure 37 - Spectre entier (350µm – 2150 µm) propre à chaque espèce.

	eigenvalue	percentage of variance	cumulative percentage of variance
comp 1	3.810723e+02	4.446585e+01	44.46585
comp 2	1.369935e+02	1.598524e+01	60.45109
comp 3	9.634525e+01	1.124215e+01	71.69324
comp 4	5.956752e+01	6.950702e+00	78.64394
comp 5	5.107906e+01	5.960217e+00	84.60416
comp 6	4.227903e+01	4.933376e+00	89.53754
comp 7	2.872583e+01	3.351906e+00	92.88944
comp 8	1.561289e+01	1.821808e+00	94.71125
comp 9	1.133896e+01	1.323099e+00	96.03435
comp 10	7.793193e+00	9.093574e-01	96.94371
comp 11	5.462198e+00	6.373627e-01	97.58107
comp 12	4.952224e+00	5.778557e-01	98.15893
comp 13	3.093890e+00	3.610140e-01	98.51994
comp 14	1.768530e+00	2.063629e-01	98.72630
comp 15	1.646535e+00	1.921278e-01	98.91843
comp 16	1.378475e+00	1.608489e-01	99.07928
comp 17	1.083165e+00	1.263903e-01	99.20567
comp 18	8.772967e-01	1.023683e-01	99.30804
comp 19	6.608820e-01	7.711575e-02	99.38515
comp 20	4.959582e-01	5.787143e-02	99.44302
comp 21	4.459813e-01	5.203982e-02	99.49506
comp 22	3.919414e-01	4.573412e-02	99.54080
comp 23	3.472151e-01	4.051518e-02	99.58131
comp 24	2.975945e-01	3.472514e-02	99.61604
comp 25	2.560282e-01	2.987493e-02	99.64591
comp 26	2.152517e-01	2.511689e-02	99.67103
comp 27	2.024803e-01	2.362663e-02	99.69466
comp 28	1.703162e-01	1.987354e-02	99.71453
comp 29	1.584454e-01	1.848838e-02	99.73302
comp 30	1.377519e-01	1.607373e-02	99.74909
comp 31	1.240850e-01	1.447899e-02	99.76357
comp 32	1.139151e-01	1.329231e-02	99.77686
comp 33	1.077716e-01	1.257545e-02	99.78944
comp 34	1.033192e-01	1.205592e-02	99.80150

Figure 40 - Résultat cumulatif du pourcentage de variance explicatif composante par composante.

Annexe E : Tableau récapitulatif des masses et surfaces foliaires espèce par espèce

Tableau 18 - Récapitulatif des valeurs massiques sèches espèce par espèce.

	Moyenne masse (g)	Minimum masse (g)	Maximum masse (g)
<i>C. aculeatum</i>	0.018 ± 0.015	0.003	0.056
<i>C. micranthum</i>	0.061 ± 0.049	0.011	0.216
<i>C. latialatum</i>	0.071 ± 0.059	0.013	0.199
<i>C. racemosum</i>	0.133 ± 0.139	0.021	0.503
<i>C. nigricans</i>	0.203 ± 0.119	0.050	0.600
<i>C. platypterum</i>	0.224 ± 0.120	0.023	0.479
<i>C. tomentosum</i>	0.249 ± 0.189	0.057	0.641
<i>C. grandiflorum</i>	0.268 ± 0.120	0.123	0.485
<i>C. molle</i>	0.280 ± 0.162	0.061	0.609
<i>C. collinum</i>	0.307 ± 0.173	0.065	0.841
<i>C. adenogonium</i>	0.357 ± 0.193	0.165	0.713
<i>C. paniculatum</i>	0.365 ± 0.327	0.018	1.491
<i>C. glutinosum</i>	0.384 ± 0.237	0.088	1.197

Tableau 19 - Récapitulatif des valeurs de surfaces foliaires espèce par espèce.

	Moyenne surface foliaire (cm ²)	Minimum surface foliaire (cm ²)	Maximum surface foliaire (cm ²)
<i>C. aculeatum</i>	1.87 + 1.22	0.58	4.59
<i>C. micranthum</i>	6.62 + 4.90	0.80	18.40
<i>C. latialatum</i>	10.28 + 7.69	1.93	28.12
<i>C. racemosum</i>	13.58+ 11.50	2.46	53.04
<i>C. nigricans</i>	18.57+12.10	5.69	61.02
<i>C. glutinosum</i>	22.18+15.73	4.33	80.92
<i>C. tomentosum</i>	22.79+19.60	5.55	60.06
<i>C. molle</i>	24.81+13.80	4.06	53.95
<i>C. collinum</i>	25.66+14.73	7.16	74.62
<i>C. grandiflorum</i>	29.76+18.94	9.94	93.50
<i>C. platypterum</i>	31.37+15.59	3.33	66.10
<i>C. adenogonium</i>	31.43.14.35	12.70	51.11
<i>C. paniculatum</i>	36.98+36.70	1.58	181.03

Annexe F: Résultats des comparaisons par paires des traits morphologiques

Tableau 20 - Compact Letter Display des Comparaisons Pairwise entre les Espèces pour les Variables $\text{Log}(\text{SLA})$ et $\text{Log}(\text{Épaisseur Foliaire})$. Les lettres différentes indique des différences significatives.

Espèces	Compact letter display $\text{log}(\text{SLA cm}^2/\text{g})$	Compact letter display log (épaisseur foliaire μm)
C. aculeatum	abc	abc
C. adenogonium	cd	bc
C. collinum	d	bc
C. glutinosum	e	d
C. grandiflorum	bcd	abc
C. latialatum	f	aef
C. micranthum	bcd	f
C. molle	ad	c
C. nigricans	cd	bcf
C. paniculatum	cd	bce
C. platypterum	bf	bf
C. racemosum	cf	af
C. tomentosum	cd	cd

Annexe G : Figures complémentaires

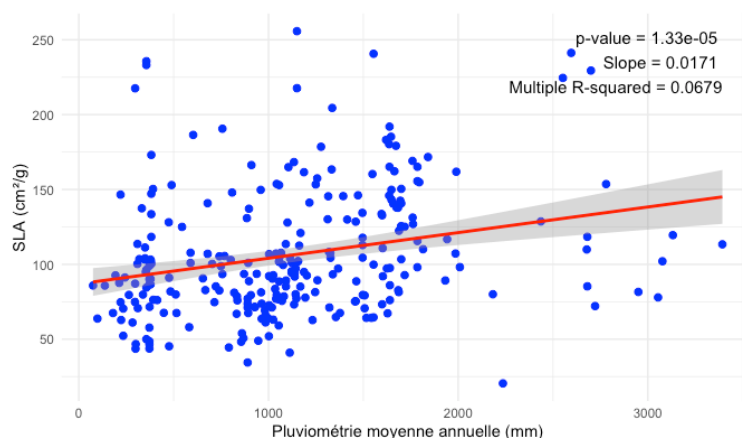


Figure 38 - Diagramme de dispersion montrant la relation entre la SLA (cm^2/g) sans valeur aberrante et de pluviométrie moyenne annuelle (mm). La régression linéaire est représentée par une ligne rouge et l'intervalle de confiance est représenté en gris. L'exclusion de la valeur aberrante n'a pas amélioré les résultats de la régression linéaire.

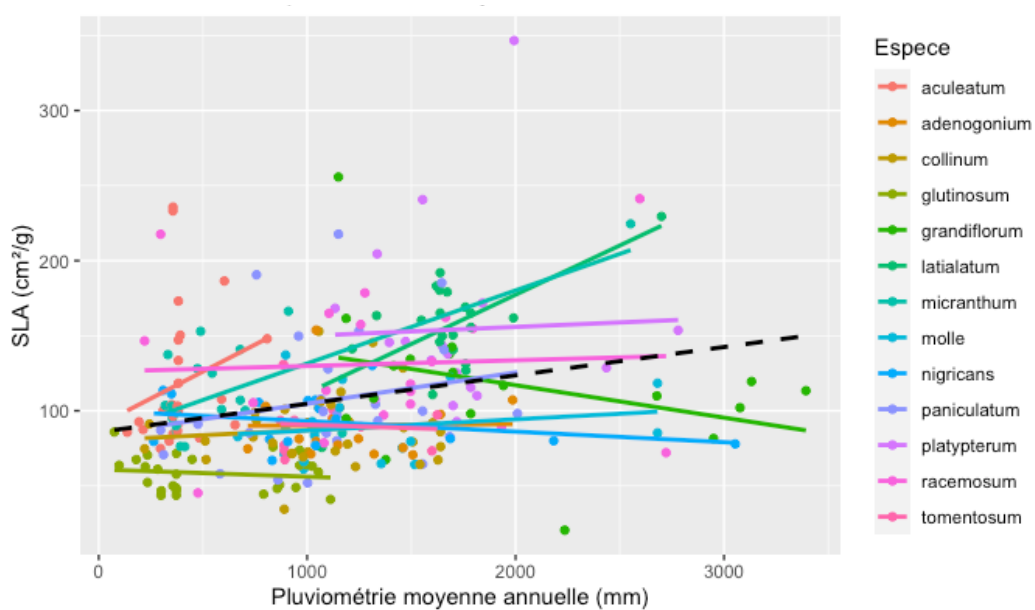


Figure 39 – Régression linéaire multiple entre la SLA (cm^2/g) et l'épaisseur foliaire (μm). En pointillés noirs, la régression linéaire toutes espèces confondues.

Résumé : Analyse des traits foliaires de *Combretum* sp. à partir d'herbiers, sur un gradient climatique couvrant l'Afrique de l'Ouest et l'Afrique centrale

Les changements climatiques influencent fortement les écosystèmes forestiers dans le monde, particulièrement en Afrique où la hausse des températures dépasse la moyenne mondiale. Comprendre la vulnérabilité des espèces nécessite une bonne connaissance de leurs stratégies et des traits fonctionnels qui les sous-tendent. Ces traits, définis comme des caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques d'un organisme, influencent sa capacité d'adaptation et/ou ses effets sur l'écosystème. L'évaluation de ces traits sur le terrain est souvent fastidieuse et coûteuse. Les herbiers offrent à cet égard une alternative intéressante et constituent des bases de données fiables pour étudier certains traits.

Ce mémoire a pour objectif l'évaluation des traits fonctionnels foliaires (surface foliaire spécifique (SLA), épaisseur foliaire, réflectance dans le proche infra-rouge) sur treize espèces du genre *Combretum* Loefl. le long d'un gradient climatique en Afrique de l'Ouest et Afrique centrale, sur base d'herbiers. La SLA et l'épaisseur foliaire sont liées à la capacité photosynthétique et à la stratégie d'acquisition de ressources des plantes, tandis que la spectrométrie proche-infrarouge reflète la composition chimique des feuilles. Plus précisément, les sous-objectifs de ce mémoire sont d'évaluer l'impact intra- et interspécifique des traits foliaires ainsi que l'impact du gradient pluviométrique, latitudinal et de températures sur ces traits.

Au total, 1050 feuilles provenant de 279 planches d'herbiers ont été mesurées dans cette étude, et pour chacune d'entre elles, les traits morphologiques et spectraux ont été évalués et moyennés à l'échelle de la planche. Les résultats révèlent une très grande variabilité des traits morphologiques foliaires, avec, par exemple, une SLA variant d'un facteur 16, cette variabilité étant à la fois intraspécifique et interspécifique. On observe certaines spécificités selon les espèces, comme le *C. platypterum*, qui maximise la photosynthèse avec une SLA élevée et une faible épaisseur foliaire, adaptée aux zones tropicales humides, tout en présentant une variabilité intraspécifique notable avec une SLA comprise entre 92.8 et 346.6 cm²/g.

Globalement, une augmentation de 1000 mm de pluviométrie annuelle entraîne une augmentation moyenne de la SLA de 18 cm²/g et une diminution moyenne de l'épaisseur foliaire de 20 µm. Néanmoins, ces tendances ne sont pas partagées par l'ensemble des espèces étudiées.

Enfin, la spectrométrie proche infrarouge dispose d'un potentiel pour analyser les spécimens séchés avec un taux de discrimination de 70.5% sur base de 85% du jeu de données spectrales.